

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
НОВОСИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

А. И. ТОЛМАЧЕВ

МЕТОДЫ
СРАВНИТЕЛЬНОЙ
ФЛОРИСТИКИ
И ПРОБЛЕМЫ
ФЛОРОГЕНЕЗА

Ответственные редакторы
доктора биол. наук *Л. И. Мальшев,*
И. М. Красноборов

НОВОСИБИРСК
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

Часть 1. МЕТОДЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКИ И ПРОБЛЕМЫ ФЛОРОГЕНЕЗА

МЕТОД КОНКРЕТНЫХ ФЛОР^x

Под именем флоры обычно подразумевают совокупность видов растений, встречающуюся в пределах некоторой большей или меньшей по площади области. Обычно рассматривают флору области, определяемой либо по физико-географическому признаку, либо по тем или иным характерным чертам ее растительности, либо, наконец, отграниченной от других областей по чисто искусственным границам. В зависимости от этих принципов ограничения изучаемой области говорят о флоре Гренландии, Камчатки и т. п. в первом случае; флоре Арктической или иной области во втором; флоре Украины, Западной Сибири и прочих в третьем.

При этом едва ли можно сомневаться, что эти способы ограничения изучаемой области принципиально весьма различны, хотя любой из них, будучи применен на практике, по-видимому, в одинаковой мере обеспечивает ценность продельваемого флористического исследования. На этом положении стоит несколько остановиться, главным образом потому, что последнее указание может показаться противоречащим казалось бы неизбежному положению вещей. Сравнивая между собой три названных принципа ограничения нашей задачи, мы можем в первую очередь выделить последний, как неестественный, и противопоставить его двум первым — естественным; возможно и противопоставление второго принципа, как ботанико-географического, двум остальным, с ботанико-географической точки зрения непосредственно не обоснованным. Но если в последнем случае преимущество второго из указанных способов ограничения нашей задачи представляется как будто очевидным, то практические преимущества его как метода работы оказываются весьма сомнительными. Для громадного большинства случаев мы даже заведомо должны признать его неприемлемым, так как в том случае, когда существование определенной флористической области признается уже бесспорным, мы нередко встречаемся с очень большими трудностями при проведении ее границ и сколько-нибудь обоснованное установление их предполагает наличие таких данных, возможность получения которых до обработки флоры едва ли вероятна. Связь физико-географических границ с фитогеографическими также не должна нами переоцениваться при пользовании первыми, так как связь эта наблюдается не всегда и во всяком случае очень часто отнюдь не выражается в совпадении границ физико- и ботанико-географических, а следовательно, не позволяет делать общего вывода, что ограничение флористической работы по физико-географическим границам может претендовать на наименование естественного в более строгом смысле этого слова. Но, надо отметить, физико-географические границы, хотя и не обоснованные непосредственно с фитогеографической точки зрения, оказываются практически часто более удобными для флористической работы, представляя некоторые, хотя в известной мере и произвольно избранные, но бесспорные линии. В этом отношении, однако, мы не можем не заметить, что и все чисто искусственные границы, как, например, границы государств, областей и т. п., тоже могут быть практически вполне удобными, именно в

¹ В частично отличающемся изложении опубликован [Толмачев, 1931].

«илу своей неоспоримости и независимости от тех данных, которые будут выясняться уже в процессе нашего исследования. Определенность общего порядка не ботанических границ, будут ли взяты в качестве последних частей моря, омывающие остров, горный хребет, отделяющий одну от другой более пониженные страны, или границы государств и т. д., останется их неоспоримым преимуществом перед границами фитогеографическими, на трудность пользования которыми до обработки флоры выше уже указывалось. Кроме того, поскольку само установление таких границ в период, предшествующий обработке флоры, может вызвать даже чисто принципиальные сомнения, нам едва ли надлежит стремиться к использованию их, так как при всех указанных практических неудобствах мы все же вынуждены будем признать, что и эти претендующие на ботаническое обоснование границы будут, по существу, так же как и границы другого рода, с фитогеографической точки зрения произвольными.

Произвольность границ избираемой для флористической обработки области представляет при теперешнем положении вещей, по-видимому, неизбежное явление, вытекающее из определенной последовательности отдельных фаз работы, и именно поэтому в работах, сфера которых ограничена, казалось бы, по разным принципам, мы не находим более глубоких внутренних отличий, и их результаты едва ли отличаются по своей вескости.

Но если практически мы неизбежно вынуждены пользоваться произвольными с фитогеографической точки зрения границами, определяющими пространственные пределы нашего исследования, то, естественно, мы не в праве и требовать, чтобы совокупность видов растений, рассматриваемая нами как флора, представляла нечто действительно цельное, естественное, и самое понятие о флоре становится в очень значительной степени умозрительным. С этим мы и должны считаться, коль скоро установление области, занимаемой изучаемой флорой, предшествует во всех наших работах выявлению физиономии самой флоры. Между тем теоретически можно предположить, что работа может вестись и в обратной последовательности, т. е. путем первоначального установления представления о некоторой флоре и последующего определения области, ею занимаемой. Но изучение флористической литературы показывает, что твердых оснований для такого подхода мы еще не имеем.

Главнейшим препятствием на пути к установлению реального представления о флоре, как о закономерно сложившемся комплексе, а не механической совокупности видов, населяющих некоторую территорию, является то, что все описываемые флоры представляют образования в той или иной мере разнородные, и, таким образом, мы почти никогда не можем говорить о том, что изучаемая область населена какой-то определенной флорой, но вынуждены констатировать, что флора, получающаяся в результате обработки всей совокупности видов данной области, представляет некоторый агломерат флор, обладающих иногда весьма различной физиономией. Положение это часто настолько ясно, что признание разнородности флоры данной области не требует даже примерного анализа получаемых данных, само собою бросаясь в глаза.

Одной из причин охвата флористическими работами такого разнородного материала является, безусловно, стремление к расширению их рамок, стремление дать сводную картину растительного населения возможно обширной страны. Но давая в результате такой работы ценное пособие для самых разнообразных изысканий (часть которых нередко производится в так называемых «общих частях» тех же работ, которые посвящены и описанию флор), мы вместе с тем неизбежно удаляемся от реальных представлений о флоре, переходя к формальной трактовке самого понятия «флора».

В этом ярко отражается то общее положение, что современная флористика, в силу понятных исторических причин, продолжает еще оста-

«ваться в основном на положении служебной дисциплины, или просто одного из методов систематики растений, не становясь еще подлинным учением о флорах земного шара, т. е. одной из основных отраслей фитогеографии. При этом положении известная формальность представлений о флорах оказывается вполне естественным явлением, но столь же понятно и то, что формальная трактовка понятия флоры не может удовлетворить ботаника-географа.

Между тем просмотр данных о флоре любого сколько-нибудь обширного участка земной поверхности раскрывает перед нами неизбежную картину произвольности обычной трактовки этого понятия.

Если мы, например, встречаем в пределах известной страны 500 видов растений, то, изучая распределение их по ее поверхности, мы убеждаемся, что в некоторых частях ее мы не встречаем одной доли этих видов, в другой — другой доли и т. д. Весьма часто, правда, пытаясь детализировать получающуюся сводную картину, мы натываемся на непреодолимое препятствие, заключающееся в том, что ни один более ограниченный участок не известен нам в флористическом отношении настолько, чтобы мы могли с уверенностью говорить о том, что состав флоры его известен полностью. Однако если это даже имеет место, мы все-таки не найдем здесь всех видов, которые имеются в нашем сводном списке. Флора некоторого избранного нами и детально обследованного участка почти всегда окажется беднее, нежели та флора, которая вырисовывается в результате обследования более обширного пространства. Само по себе положение, что флоры больших пространств отличаются большим количеством видов, нежели флоры пространств меньших, достаточно хорошо известно, но практическим выводом из этого положения обычно являлось стремление к возможному расширению флористически обследуемой области с целью охвата исследованием возможно большего количества видов. Но идя по этому пути, мы вместе с тем удаляемся от более конкретных представлений о флоре и неизбежно приходим к более формальному ее пониманию, ибо описывая такую «сводную флору», мы понимаем под флорой совокупность видов, реально не существующую. Предпринимаемая подобную работу, мы должны с полной ясностью представить, что на всей земной поверхности мы не найдем ни единого участка, на котором описываемая нами флора действительно существовала бы как некоторый закономерно сложившийся комплекс.

Поэтому для внесения большей ясности в вопрос о том, что такое флора, мне кажется целесообразным не понимать под этим термином совокупность видов, представляющую механический эффект проделанной нами работы, избрав для последних особое обозначение, соответствующее природе вещей. Поскольку, однако, полный отказ от применения в таких случаях термина «флора» мог бы быть по практическим соображениям неудобен, я предлагаю обозначать такие флоры как сводные, или коллективные, подчеркивая этими обозначениями сущность таких совокупностей видов, как результата сводной работы, и их разнородную природу.

Но, коль скоро мы придаем обычным флорам эту суживающую формулу, нам, естественно, может быть задан вопрос, что можем мы противополжить этим коллективным формам и может ли вообще быть противопоставлено им нечто более реальное и объективное. На этот вопрос мы отвечаем утвердительно, считая его и принципиально, и практически разрешимым. Практика полевых работ многих флористов, по существу, уже давно толкает к этому ответу и едва ли что-либо иное, как не отсутствие четкой постановки самого вопроса, привело к тому, что ответ этот не был до настоящего времени сформулирован.

Достаточно многие исследователи замечали, что флористические сборы и наблюдения на обширном пространстве, пересекаемом хотя бы довольно густой сетью маршрутов, никогда не дают такого яркого представления о флоре страны, как длительные работы в каком-нибудь ограниченном, типичном по своим условиям, ее участке. Происходит это, конечно, потому,;

что при маршрутных работах объекты, на которые обращается внимание исследователя, определяются в очень значительной мере случайными причинами и собранный материал всегда в той или иной мере определяется тем, что «попало под руку» исследователя. Естественно поэтому, что каждый отдельный участок пути остается освещенным неполно, и только несовпадение внешних условий на разных частях маршрута обуславливает то, что в конечном итоге в руках исследователя сосредоточивается материал, отражающий большую часть состава флоры пройденного района. Но такое механическое заполнение пробелов, тем более полное, чем больше исследователей побывало в данной стране и чем большим количеством маршрутов пересечена она, давало бы приемлемый результат лишь в том случае, если бы флора страны была вполне однородной на всем ее протяжении. Между тем практически это лишь редко может иметь место, при осуществлении же обычного стремления расширить географические рамки флористического исследования, положение это оказывается практически исключенным. Это же заставляет с большой осторожностью отнестись к такому механическому заполнению пробелов списка флоры, ибо легко может случиться, что не отмеченные элементы флоры одной местности не будут найдены в другой, и список пополнится другими элементами, свойственными может быть только последней. В таком случае он окажется уже чисто механическим объединением фрагментов различных флор, и получающийся количественный эффект полноты списка явится следствием неполного изучения какой-то определенной флоры, а следствием охвата им составных частей разных флор. Список этот будет уже прообразом сводной (коллективной) флоры.

Напротив, исследователь, детально изучающий некоторый ограниченный участок земной поверхности и близко знакомящийся не только с составом флоры его в узком смысле, но и с взаимоотношениями отдельных ее элементов, сосредоточивая в своих руках материал, количественно значительно уступающий тому, который может быть собран работником, совершающим большие маршруты, получает вместе с тем совершенно определенное представление о данной весьма ограниченной территориально флоре — представление в гораздо большей мере свободное от случайных обстоятельств и примерно соответствующее тому, что реально имеет место в природе. Работая в одном ограниченном районе, исследователь гарантирован от возможности «засорения» флористического списка элементами, ничего общего с данной флорой не имеющими, и задача его на более поздних стадиях работы сводится всецело к заполнению допущенных раньше пробелов списка флоры, которое и совершается тем полнее, чем совершеннее знакомство исследователя с условиями данного района и со всей совокупностью причин, обуславливающих состав его флоры.

При должном осуществлении такой работы в руках исследователя получится список флоры, представляющий (в отличие от обычных флор) нечто конкретное, некоторую весьма реальную совокупность видов, действительно обитающих в одном определенном районе, в пределах которого эти виды комбинируются лишь в зависимости от внешних условий, причем совместное (или почти совместное) нахождение любых из этих видов не является в принципе исключенным. Такие совокупности видов, представляющие конкретные, действительно существующие комплексы их, а не умозрительные объединения, мы обозначаем, в противовес сводным флорам, как конкретные или элементарные флоры.

Конкретизация представления о них достигается путем детализации исследования в пределах определенного района и возможным сужением последнего, обеспечивающим как самую возможность действительно детального обследования, так и действительное флористическое единство изучаемой территории. Таким образом, если пользование флористикой как способом познания систематики растений толкало флористов к возможному расширению изучавшихся ими пространств, то изучение флор как

таковых, требующее в первую очередь конкретизации самого представления о флоре, ведет нас в противоположном направлении — к ограничению изучаемых пространств, к изучению в флористическом отношении в первую очередь единой территориально низшего порядка.

На этот путь, как мне кажется, нам и следует встать в настоящее время. Я ни в коей мере не предполагаю отрицать флористических работ прежнего типа, производство которых в целях подведения итогов накопленным по той или иной области флористическим материалам, и вообще для ориентации в растительном населении определенной страны, остается неизбежным и едва ли может быть заменено изучением конкретных флор, но вместе с тем я думаю, что, продолжая описывать только сводные флоры и не уделяя достаточного внимания изучению флор конкретных, мы не сможем углубиться в понимание истинной природы флор земного шара дальше известного уровня, определяемого неполноценностью того материала (хотя бы весьма обширного), который будет использоваться для наших выводов. Произвольность и недостаточная четкость представления о каждой отдельной флоре будет для них основным препятствием.

Следует, правда, отметить, что и конкретные флоры, в нашем их понимании, практически едва ли могут рассматриваться как понятие вполне объективное, так как и в их ограничении может быть известная произвольность. Однако мы во всяком случае можем утверждать, что представление о конкретной флоре гораздо более объективно, нежели те представления, которые могут быть связаны с флорами в том виде, как их обычно описывают. Теоретически конкретная флора должна отвечать следующим требованиям: совокупность видов, ее слагающих, распространена на всем протяжении занимаемого флорой района, образуя лишь различные группировки и занимая отдельные части его в зависимости от чисто местных особенностей каждого его участка; участкам, одинаковым по условиям, должны в пределах района соответствовать одни и те же комбинации видов, иными словами, каждая данная ассоциация будет характеризоваться в нем постоянством своего флористического состава, причем правило это будет повторяться во всех встречающихся в районе ассоциациях. Таким образом, флористические различия между отдельными участками района будут представлять непосредственное отражение особенностей данной стадии, в то время как в районах, отличающихся друг от друга в строгом смысле флористически, мы можем встретиться с различными комбинациями видов при полном совпадении местных условий. Исходя из этого, мы должны определить, что район, избираемый для конкретной флоры, должен быть достаточно мал для того, чтобы обеспечить действительную универсальность для него данной флоры, и вместе с тем достаточно велик для того, чтобы охватить все возможные в его условиях стадии, так как в противном случае отличия систематического состава разных сообществ затемнят чисто флористические особенности страны, и получающийся в результате работ список флоры будет носить отчасти факультативный, а не региональный характер.

Конкретизация представлений о флоре и описание в флористическом отношении, возможно, ограниченных территорий, естественно, в такой же мере, как и составление флористических сводок по более обширным пространствам, не может представлять самоцели и призвано служить базой для других, отчасти значительно более сложных изысканий. Но если применительно к сводным флорам мы можем сказать, что в очень большой части случаев основным назначением их является облегчение ориентировки в растительном мире определенного пространства, то описание конкретных флор представляет прежде всего предпосылку для сравнительно-флористических исследований, призванных в конечном итоге выявить взаимоотношение и динамику развития тех комплексов видов, которыми являются флоры земного шара.

Применительно к этой задаче решающее значение приобретает сравнимость изучаемых объектов, и именно в сравнимости конкретных флор, обусловленной сужением представления о флоре до выделения низшего в таксономическом смысле комплекса форм, в принципиальном подобии друг другу всех конкретных флор, сколько бы их ни было изучено, рисуется нам основное значение их изучения, как основы сравнительно флористического исследования. Сравнимость конкретных флор определяется к тому же не только их подобием друг другу, но и тем обстоятельством, что описание конкретной флоры, допуская несравненно большую детализацию работ, благодаря обследованию лишь ограниченного пространства, предполагает на основе его выявления состава флоры с исчерпывающей (или почти исчерпывающей) полнотой. Поэтому, сопоставляя друг с другом отдельные флоры, мы получаем возможность рассматривать их отрицательные черты наравне с положительными, иными словами — оценивать констатируемое нами в данной конкретной флоре отсутствие некоторого вида как факт, равноценный констатируемому в другом случае наличию определенного вида в составе флоры, в то время как при меньшей степени изученности флор лишь положительные черты их сохраняют основное значение для нас, так как отсутствие в имеющемся материале того или иного вида позволяет лишь говорить, что он в составе данной флоры не найден.

Я думаю, что проведение в нашей работе намеченных выше принципов обеспечивает большую успешность сравнительно-флористических исследований, нежели применяемая до сего времени методика, причем, как видно из изложенного, изменение возможностей сравнительно-флористических сопоставлений в очень значительной мере предопределяется изменением требований, предъявляемых к самому материалу, представляющему основу для этих исследований, т. е. к самым сравнительным объектам. Точное знание последних и их равноценность являются основными обязательными предпосылками для каждой сравнительной работы, претендующей на точность выводов. В связи с этим необходимо подчеркнуть сугубо ответственную роль того этапа исследования, производимого по выдвигаемому нами методу, который посвящается непосредственному выявлению состава каждой флоры. Исследователь, производящий исследование конкретной флоры, должен не только добиваться сбора наибольшего количества видов, но и уметь составить представление о том, в какой мере собранные им материалы исчерпывают флору района или, иначе говоря, насколько выявленный флористический состав отвечает тем требованиям, которые мы предъявляем к нашей работе. Он должен уметь отличать случайное нахождение вида (ибо на практике гарантии вполне исчерпывающего выявления состава флоры мы не можем иметь) от подлинного его отсутствия, должен на месте работ разобраться в тех причинах, которые могут объяснять неполноту сборов и по мере возможности устранить их. Достаточно глубокое знание условий района, экологии отдельных видов, наконец, возможно широкий подход к данной конкретной флоре, позволяющий наметить вероятные ее черты и в известных случаях усиленно искать определенные элементы флоры, чтобы либо найти их, либо, вопреки ожиданиям, категорически заявить, что их нет, таковы те основные требования, которые предъявляются к полевому исследователю как условия, обеспечивающие добротность его материала.

Эти положения, выводом из которых должно быть повышение требований в отношении квалификации полевого флориста (ведущего полевое флористическое исследование, а не собирающего материал для кабинетной научной работы), могут создать впечатление о малой доступности предлагаемого нами метода. Однако другие особенности его открывают, как нам кажется, несмотря на действительно сильно повышаемые требования к полевой флористической работе, настолько широкие возможности его применения, что практически он, безусловно, должен оказаться зна-

чительно упрощающим сравнительное изучение флор и открывающим возможность строго научного сравнения флор таких областей, для которых сугубая приблизительность попыток сопоставления их флор с другими при оперировании со сводными флорами представляется совершенно бесспорной. В заключительной части нашей работы мы имеем в виду на практике показать такого рода возможности, заключающиеся в полной допустимости сравнения отдельных конкретных флор, весьма удаленных друг от друга по расположению населяемых ими районов. Если мы часто не могли бы оперировать с флорой целой области вследствие того, что материал из нее ограничивается сборами из немногих пунктов, то при нашем методе неисследованность основного пространства области не обесценивает данных о флорах отдельных ее частей, каждая из которых может явиться объектом столь же тщательного (и столь же научного) сравнительного изучения, как и любая конкретная флора, взятая хотя бы из наилучше изученной области. И нам кажется при этом, что изучение таких изолированно стоящих в силу неисследованности окружающей их район страны конкретных флор может во многих случаях пролить больше света даже на флористические особенности обширной страны (для которой район данной флоры в той или иной степени характерен), нежели сведение воедино многочисленных фрагментарных данных о флоре такой страны, требующее громадной затраты труда и приводящее в конце концов к созданию картины, не выявляющей подлинной физиономии какой-либо определенной флоры, но представляющей искусственный продукт нашей работы — результат произвольного объединения разнородных и неравноценных объектов.

Я не имею в виду останавливаться здесь на грех приемах, которые должны быть применяемы при сравнении конкретных флор, как и на возможных результатах их применения, поскольку все соответствующие данные находят отражение в заключительных главах предлагаемой работы, посвященных сравнительно-флористическому освещению непосредственных объектов нашего исследования и представляющих пример применения предлагаемой методики исследования к конкретному материалу. Я должен, однако, подчеркнуть, что изложенные выше принципиальные соображения были положены мною в основу всей флористической работы, произведенной на Таймыре, и представление о конкретных флорах как основных изучаемых единицах являлось для меня руководящим в течение всего периода полевых работ. Думаю, что это не могло не отразиться на свойствах положенного в основу предлагаемой работы материала, определив, в частности, не только значительный объем совокупного списка собранных видов, превзошедший и мои собственные ожидания, но и гораздо меньшее, чем обычно бывает, расхождение между общей суммой найденных видов, и суммой найденных в отдельных районах, подвергнутых по возможности исчерпывающему флористическому обследованию.

О КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ФЛОР И ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ОБЛАСТЕЙ

Il y a des chillies bons a calculer et d' autres parfaitement inutilis ou meme trompeurs...

A. De Candolle

Основой характеристики любой флоры, равно как любой выделяемой по флористическому признаку области, провинции или какой-либо иной пространственной единицы, является систематический состав флоры, т. е. образование ее определенными видами растений (являющи-

мися представителями определенных родов и семейств). Разное сочетание их в разных флорах позволяет, наряду с характеристикой их каждой в отдельности, составить представление о сходстве и различии разных флор. Рассмотрение состава флоры с другой точки зрения, фиксирующее образование ее из элементов, различных по их географической природе или по происхождению, стало также, в сущности, неотъемлемой частью современных описаний флор земного шара. Эти бесспорно важнейшие моменты представляют основу качественной характеристики флор.

Напротив, вопросам их количественной характеристики большинство исследователей уделяет лишь минимальное внимание. Нередко даваемые многими авторами оценки богатства флор изучаемых ими областей — «богатая», «бедная», «довольно богатая» и т. п. — представляют, в сущности, ни к чему не обязывающие эпитеты и не обосновываются большей частью какими-либо объективными критериями. Они приобретают, однако, известное научное значение, когда речь заходит о сопоставлении флор разных областей, отличающихся друг от друга разной степенью их богатства. Но, несомненно, большое значение получают подобные сопоставления в том случае, если они обосновываются конкретным цифровым материалом. Сходство исследуемой флоры с флорами других областей нередко удачно отражается подсчетом количества общих видов растений. Эти количества, если авторы сопоставлений не впадают в крайность и не пытаются, используя их, подменить ими анализ качественных особенностей сравниваемых флор, становятся важным элементом в сравнительной характеристике флор. Сопоставление количеств представителей отдельных родов и семейств в составе разных флор, фиксируя не только весьма различные соотношения между ними, но иногда и определенные закономерности изменения этих соотношений в пространстве, представляют другой, относительно часто применяемый путь использования количественных показателей для нужд ботанической географии.

В значительно меньшей степени подвергались сравнительному изучению цифры, характеризующие совокупный состав различных флор земного шара. Каждый флорист, описывая флору большей или меньшей части земной поверхности, не мог не фиксировать общего количества видов растений, ей свойственного. Но сопоставление подобных цифр лишь редко привлекало к себе внимание, сообразно с чем и самый вопрос об общем количестве видов как элементе характеристики флоры, а тем более о закономерностях изменения этого количества на поверхности земного шара, большинством исследователей не затрагивался. Лишь немногие авторы, говоря о различной степени богатства флор разных частей земной поверхности, подкрепляли свои рассуждения цифровым материалом*. И только А. Декандоль [De Candolle, 1855] на страницах замечательной «*Geographic botanique raisonnee...*» впервые поставил вопрос об общем количестве видов флор земного шара как научную проблему. Сведенный им фактический материал дал первую объемлющую картину богатства флор разных стран, определяемую по признаку общего числа видов высших растений каждой флоры, и, что не менее важно, сопровождался рядом указаний методического характера о принципах подбора сопоставляемого фактического материала и порядке проведения самих сопоставлений. Ряд этих указаний сохраняет свое значение и в настоящее время. Выводы автора об основных закономерностях изменения богатства флор на поверхности Земли, несмотря на отрывочность использованного материала, отличаются значительной убедительностью.

¹ Так, Скоу [Schouw, 1823] иллюстрировал рядом цифр общее увеличение богатства флор в северном полушарии по мере перехода от полярных широт к экваториальным, а отчасти и соответствующие изменения в южном полушарии. При этом он говорит и о ряде условий, которыми должна обеспечиваться сравнимость используемых цифр. Еще раньше подобная попытка, но с использованием недостаточно надежного цифрового материала, имела место у Willdenow (ср. Скоу).

Однако в этой части труды Декандоля не нашли продолжателей, которые бы развили и проверили намеченные им положения на основе более полных материалов. Пальмгрен [Palmgren, 1925], кажется, впервые после Декандоля обратил внимание на общее количество видов флор как объект ботанико-географического изучения и показал на ряде примеров важность соответствующих цифр как элемента сравнительной характеристики флор. И только недавно вопрос о характеристике флористических областей по общему количеству свойственных им видов растений вновь подвергся рассмотрению в широком масштабе, применительно ко всей поверхности Земли, со стороны Е. В. Вульфа [1934].

Используя в основном новый и значительно более богатый цифровой материал, чем имевшийся в распоряжении Декандоля, Вульф в главных чертах подтверждает выводы его об основных закономерностях изменения богатства флор в разных частях земного шара, но дополняет и развивает имевшуюся картину, придает ей большую универсальность. Подбрав материал по всем частям света, Вульф смог и оформить результат своей работы в виде карты, иллюстрирующей изменения степени богатства флор по всему земному шару, и дать первую попытку классификации флор по признаку их богатства. Однако несмотря на то что материал, которым мог воспользоваться Вульф, был значительно богаче имевшегося в распоряжении Декандоля, выводы его во многих частях не представляются нам обоснованными более прочно и подчас могут быть оспариваемы значительно легче, чем старые положения Декандоля.

Как и во всяком ином сравнительном исследовании, решающее значение имеет здесь самая постановка сравнений и прежде всего обеспечение сравнимости сравниваемых объектов. В нашем случае, когда речь идет о сравнении цифр, характеризующих разные флоры в целом, решение этого вопроса представляет вместе с тем едва ли не основную трудность исследования. Большинство флористических работ, приводивших к определению числа видов растений, встречающихся в той или иной области или районе, представляют труды чисто или по преимуществу описательные. Задачи сравнительного изучения флор авторами их часто не ставились вовсе, а если ставились, то как задачи подсобные, при постановке которых большей частью только флора, являющаяся непосредственным объектом описания, учитывалась в полном объеме. Поэтому, получая итоговые цифры, разные авторы в подавляющем большинстве случаев не учитывали возможного предъявления требования о сравнимости этих цифр друг с другом. И на практике, не встречая серьезных трудностей в процессе накопления даже весьма пространных серий цифр, отражающих количества видов, свойственных разным флорам, мы, переходя к оценке этих цифр, очень часто можем сделать лишь вывод об ограниченной сравнимости, а подчас и просто о негодности для сравнительного изучения подобранных материалов.

Конкретно, «пожалуй, наибольшей трудностью является невозможность числового сопоставления флор различных по размерам занимаемой площади территорий» [Вульф, 1934, с. 9]. Декандоль выражает это положение еще резче: «...il serait absurde de comparer, au point de vue du nombre total des especes, des regions qui ne seraient pas sensiblement egales en surface» [De Gandolle, 1855, p. 1270].

Эта же оговорка, фиксирующая, по существу, лишь одно из условий, которыми нельзя пренебрегать при количественном сравнении флор, повторяется в той или иной форме и другими авторами.

Декандоль говорит также, что сравнение флор слишком больших областей является, по причине слишком большого разнообразия условий в каждой из них (а следовательно, зависимости сравниваемых цифр от слишком сложного комплекса факторов), практически невозможным, и указание Вульфа [1934, с. 10], что «мы старались пользоваться флорами более ограниченных областей, избегая занимающих чересчур большие

территории», можно было бы в этой связи лишь приветствовать, если бы автор в своей последующей работе над фактическим материалом не игнорировал сформулированного им положения.

Между тем практически оно оказалось у Вульфа во многих случаях совершенно забытым. Так, Вульф отказывается от использования общей цифры по Западной Сибири в трактовке Крылова, справедливо подчеркивая, что соответствующая сводка «охватывает слишком большой район, включая некоторые области, относящиеся уже в сущности к Средней Азии». Но, к сожалению, столь разнородные в флористическом отношении области, как саванны Гвианы, экваториальные леса Амазонской низменности, лесные и безлесные (отчасти весьма сухие) тропические области Бразильского плато и, наконец, чисто субтропический юг Бразилии, Вульф не находит слишком многообразными для того, чтобы дать по ним единую цифру по всей Бразилии, т. е. по территории (даже если игнорировать многообразие ее растительного мира), втрое превышающей область, охватываемую «Флорой Западной Сибири» П. Н. Крылова.

Единая цифра для Китая или для Британской Индии представляет аналогичные примеры. В некоторых случаях, где даже имелись цифры, относящиеся к более узким территориям, они оставались Вульфом без* внимания. Например, для горной части Средней Азии приводится лишь общая цифра, в то время как хотя бы частная сводка О. А. Федченко [1903] по Памиру оставляется без внимания. Для Якутии в целом (территория почти в 4 млн. км²) дается лишь общая цифра, но не учитываются частные цифры по отдельным ее округам [Комаров, 1926]. Не используются данные П. Н. Крылова [1931] по высокогорным флорам Алтая и т. д.

Исключение делается, пожалуй, лишь для Арктики: тут многие и? приводимых Вульфом цифр относятся к узким и даже весьма узким территориям. Однако если вспомнить, что освещение арктических флор шло как раз в значительной степени по пути публикации узколокальных списков, то невольно появляется сомнение, отражает ли данный случай определенную позицию автора в выборе материала или просто является следствием указанной особенности флористической литературы по Арктике. То, что и здесь наряду с флорой о-ва Диксона (несколько десятков квадратных километров) на равных началах фигурирует флора Новой Земли (91 000 км²), всей Чукотской Земли (около 600 000 км²), всего Канадского архипелага (более 1 300 000 км²), говорит в пользу последнего допущения. Подобно этому, для Европы например, на равных началах используются данные по Франции, Германии или Балканскому полуострову (в целом!), с одной стороны, по Дании, Бельгии, юго-западной части Эстонской ССР — с другой; для Азии — наряду с данными по Индии и Китаю, таковые по Палестине, о-вам Цейлон, Ява и др.; для Америки — наряду с общей цифрой по Бразилии данные по Парагваю, Уругваю, Огненной Земле и т. д.

Все сказанное, конечно, ни в какой мере не умаляет ценности данной Вульфом сводки цифрового материала, но заставляет с большой осторожностью относиться ко всем проводимым с ним операциям. Действительно, подобрав исключительно разнородный материал, автор в дальнейшем пользуется им без каких-либо оговорок, ни в какой степени не пытаясь уравновесить неравноценность подобранных цифр теми или иными поправками или самым построением сравнений. Он рассматривает и сравнивает все цифры так, как это могло бы быть при пользовании величинами, проверенными в отношении их совершенной однородности.

Какими же цифрами характеризует Вульф флоры различных областей и в какой мере эти цифры отражают подлинную их природу?

Для Арктики приводятся довольно многочисленные цифры, колеблющиеся от 37 видов (Земля Франца-Иосифа) до 450 (область между Ленной и Хатангой в Сибири, арктическая Канада). Эти крайние цифры относятся, как легко заметить, к территориям, далеко не равноценным, что и

позволяет предположить, что при приведении материала в более удобное состояние амплитуда колебания цифр сократится. На это же прямо указывают цифры, даваемые для многих других как высокоарктических, так и более умеренных районов Арктики. В целом, однако, приведенные цифры хорошо характеризуют Арктику как область бедных флор.

Противоположные черты наибольшего богатства флор выдвигаются в качестве характеризующих экваториальные области. Приводимые для них цифры весьма разнообразны. Если оставить в стороне изолированные острова, бедность флор которых отражает в гораздо большей степени обособленность их положения, нежели расположение в тех или иных широтах, то мы имеем здесь дело с действительно весьма высокими цифрами.. Однако от максимума в 40—45 тыс. видов (Бразилия, а также Индонезия, взятая в целом) через цифры порядка 20—21 тыс. (Южный Китай, Индия) или 10—15 тыс. (тропическая Кордильерская часть Южной Америки, Центральная Америка, влажные африканские тропики, о. Борнео, Филиппинские острова) они спускаются до цифр, значительно более скромных (Венесуэла — 6500, о. Ява — 5000, северо-восток Австралии — 4395, Парагвай — 4220, о. Тайвань — 3265, о. Цейлон — 3074).

В чем же сущность этих столь значительных колебаний?

Сопоставление цифр и соответствующих им территорий приводит к выводу, что различная обширность последних является основной причиной резкого расхождения цифр. Большая Бразилия граничит с относительно маленьким Парагваем; в первой — 40 тыс. видов, во втором — 4220. Правда, и многие равные Парагваю по площади части Бразилии дали бы цифры более высокие, чем 4220, но, разумеется, и не уподобляющиеся 40 тыс. Маленький о. Цейлон расположен в непосредственной близости к большой Индии; цифры (соответственно) — 3074 и 21 тыс. видов. Вполне вероятно, конечно, что в Индии найдутся территории, равные по площади о. Цейлон, но дающие более высокие, чем характеризующая его, цифры, однако не 21 же тысяча видов будет свойственна им? Наконец, весьма обширная Индонезия (45 тыс. видов) слагается из множества больших и мелких островов. Каждый из них, разумеется (простая арифметическая истина!), меньше целого; цифры 5000 (о. Цейлон), 10 000 (Филиппины), 11 000 (Борнео) непосредственно показывают, функцией чего является первая (общая) цифра.

Выходит, что данные об экваториальных флорах показаны Вульфом в такой форме, что ни твердого представления об относительном богатстве флор отдельных экваториальных областей, ни представления о наибольшем абсолютном уровне богатства экваториальных флор мы на основании их составить не можем. Ясно только, что даже при самых скромных требованиях в смысле ограничения территорий, по которым производится подсчет, мы ни цифр порядка 20 тыс. видов, ни тем более порядка 40—45 тыс. не получим.

Общее изменение степени богатства флор от экватора к полюсам (в частности, в северном полушарии) отражается сведенными Вульфом цифрами ярко. Но это общее положение, продемонстрированное еще Декандолем, в общих подтверждениях не нуждается. Нам интересно знать, как протекает изменение богатства флор, какими цифрами оно выражается. И на этот вопрос несравнимые цифры не дают ответа.

Уделим еще некоторое внимание цифрам по умеренным частям Евразии. Здесь мы имеем картину в общем довольно устойчивого уровня богатства флор. Для основной части СССР (без Средней Азии, Кавказа и Арктики) и стран Северной и Средней Европы приводимые Вульфом цифры колеблются от 699 (Северная Норвегия) до 2609 видов (Германия). Цифры эти, по мнению автора, иллюстрируют общее увеличение богатства флор в направлении с севера на юг и некоторое обеднение их по мере удаления от океанов в глубь материка. Не пытаюсь оспаривать эти поло-

жения, отметим, что обосновать их приведенными Вульфом цифрами оказывается нелегко. Во всяком случае цифры, приводимые для Британских островов (1297 видов) и Бельгии (1307), по сравнению с цифрами для Германии (2609) не иллюстрируют этого. Но если сопоставить последнюю цифру как с приведенной цифрой для пограничной Бельгии, так и для Литовской ССР (1200), то и здесь напрашивается мысль, что основной причиной резкого неравенства цифр является неравенство территорий сравниваемых стран. Поэтому и относительно высокие цифры, получаемые для Сибири (1787 видов — бывшая Томская губ. и Алтай, 1800 — бывшая Енисейская губ., 1152 — бывшая Иркутская губ., 1190 — Якутия), едва ли можно принимать как показатели большого богатства сибирских флор по сравнению с флорами европейской части СССР. К тому же для характеристики флор лесной части Сибири взяты отчасти цифры, включающие и арктические части соответствующих областей (Якутия, бывшая Енисейская губ.), так что в том смысле, как они применены, сами эти цифры просто неверны.

И здесь, таким образом, цифровой материал заведомо неравноценен, а следовательно, к любым результатам сопоставления цифр приходится относиться с большой осторожностью. Кроме самого общего положения, что флоры умеренного севера Евразии неизменно и значительно более богаты, чем флоры Арктики, но значительно более бедны, чем флоры экваториальных стран, из приведенных Вульфом цифр очень трудно что-либо вывести. Трудно, в частности, составить и представление об абсолютном уровне богатства отдельных флор, ибо суждение, основанное на одной части цифр (по меньшим территориям), будет существенно расходиться с таковым, основанным на другой их части (по большим территориям), вследствие чисто пространственного несходства сравниваемых единиц независимо от каких-либо ботанико-географических закономерностей.

При этих обстоятельствах, конечно, тем более шаткими являются сопоставления цифр по весьма удаленным друг от друга и резко различным по своей природе странам.

Если бы мы поставили задачу приблизиться к цели, поставленной самим Вульфом, дать сравнительную характеристику богатства флор земного шара, опираясь на точные цифры, нам пришлось бы заботиться не столько о пополнении собранных им рядов цифр, сколько о выборе из них меньшей части, отвечающей по своему ботаническому содержанию требованиям исследования. «Il ne s'agit pas dans cette question de reunir beaucoup de chiffres, mais de choisir le petit nombre de ceux qui offrent les conditions voulues pour arriver a une conclusion» [De Candolle, 1855, p. 1270].

Первым условием для проведения сравнения цифр является приблизительное равенство территорий, к которым они относятся. Разумеется, речь может быть здесь лишь о примерном равенстве площадей сравниваемых территорий как условия, обеспечивающем их приблизительную равноценность. Добиваться полного (или почти полного) совпадения площадей стран, флоры которых будут сопоставляться, было бы бессмысленно. И не потому, что такое требование слишком ограничило бы наши возможности сравнений, а потому, что две сравнимые территории никогда не будут отличаться друг от друга только по своему протяжению. Поэтому и соблюдение тождества площади не является еще гарантией полной сравнимости флор разных территорий. Условия, в которых находятся любые два объекта сравнения (в нашем случае флоры), всегда будут в той или иной степени различны, и протяженность территории является лишь одним из этих условий. Поэтому соблюдение сравнимости занимаемых флорами территорий представляет вообще условие, обеспечивающее лишь приблизительную сравнимость самих флор. В каких пределах, однако, допустимо неравенство сравниваемых территорий?

На этот вопрос отчасти дают ответ сами цифры, получаемые для флор различных частей земной поверхности, вскрывающие, сколь удачно очерчены взятые для сравнения объекты Ч. При удачном подборе цифры должны вскрывать те или иные ботанико-географические закономерности, свойственные земному шару в целом или определенной части его. И если фактор пространства как фактор, определяющий количество видов флоры, нами в достаточной степени исключен, эти закономерности не должны им затемняться. Иными словами, фактор пространства можно считать более или менее исключенным с тех пор, как сравнимые количества видов перестают отражать различия в протяженности соответствующих им территорий. Сопоставляя, например, количества видов, приводимые Вульфом для Франции (3836), Германии (2609), мы, очевидно, не сможем связать различия между этими цифрами с различиями в площади соответствующих стран (550 900 км², 468 800 км²) и должны будем искать для них скорее ботанико-географическое объяснение. В отмеченных же выше случаях с Германией (2609 видов — 468 800 км²) и Бельгией (1307 видов — 30 400 км²) придется, очевидно, сделать противоположный вывод.

Но подчеркнем, приблизительное равенство территорий является лишь одним из условий для правильного сравнения. На практике положение весьма усложняется тем, что области, сходные по размерам, могут быть весьма разнообразными. Уже Скоу [Schouw, 1823] указал на трудность сравнения флор равнинных стран и стран со сложным рельефом, так как различия между ними в очень значительной степени должны явиться функцией разного характера поверхности этих стран. Указанное обстоятельство имеет большое значение в том смысле, что им сильно ограничивается сравнимость количеств видов и по флорам сходных по площади территорий. Но его прямое значение не следует переоценивать, ибо, несмотря на всю сложность сопоставления флор равнинных и горных стран, такие сопоставления могут представиться необходимыми, хотя бы для установления сущности количественных различий между флорами, обусловленных различиями рельефа сопоставляемых территорий. Подобно этому, если в определенном конкретном случае нельзя ничего возразить А. А. Гроссгейму [1936], избирающему для сравнения с Кавказом лишь «страны, расположенные в том же климатическом поясе, с развитыми цепями гор и по площади приближающиеся к Кавказу», то более широкое применение подобного подхода грозило бы ошибками, ибо вообще отказаться от сопоставления богатства флор разных климатических поясов мы, разумеется, не можем. Все подобные оговорки должны в каждом отдельном случае тщательно взвешиваться.

Говоря о равноценности территорий, занимаемых сравниваемыми флорами, мы отмечали уже, в согласии с другими авторами, что использование для сравнений данных по территориям, более или менее ограниченным, обещает дать лучшие результаты, чем сравнение данных по весьма обширным странам. Это обусловлено прежде всего чрезмерным разнообразием условий последних, усложняющим и без того сложные условия сравнения. Беря для сопоставлений данные по очень обширным пространствам, мы будем слишком затруднены в анализе причин, влияющих на те или иные арифметические результаты сравнения. Вместе с тем своеобразии каждой большой страны слишком затруднит нас и в оценке того, в какой степени возможно равенство площади действительно отражает равноценность (в ботаническом смысле) сравниваемых территорий.

Применительно к территориям, более ограниченным, оценка их сравнимости оказывается более легкой, а тем самым и результаты самого сравнения — более надежными. Вместе с тем использование их открывает возможность опираться на более массовый цифровой материал и более

¹ Les chiffres montreront eux-mêmes les ergotz qui peuvent en resulter [Вз. Candolle. 1855, p. 1190].

универсально охватить сравнениями всю земную поверхность, включая и малые страны, и обособленные острова, не прибегая к группированию» (ради целей сравнимости) разобщенных мелких территорий в более крупные искусственные соединения.

Наконец, исключительное значение для обеспечения сравнимости цифр имеет степень изученности сравниваемых флор. Поскольку в сравнении основное значение имеют соотношения цифр, неодинаковая изученность сравниваемых цифр должна неизбежно исказить результаты их сопоставления. Вместе с тем необходимо, конечно, чтобы и абсолютные цифры, с которыми мы оперируем, были достаточно надежны. И то и другое возможно лишь при достаточно высоком уровне изученности объектов сравнения, так как при этом условии и абсолютные цифры, которыми мы будем пользоваться, окажутся близкими к действительности, и искажение соотношений между цифрами не будет значительным, и, наконец, о самих размерах этого искажения и вообще о возможных погрешностях вычислений мы сможем составить обоснованное представление, что при низком уровне изученности флор практически невысказимо. Момент изученности флор должен особенно учитываться при отборе из общей массы доступных нам цифр того материала, который подлежит использованию для сопоставлений, т. е. при отборе относительно небольшого количества надежных цифр.

Итак, мы останавливаемся на том, что для получения надежных цифровых данных о составе флор, пригодных для целей сравнительного изучения: 1) необходимо избирать флоры, занимающие территории, приблизительно одинаковые (равноценные) по площади; 2) эти территории должны быть по возможности невелики; 3) флоры их должны быть изучены с одинаковой, притом весьма значительной полнотой.

Но какие практические пути можно использовать для реализации этих условий?

В рамках отдельных стран разные авторы применяли различные способы получения цифр, приемлемых с точки зрения их сравнимости. Так, например, В. К. Цингер [1886], производя подсчеты количества видов для Средней России и Поволжья, привел соответствующие цифры по тогдашним губерниям. Принимая во внимание относительно однообразный характер всей рассматриваемой территории, умеренные различия в площади соответствующих 15 губерний и довольно близкий по тому времени уровень их изученности, получившиеся цифры можно рассматривать (по крайней мере, в основной части) как более или менее сравнимые ботанические показатели. Следовательно, для решения задачи в первом приближении, особенно для территорий с несложным рельефом и не быстрой (в пространстве) изменяемостью флор, можно, хотя и с осторожностью, использовать чисто формальные, но единообразные подразделения территории. Важно только помнить, что соответствующие сопоставления, как и самые цифры, на которые они опираются, будут иметь значение лишь в рамках той области, для которой проведено использованное районирование, что полученные цифры будут объективными лишь по отношению друг к другу, оставаясь абсолютно условными. Всякое сравнение их с цифрами, взятыми для территорий, районированных по какой-либо иной схеме, недопустимо, и, если будет сделано, неизбежно приведет к ошибочным выводам.

Значительно более правильные результаты, которые смогут служить основанием уже для более детальных выкладок, будут получены, если в основу того или иного подсчета кладется хорошо проработанное ботанико-географическое районирование рассматриваемой территории. При всех оговорках, какие можно сделать в отношении неполной равноценности ботанико-географических районов, принимаемых тем или иным автором, в отношении их пространственного неравенства, разной степени изученности и пр., ботанико-географическое районирование все же обеспечи-

вадет маневрирование с приблизительно равноценными ботаническими единицами. Следовательно, и каждая цифра в отдельности и ряды цифр в сравнении друг с другом приобретают реальный ботанический смысл. Они представляют математическое выражение ботанических явлений, чем и определяется их повышенная ценность.

Пример подобной уязвки подсчетов количества видов с ботанико-географическим районированием мы находим у Гроссгейма [1936] применительно к флорам Кавказа. И хотя автор сам отмечает некоторую условность приводимых им цифр, последние как материал для сопоставлений оказываются достаточно основательными. Подсчеты Гроссгейма для флористических районов Кавказа выявляют и отсутствие необходимости стремиться к чрезмерному «выравниванию» размеров сопоставляемых территорий. Там, где достигается приблизительно равностепенность сопоставляемых единиц в флористическом смысле, чисто пространственные отношения, хотя и не утрачивают значения, но отходят на положение подсобных показателей. Сопоставления такого же типа, т. е. сравнения видов по равноценным флористическим районам, дал Пальмгрен [Palmg. 1925] для Аландских островов. Он с особой тщательностью применил сравнение общего количества видов близких друг к другу флор для выяснения ботанико-географических закономерностей и показал, что при детально проработанном ботанико-географическом районировании и достаточно полной изученности каждого района сравнение количеств видов, им свойственных, может являться одним из существеннейших моментов их сравнительно-флористической характеристики. Трудно думать, чтобы Аландские острова представляли в этом отношении лишь счастливое исключение. Очевидно, вообще при большой детальности и обоснованности районирования и соответствующей полноте флористической изученности сравниваемых районов количественные сопоставления, опирающиеся на ботанико-географическое районирование, могут давать весьма интересные результаты.

Но каждое такое сопоставление — ив этом наиболее уязвимое место данного метода — сохраняет свое значение лишь применительно к той территории, для которой выработано соответствующее районирование. И не говоря об абсолютной невозможности распространения подобных сопоставлений на весь земной шар или значительные части его, мы не имеем даже возможности сопоставить данные по любым двум самостоятельно районированным территориям. Это происходит потому, что принимаемые для каждой из них районы, обоснованные применительно к особенностям и уровню изученности соответствующей страны, представляют сравнимые лишь друг с другом единицы в пределах данной страны, но практически едва ли могут оказаться равноценными районам, полученным при районировании другой страны.

Поэтому, признавая большую ценность подобных сопоставлений, мы не можем принять их методику как универсальную. Она сохраняет значение лишь для определенных частных случаев и к тому же предполагает при ее применении весьма совершенное знакомство автора сравнения с флорами той страны, к которой эта методика прилагается.

Но может ли вообще быть предложен такой критерий для отбора цифрового материала, характеризующего количественный состав флор земного шара, который сможет иметь более или менее универсальное применение?

Для правильного решения этого вопроса необходимо прежде всего конкретизировать стоящую перед нами задачу. Вопрос распадается на две существенно различные части, практически обычно смешиваемые или сливаемые воедино. Одна сторона — это использование общего количества видов как элемента характеристики флор, другая — использование соответствующих данных для характеристики флористических областей. В обоих случаях учет количества видов будет применяться для разреше-

ния разных частных вопросов, следовательно, будет различно и наше отношение к самому цифровому материалу. И сами цифры, которыми мы будем пользоваться, будут в обоих случаях отчасти различны.

Каждая флора, независимо от своих качественных особенностей, складывается определенным количеством видов растений. Количество их и определяет богатство флоры. Сопоставление количества видов различных флор дает возможность составить представление об их относительном богатстве и, сообразно с этим, говорить о флорах богатых, бедных и т. п. обосновывая эти представления реальными цифровыми показателями. Конечно, все это можно было бы сказать и в отношении любой флористической области, механически перенеся (как обычно и делается) на совокупность встречающихся в ее пределах видов растений представление о флоре. Но ясно, что в таком случае мы не могли бы претендовать на получение результата, в какой-либо степени обеспечивающего сравнимость отдельных величин.

Из высказанных выше соображений о путях достижения примерной сравнимости цифр, характеризующих количества видов растений по отдельным территориям, уже определилась предпочтительность использования соответствующих данных по более ограниченным пространствам. Однако, как мы видели на примерах, где небольшие территории выделялись и с учетом их флористических особенностей, даже значительное сужение территорий, богатство флор которых сопоставляется, может еще не гарантировать сравнимость получаемых для них цифр. Это обусловливается тем, что п небольшие страны, или флористические районы, выделяемые фитогеографами в различных областях, не обнаруживают полной флористической однородности, что отдельные части их обладают разными (хотя бы и весьма сходными) флорами, следовательно, та условность представления о флоре, которая с такой резкостью выступает при рассмотрении флор обширных стран, продолжает существовать, хотя и в значительно смягченной форме, и в отмеченных случаях.

Выходом из этого положения являются, по нашему мнению, дальнейшее сужение представления о флоре и переход от рассмотрения флор относительно малых пространственных единиц к рассмотрению территориально минимальных флор, т. е. к оперированию такими территориями, которые на всем своем протяжении обладают действительно однородной флорой. Представление о соответствующей флористической единице в свое время уже было сформулировано нами [1931, 1932] как представление о конкретной или элементарной флоре.

Данная тогда расшифровка понятия сводилась к следующему: совокупность видов, ее (конкретную флору) слагающих, распространена на всем протяжении занимаемого флорой района, образуя лишь различные группировки и занимая отдельные части его в зависимости от чисто местных особенностей каждого его участка; участкам, одинаковым по условиям, должны в пределах района соответствовать одни и те же комбинации видов, иными словами, каждая данная ассоциация будет характеризоваться в нем постоянством своего флористического состава, причем правило это будет повторяться во всех встречающихся в районе ассоциациях; таким образом, флористические различия между отдельными участками района будут представлять непосредственное отражение данной станции. И исходя из этого очевидно, что район, избираемый для изучения конкретной флоры, должен быть достаточно мал для того, чтобы обеспечить действительную универсальность для него данной флоры, вместе с тем достаточно велик для того, чтобы охватить все возможные в его условиях станции, так как в противном случае отличия систематического состава разных сообществ затемнят чисто флористические особенности страны, и получающийся в результате работ список флоры будет носить отчасти факультативный, а не региональный характер.

Эти формулировки нуждаются в настоящее время в ряде уточнений

п коррективов, имеющих отчасти принципиальное, отчасти чисто практическое (применительно к технике исследований) значение. Важнейшее принципиальное упущение, сделанное нами при формулировании представления о конкретной флоре, явилось результатом неучета роли случая как фактора, определяющего реальный флористический состав отдельных растительных сообществ. Пальмгрен [Palmgren, 1925] в своих рассуждениях о значении случая как ботанико-географического фактора, безусловно, прав, указывая, что каждой комбинации экологических условий, возможной в определенном районе, соответствует большое количество видов, чем могущее наблюдаться совместно в частном случае их проявления. В каждом отдельном случае, когда мы наблюдаем определенное растительное сообщество, мы в пределах флористически цельного района встречаемся не с полным повторением флористического состава этого сообщества, фиксируемого в другом случае. Это происходит потому, что не все возможные его компоненты оказываются его реальными компонентами во всех случаях его проявления. При этом фактическое участие в формировании сообщества того или иного из этих компонентов является в большей мере результатом случайного стечения обстоятельств (какой из возможных, иногда взаимно исключаящих друг друга компонентов сообщества первоначально появился на данном местообитании), нежели тех или иных деталей местной экологической обстановки. Отсюда, если наше требование об охвате районом конкретной флоры всех возможных в нем фаций полностью сходится с указанием Пальмгрена (с. 31) о том, что «das Fehlen einer Art in einem Gebiet braucht mithin nicht die Folge mangelnder Bedingungen für ihr Vorkommen zu sein», мы не можем оставить без внимания и выдвинутое им положение, что <'eine gewisse Mindestzahl geeigneter Standorte diirfte also in der Regel eine Voraussetzung für das Vorkommen einer Art in einem gewissen Gebiete bilden» (с. 89).

Следовательно, район конкретной флоры должен не только охватить всю серию возможных в его условиях местообитаний, обеспечив тем самым невыпадение из состава изучаемой флоры тех или иных элементов ее, приуроченных к определенным типам последних, но и охватить эти местообитания в достаточной повторяемости, чтобы исключить роль случая как фактора, определяющего фактический состав компонентов соответствующих растительных сообществ из числа возможных в районе данной флоры*.

Пока эти условия не достигнуты, мы в процессе исследования будем по мере расширения обследуемого участка сталкиваться с постепенным (иногда резким) увеличением числа регистрируемых видов. Достижение границ минимальной допустимой площади (Mindestfläche, Minimaialgeal — Пальмгрен) будет отражаться стабилизацией этого числа, прекращением его увеличения по мере дальнейшего расширения обследуемого участка. Однако при более значительном расширении его мы неизбежно вновь встретимся с увеличением списка флоры, но с топ разницей, что причиной его явится уже не вовлечение в круг исследования упущенных ранее стаций и не более полный охват потенциальных компонентов имею-

¹ Небезынтересно, что Пальмгрен пришел к этому весьма важному положению, вводимому нами теперь в определение содержания понятия о конкретной флоре, сосредоточив свое основное внимание на определении допустимого минимального предела, дальше которого нельзя идти при сужении территорий, флоры которых подвергаются сопоставлению. Наше внимание при установлении критерия конкретной флоры было, напротив, сосредоточено более на вопросе о том, до какого максимального предела необходимо сужение представления о флоре для того, чтобы обеспечить конкретность этого представления. На первом этапе наших работ решающее значение имело непревышение районом исследования допустимых максимальных рамок его. Это не умаляет, однако, значения более четкого установления теперь и нижнего предела, переход через который вводит нас от конкретизированного представления о флоре к механическому учету части, свойственной определенному (весьма малому) участку земной поверхности.

щихся в районе растительных сообществ, а пересечение в процессе расширения обследуемой территории, границ ареалов (или обособленных их частей) видов, на первоначально обследованном участке не встречающихся. Этот момент будет критерием выхода за пределы «максимальной допустимой площади», т. е. за пределы района, обладающего действительно «диной флорой».

Амплитуда размеров допустимой площади, соответствующей требованиям исследования территории (которую можно было бы условно назвать «ареалом» конкретной флоры), в разных случаях может быть различной, причем иногда максимальная допустимая площадь может быть значительно обширнее минимальной допустимой. В то же время в других случаях пределы максимальной и минимальной площадей могут весьма сближаться, может быть приближаясь к практическому совпадению обоих понятий. Но и в таких случаях принципиальное значение обоих критериев не утрачивается. Конкретная флора как объект изучения п район, занимаемый ею и подвергающийся обследованию, должны отвечать обоим указанным критериям.

Итак, в пределах района («ареала») конкретной флоры распределение видов растений обуславливается всецело фаціальными и случайными • обстоятельством, вызывающими то пли иное реальное комбинирование видов, приуроченных к каждой фации, на отдельных участках. Обогащение списка флоры, наблюдаемое в процессе развития работ в пределах района конкретной флоры, обуславливается всецело повышением полноты охвата исследованием тех видов, в пределах ареала которых район флоры находится.

Напротив, вне района конкретной флоры, при передвижении в более широких пределах, состав флоры изменяется за счет пересечения границ ареалов видов, которые, таким образом, оказываются свойственными лишь той или иной части обследуемой территории, вне обязательной (а часто вне всякой) зависимости от наличия в каждой из них тех или иных местообитаний и от частоты повторяемости последних.

На основе этих теоретических положений только и может быть выра• ботан практический подход к выбору участков, на которых совокупности встречающихся видов растений следует рассматривать в качестве конкретных флор. Точное решение вопроса возможно, конечно, лишь в каждом отдельном случае особо. Но некоторые общие соображения в этом отношении целесообразно высказать здесь. Путеводной нитью может служить нам указанное еще Скоу [Schouw, 1823] положение, что количество видов растений, охватываемое при последовательном увеличении территории, на которой они учитываются, изменяется неравномерно и непропорционально увеличению территории. Основное обстоятельство, которое мы можем фиксировать в развитие этого положения,— относительная медленность увеличения количества видов при даже очень существенном расширении изучаемой территории, коль скоро мы уже достигли некоторого минимального размера ее, при относительной быстроте этого увеличения, пока мы оперируем с единицами площади, находящимися ниже этого предела.

Так, например, если взять цифры, сопоставленные А. Декандром Ше Candolle, 1855, с. 1271—1275], мы увидим, что для окрестностей • Страсбурга (при площади района порядка 10 кв. миль) было известно 960 видов растений; наряду с этим «флора» всего Эльзаса и прирейнской • части (при площади, соответствующей территории более 1000 кв. миль) исчерпывалась 1362 видами. Для окрестностей Стокгольма (при площади в несколько десятков квадратных миль) приводится 849 видов, а для средней части Швеции (Svealand) — 1114, хотя площадь соответствующей территории превышает 4000 кв. миль. Во всех случаях увеличение пространства примерно в 100 раз влечет за собой увеличение списка флоры не более чем в 1,5 раза.

Подобные соотношения могут быть иллюстрированы и множеством других примеров. Так, в непосредственных окрестностях Тбилиси, по Гроссгейму [1936, с. 25—30], имеется 1400—1500 видов при площади, исчисляемой десятками квадратных километров; в то же время район Центрального Закавказья, в пределах которого расположен Тбилиси, обладает (при площади более 30 000 км²) 2522 видами; весь же Кавказ дает цифру 5767 видов. На Новой Земле, окрестности радиостанции Маточкин Шар [Толмачев, 1932, 1935], при площади района не более 100 км² обладают флорой в 116 видов, а на юге Новой Земли мы получили бы для соответствующей площади цифру не ниже 160—170 видов; вся же Новая Земля (91 000 км²) обладает 208 видами. Район бухты Варнека на Вайгаче (площадь менее 100 км²) обладает 198 видами [Толмачев, 1936а, б], весь же остров в целом (около 3500 км²) — 204. Все эти цифры, иллюстрирующие разные градации изменений числа видов в связи с увеличением территории, относятся к случаям, когда увеличение списков флор происходит уже за счет вовлечения новых видов, вне ареалов которых лежит меньшая из сравниваемых площадей, являющаяся, по-видимому, уже достаточно обширной, чтобы охватить все виды, в пределах ареалов которых эта территория расположена.

Иначе выглядят цифры, когда мы переступаем тот минимальный предел, которым обеспечивается полнота охвата флоры района. Так, для соседних английских графств Hertford (10 кв. миль) и Royston (5 кв. миль) Декандоль приводит цифры 810 и 470 видов. Сокращение площади вдвое отражается здесь почти столь же значительным сокращением количества видов, что едва ли может быть объяснено иначе, как выпадением в меньшем из округов целого ряда стаций. Такие цифры, как для взятой наудачу одной квадратной английской мили (около 3 км²) на р. Темзе (410 видов) или для вершины горы Брокен в Гарце (150 видов), конечно, также не могут быть объяснены иначе, как тем, что взятые участки слишком ограничены, чтобы дать полное представление о флорах соответствующих районов. Этими данными в некоторой степени намечается тот предел, переход которого в сторону дальнейшего сужения территории уже лишает нас возможности учета флоры как целого и сводит дело к учету, по существу, случайного фрагмента изучаемой флоры.

Из сказанного с некоторой определенностью выясняется, что площади порядка 100 км² являются в большинстве случаев достаточными, чтобы охватить все элементы той или иной (конкретной) флоры, и вместе с тем заведомо не избыточно крупными. В отдельных случаях (графство Royston), однако, и более значительная площадь может оказаться недостаточной для выполнения поставленной задачи. Отсюда легко сделать практический вывод, что для изучения конкретных флор целесообразно избирать участки не менее 100 км² площадью, хотя бы меньшая площадь и была в том или ином случае достаточной для выявления ее состава¹.

Труднее дать какой-либо общий критерий для установления максимального предела пригодных для изучения площадей. Бесспорно, что в разных случаях он будет весьма различен. Но на практике, во всяком случае, следует предостеречь от стремления значительно расширять изучаемую территорию, хотя бы вследствие того, что действительно исчерпывающее изучение более обширного пространства связано с очень большими затратами труда, переставшими оправдываться уточнением резуль-

¹ В том случае, если мы примем дело с изолированными океаническими островами, установление какого-либо минимального предела для изучения территории отпадает, но ограниченность протяжения того или иного острова должна уже тогда рассматриваться, наряду с его изолированным положением, как фактор, ограничивающий богатство флоры. Ограничение территории более узкими пределами возможно также при изучении флор отдельных горных массивов, где оно может понадобиться в связи с избыточностью дифференцировки материала в соответствии со сменой флор, подчиняющейся вертикальной зональности.

татов исследования при расширении района сверх необходимого минимального предела. Возможно рекомендовать расширение ее не более, как в пределах немногих сотен квадратных километров при условии достаточной однородности охватываемой изучением территории и отсутствия прямых указаний на то, что допущенное ее расширение приводит к увеличению списка флоры за счет включения в него видов, границы ареалов которых будут пересечены при этом расширении.

Однако не надо упускать из виду, что некоторое незначительное превышение размеров изучаемой территории против желательных (кроме тех случаев, когда оно достигается за счет перехода какой-либо резкой ландшафтной границы; в подобных случаях, впрочем, риск ошибочного расширения территории почти сводится к нулю) вследствие медленности нарастания числа видов, обусловливаемого пересечением границ ареалов при выходе за пределы района единой, цельной флоры, будет приводить практически лишь к небольшим погрешностям в получаемых цифровых результатах учета состава флоры. Напротив, незначительное сужение района исследования ниже допустимого предела может при известных обстоятельствах привести сразу к более резкому искажению результата подсчета, так как убывание количества видов при постепенной урезке района, занятого единой флорой, может оказаться быстрым.

Предложенные критерии выбора объектов для сравнительного изучения — критерии конкретной флоры — представляются нам как обосновываемые не только сравнительными, но и абсолютными показателями, универсально приложимыми к изучению любых флор, существующих на земной поверхности, и тем самым открывающими путь для подбора сравнимого материала из любых частей ее без производства сравнительной оценки материала как предварительного условия выбора объектов, подлежащих дальнейшему сравнительному изучению. Исходя из фиксированных принципов определения конкретной флоры, мы можем устанавливать и изучать каждую из них независимо от других, оставаясь уверенными в том, что эти самостоятельно намечаемые и изучаемые единицы окажутся тем не менее в достаточной степени сравнимыми друг с другом.

Количества видов конкретных флор должны рассматриваться как единые для всей поверхности Земли показатели богатства флор.

Определив таким образом нашу позицию в отношении количественной характеристики флор, обратимся теперь к тому, в чем должна заключаться количественная характеристика флористических областей и иных единиц флористического районирования.

Каждая флористическая область (провинция, район и т. п.), подобно каждой флоре, может быть охарактеризована по признаку количества видов растений, с нею связанных. Но прямой результат подсчета видов растений, встречающихся в определенной области, уже не является прямым показателем богатства ее «флоры», а сопоставление количества видов, свойственных разным областям, не позволяет прийти к выводу о том, какая область обладает в действительности более богатыми флорами. Причина этого кроется в том, что флористическая область характеризуется не просто наличием в ней определенной серии видов, но тем, что эти виды распределяются между отдельными населяющими область более или менее сходными по своему составу флорами, сменяющими друг друга в пространстве, притом с различной полнотой и быстротой.

Отдельные флоры, населяющие область, могут обнаружить различное богатство, причем общее количество видов, встречающихся в пределах области, не является прямой функцией богатства населяющих ее флор.

Оно зависит от их богатства лишь в известной степени, обнаруживая не менее тесную зависимость от разнообразия флор области. Чем более

богата область видами с узким распространением, чем сложнее и длительнее история развития ее растительного покрова, чем резче физико-географические различия между отдельными ее частями, тем более разнообразные флористические комбинации мы можем встретить в ее пределах, тем быстрее совершается изменение в пространстве ее флор, тем полнее изменяется состав последних. И очевидно, что чем разнообразнее свойственные данной области флоры, чем значительнее несоответствие их состава, тем выше совокупное количество видов, встречающихся в области. Это правило будет проявляться и в том случае, если отдельные флоры ее не отличаются большим богатством; и наоборот, если флоры, населяющие область, мало отличаются друг от друга по своему составу, то даже при относительно высоком уровне их богатства занимаемая ими область в целом может оказаться обладающей лишь относительно скромным суммарным количеством видов.

Разные области обладают не только различно богатыми флорами, но и различным разнообразием флор. И оба эти явления, функцией сочетания которых являются совокупные количества видов, встречающихся в каждой области, должны учитываться как элементы ее (области) флористической характеристики. В отличие от флоры флористическая область должна характеризоваться не одним количественным показателем (общее количество видов — богатство флоры), но рядом таких показателей. И основное значение в этом ряду будет иметь не общее количество видов, встречающихся в данной области, а количества видов, характерные для отдельных флор, встречающихся в ее пределах.

Другой же первостепенной важности чертой каждой области является разнообразие ее флор, степень изменяемости их в пространстве. От сочетания обоих моментов и зависит та арифметическая величина, которую представляет общее количество видов, свойственных любой области.

Рассматривая эти данные под углом зрения, соответствующим сделанным выше замечаниям, мы можем сказать, что превосходство Франции над Швецией в отношении суммарного количества видов определяется как большим богатством отдельных флор Франции по сравнению с флорами Швеции, так и большим их разнообразием по сравнению с последними.

Но изменениям в пространстве подвержен не только состав флор, но и их богатство. Разным частям области свойственны флоры в разной степени богатые, и изменение их богатства подчиняется определенным закономерностям, могущим в каждой области проявлять самобытные черты. Фиксация этих закономерностей изменения богатства флор является также одной из задач количественной характеристики флористических областей. В известных случаях подобные закономерности, будучи установленные, могут стать столь же неотъемлемыми элементами характеристики областей, как и те или иные особенности состава их флор.

Наконец, возможна постановка вопроса о соотношениях между богатством отдельных флор, имеющих в области, и суммарным количеством свойственных ей видов как в количественном отражении разнообразия ее флор. Но сомнительно, чтобы соответствующие показатели оказались удобными для сравнения различных областей друг с другом. Можно также поставить вопросы о «быстроте» изменения богатства флор (как п состава их) в пространстве, о характере чередования более богатых и более бедных флор в пределах области и пр. Постановка подобных вопросов вполне закономерна, хотя в настоящее время мы и не можем сделать конкретных предложений о способах решения некоторых из них. Но главное, что должно быть подчеркнуто, это то, что разрешение каждого подобного вопроса не должно мыслиться в форме изыскания каких-то универсальных математических формул, «коэффициентов» и т. п. Эти ботанически вопросы могут и должны решаться с привлечением математических средств анализа количественных отношений. Но изучение ботанических законо-

мерностей не должно подменяться упрощенными вычислениями, легко могущими привести лишь к тому, что вместо использования математики как одного из средств решения стоящих перед естествознанием задач подлежащие объяснению биологические факты превращаются в объекты произвольных и ничего не дающих ни естествознанию, ни математике манипуляций.

Мы изложили наши принципиальные взгляды по вопросу о количественной характеристике флор и флористических областей. Попробуем теперь на основе установленных общих положений рассмотреть конкретные данные о богатстве флор различных областей земного шара, главным образом относящиеся к территории Советского Союза.

Предъявляя к сопоставляемому материалу иные требования, чем Декандоль и особенно Вульф, мы, естественно, будем оперировать в основном с иными цифрами, чем использованные ими. Вопрос выбора цифр, соответствующих целям исследования, приобретает для нас особенное значение. И если наши предшественники встречали определенные затруднения на пути подбора цифрового материала для своих сопоставлений, то наши затруднения в этом отношении будут во всяком случае не меньшими. Изучение узко локальных флор всегда стояло на заднем плане по сравнению с описанием флор обширных пространств, причем в конце прошлого столетия и в текущем столетии это проявилось особенно резко.

Составление списка любой конкретной флоры для специалиста, близко знакомого вообще с растительным миром соответствующей области, представляет задачу, можно сказать, относительно нетрудную, хотя и требует известного напряжения, главным образом ближе к окончанию работы, когда выявленность состава флоры приближается к исчерпывающей. Мы же на практике подобными списками располагаем лишь в ограниченном количестве, именно потому, что составление их не привлекало к себе большого внимания. К тому же и имеющиеся цифры требуют осторожного к ним отношения, так как не следует забывать, что критерий конкретной флоры в подавляющей массе случаев при составлении списков во внимание не принимался, следовательно, мы имеем дело обычно лишь с более или менее удачным совпадением границ той или иной флоры с предъявляемыми нами требованиями.

На практике нам часто придется иметь дело с комплексами видов, лишь приблизительно соответствующими понятию о конкретной флоре. И если в большинстве случаев сравнимость отдельных списков будет подтверждаться достаточной полнотой освещенности каждой сравниваемой флоры даже в тех случаях, когда мы будем опираться на списки значительной давности, то одновременность составления отдельных списков иногда все же отразится на соотношении цифр вследствие изменений, происшедших в трактовке отдельных видов растений, главным образом в смысле сужения трактовки вида в новейшее время. Давно составленные (хотя бы и исчерпывающие по полноте) списки могут поэтому по сравнению с современными давать несколько преуменьшенные количества видов. Это преуменьшение будет, однако, не столь значительным, чтобы искажение результатов сравнения превысило допустимые пределы Ч

¹ Вопрос о широте трактовки вида применительно к конкретным флорам имеет много меньшее значение, чем применительно к флорам обширных территорий. Это обусловлено тем, что многие расхождения в трактовке той или иной формы как вида или ниже стоящей таксономической единицы относятся к географическим замещающим формам полиморфных циклов. Существенно большее значение для оценки богатства конкретных флор имеет современная трактовка апогамных видов таких родов, как *Hieracium*, *Alchemilla*, *Taraxacum*. Дробная трактовка их сильно изменяет представление о количестве видов флоры. И тут трудно не согласиться с Пальмгреном, что при сопоставлении данных о богатстве флор представителей подобных родов удобнее рассматривать в рамках старых, сборных видов, более сравнимых с остальными слагаемыми каждой флоры.

Что касается распределения используемых нами цифр по отдельным странам и областям, то пытаться добиться в этом отношении какой-либо равномерности было бы бессмысленно. Изучение флор разных стран шло различными путями, разными исследователями руководили различные идеи, определявшие характер и содержание их работ, и в зависимости от обстоятельств разные страны оказываются освещенными в флористическом отношении не только с различной полнотой, но и в разном роде. Поэтому мы и не делаем попытки характеризовать богатство флор всех областей земного шара, но останавливаем наше внимание пока лишь на богатстве флор меньшинства областей, для которых такое освещение возможно дать по имеющимся в нашем распоряжении материалам. При сегодняшнем состоянии разработки проблемы количественной характеристики флор с этим вполне можно мириться, ибо сейчас основная задача — не в подведении каких-либо итогов, а в установлении определенных принципов проведения подобных сопоставлений. Основное внимание мы уделяем данным по северу Евразии, главным образом по северным областям СССР, к которым относится основная часть подобранного нами материала. Освещение более удаленных областей дается лишь весьма схематично, в пределах того, насколько это необходимо для установления примерных показателей богатства их флор, получаемых при применении рекомендуемой нами методики.

Приводя сведения о богатстве флор по отдельным странам и областям, мы пытаемся наметить на основе сообщаемых цифр и некоторые общие закономерности распределения богатства флор в пространстве, характеризующие определенные флористические области. Установление этих закономерностей приводит нас, в полном согласии с мнением Пальмгрена, к выводу о большом значении общего количества видов флор как элемента характеристики и низших и высших флористических подразделений земной поверхности.

Арктика. Изучение флор Арктики шло, как выше уже отмечалось, в значительной степени по линии тщательного, детального исследования ограниченных территорий. Благодаря этому мы с относительной легкостью можем подобрать цифровой материал, отвечающий требованиям нашей работы (табл. 1). Наряду с такими цифрами, приводимыми без всяких оговорок, мы используем и несколько цифр по районам, освещенность которых более далека от исчерпывающей. В таких случаях перед соответствующими цифрами ставим знак >; оговариваемся, что включение таких цифр в перечень подразумевает наличие у нас уверенности, что состав соответствующей флоры выявлен не менее чем на три четверти.

Приведенные цифры, относящиеся к районам, расположенным в различных секторах Арктики (близ южной окраины области, в средних «е широтах и, наконец, вблизи крайних полярных пределов суши), дают довольно яркое представление о бедности этих флор. Общее представление о невысоком уровне их богатства этими цифрами вполне подтверждается. Практически цифры, колеблющиеся в пределах от 100 до 200 видов, оказываются для флор Арктики наиболее характерными. Цифры свыше 200 полностью относятся к флорам районов, расположенных в более умеренных частях области; напротив, цифры ниже 100 наблюдаются лишь при переходе в наиболее суровые районы высокой Арктики. В этом распределении цифр легко усмотреть отражение закономерностей изменения состава арктических флор в связи с изменением зональных условий. Если попытаться распределить (учитывая качественный состав флор) все перечисленные флоры по трем зональным типам арктических флор — высокоарктическому, арктическому и гипоарктическому [Голмачев, 1932, с. 25], мы убедимся, что все цифры ниже 100 видов относятся к флорам высокоарктического типа; в то же время к нему нельзя отнести ни одну из флор, приведенных в списке, имеющих больше 100 видов. Флоры арктические в узком смысле слова обладают составом, колеблющимся в пре-

Конкретные флоры Арктики

Район флоры	Количество видов	Источник
<i>Европейский сектор</i>		
Земля Франца-Иосифа, о. Георга (между 80° и 80°40' с. ш.)	30	[Hanssen, Lid, 1932]
Новая Земля, п-ов Адмиралтейства (около 75° с. ш.)	56	[Lyngе, 1923]
Новая Земля, район Машигиной губы (ок. 74°40' с. ш.)	105	[Толмачев, 1935]
Новая Земля, район радиостанции Маточкин Шар (73°16')	116	[Толмачев, 1935]
Новая Земля, Малые Кармакулы (72°25')	>147	Спец. подсчет автора
О. Вайгач, бухта Варяека (69°42')	198	[Толмачев, 1936a]
О. Колгуев, окрестности Бугрина (68°50')	>165	Спец. подсчет автора
Амдерма, побережье Карского моря (69°40')	>150	[Толмачев, 1937]
Низовья Печоры, район р. Юшиной (68°8')	175	Спец. подсчет автора
Канин Нос (68°39')	>150	[Андреев, 1931]
Медвежий остров	55	[Hanssen, Holmboe, 1925J]
Исландия, восточный берег, фьерд Рейдар	. 245	[Oskarsson, 1929]
<i>Азиатский сектор</i>		
О. Диксон, Енисейский залив (73°29')	105	[Толмачев, 1932]
Низовья Енисея, окрестности Дудинки (69°24'1)	299	Спец. подсчет автора
Центральный Таймыр, низовья р. Яму-Тарида (74°27')	170	[Толмачев, 1932]
Центральный Таймыр, низовья р. Яму-Неры (74°50')	164	Там же
Чукотская земля, залив Св. Лаврентия (около 65°40')	225	[Толмачев, 1935]
<i>Американский сектор</i>		
Аляска, район Port Clarence (около 65°20')	>180	[Kjellman, 1883]
Земля Эллесмира, Lady Franklin Bay (81°40')	79	[Толмачев, 1935]
Земля Эллесмира, Goose Fjord, Muskoх Fjord (ок. 76°30')	77	Там же
Земля Эллесмира, Harbour Fjord (около 76°30')	75	»
Земля Эллесмира, Fram Fjord (ок. 76°20')	72	»
Вост. Гренландия, Wollaston Forland (около 74°30')	112	[Vaage, 1932]
Вост. Гренландия, Dronning Marias Dal (63°30')	136	[Devoid, Scholander, 1933]
Вост. Гренландия, район Umanak (около 63°)	148	Там же

делах от 105 (Машигина губа, о. Диксона) до 225 видов (залив Св. Лаврентия). Состав их довольно постепенно обогащается при переходе с севера на юг, что наиболее рельефно выступает при сопоставлении флор пунктов, расположенных примерно по одному меридиану (Машигина губа — 105 видов, Маточкин Шар — 116, Малые Кармакулы — 147, бухта Варнека — 198). Обогащение флор происходит здесь неуклонно и более или менее равномерно.

Напротив, при переходе от арктических флор (собственно) к высокоарктическим падение цифр может быть скачкообразным. Это хорошо видно на примере флор района Машигиной губы (105 видов) и п-ова Адмиралтейства (56 видов). Правда, на Новой Земле, в силу ее местных особенностей, переход этот, по-видимому, особенно резок. Но если вспомнить, что переход к высокоарктическим флорам вообще знаменуется началом совершенно одностороннего (с приближением к полюсу) обеднения флор за счет ничем не компенсируемого выпадения ряда ее элемен-

тов, то нас не должна удивлять некоторая подчеркнутость его быстрым падением цифр, характеризующих общее число видов. Что касается флор гипоарктических, то для них мы располагаем показателями от 175 видов (район р. Юшиной в низовьях Печоры) до 299 (Дудинка на Енисее). Следовательно, гипоарктические флоры в среднем богаче арктических собственно, но взятые в отдельности могут быть и беднее отдельных арктических флор. Флора района р. Юшиной, например, заведомо беднее арктической флоры района бухты Варнека (198 видов).

Более или менее постоянным является вообще замедленный темп обогащения состава флор по мере продвижения на юг, при переходе от арктических (собственно) флор к гипоарктическим. И это отнюдь не случайно: происходящее при этом изменение состава флор сводится к обогащению их за счет появления многочисленных умеренно северных (гипоарктических, бореальных) элементов, но при параллельном выпадении части арктических. Обычно первая величина значительно перевешивает вторую, поэтому переход от арктических флор к гипоарктическим отражается большей частью дальнейшим ростом богатства флор; но в отдельных случаях выпадение арктических элементов может вполне уравновесить увеличение числа умеренно северных, а иногда даже превзойти его. Поэтому, как исключение, может иметь место и некоторое падение богатства флор при переходе в более умеренные части Арктики. Но во всяком случае минимальные показатели богатства флор гипоарктического типа значительно более высоки, чем флор арктических собственно, а максимальные — также значительно превышают возможные для последних.

Рассматривая все приведенные цифры и допуская, что подлинные крайние показатели для всех зональных категорий нами не выявлены, мы можем характеризовать богатство флор Арктики следующим образом: флоры высокоарктические характеризуются количеством видов ниже 100;

флоры арктические, как правило, насчитывают от 100 до 200 видов, но могут достигать, вероятно, 230—250;

флоры гипоарктические насчитывают от 150 до 300, иногда, вероятно, до 350 видов.

Для суждения об изменениях богатства флор по секторам Арктики имеющийся цифровой материал явно недостаточен. Но и приведенные цифры позволяют заметить, что наиболее высокие показатели как для арктических, так и для гипоарктических флор отмечаются в азиатской Арктике. Флоры Центрального Таймыра, в частности, привлекают внимание своим повышенным богатством по сравнению с соответствующими им по зональному положению флорами Новой Земли и Гренландии. В этом легко усмотреть отражение повышенной исторической роли сибирской Арктики в формировании арктических флор. Для восточного побережья Гренландии характерна, по-видимому, некоторая нивелированность богатства флор как арктических, так и гипоарктических в довольно узких пределах. Если арктические флоры этого побережья по уровню их богатства сходны с новоземельскими (ср. цифры для Vegasund и Wollaston Forland), то имеющиеся показатели для гипоарктических (136, 148 видов), даже при отсутствии гарантии исчерпывающего учета соответствующих флор, производят впечатление относительно очень низких. Явление это легко увязывается с тем, что именно более умеренные по своей климатической обстановке части Гренландии находятся в более полной изоляции от других частей суши, сходных по условиям, в то время как север Гренландии более тесно связан с другими частями арктической суши, что не могло не способствовать обогащению состава северо-гренландских флор.

Лесная полоса умеренного севера Евразии. Для флор лесной полосы севера СССР мы располагаем такими цифрами (табл. 2).

Конкретные флоры лесной зоны РСФСР

Район флоры	Кодичество видов	Источник
Окрестности г. Архангельска	565	И. А. Перфильев (личное сообщение)
Окрестности г. Вологды	636	То же
Район «Островков» на р. Неве	465*	(Ганешин, 1915, 1916]
Раифское лесничество (Татарская АССР)	582	Л. Н. Васильева (личное сообщение, по данным А. Я. Гордягина)
Моркинский район (Марийская АССР)	664	Л. Н. Васильева (личное сообщение)
Звенпогвский район (Марийская АССР)	715	То же
Окрестности г. Томска	730-740	Л. П. Сергиевская (личное сообщение)

* Цифра, беспорно, преуменьшенная, основанная на сборах в течение одного сезона.

Несмотря на ограниченность перечня по большому расстоянию между отдельными приведенными в нем пунктами, он оставляет довольно яркое впечатление: приведенные цифры поражают своим единообразием, позволяющим думать, что мы имеем дело с таким типом флор, для которого определен уровень богатства представляет черту, относительно постоянную. Абсолютный уровень богатства бореальных флор определяется приведенными цифрами, как резко превышающий богатство флор Арктики. «Средняя» по богатству бореальная флора примерно вдвое превосходит по количеству видов предельно богатые флоры Арктической области. При этом характерный для бореальных флор уровень богатства — более 500 видов — наблюдается уже в весьма северных районах (г. Архангельск — 64°32' — 34' с. ш.) и лишь умеренно изменяется по мере продвижения на юг.

Общее увеличение богатства флор по мере продвижения с севера на юг свойственно, очевидно, и бореальным флорам, но выражается, как мы видим, в очень скромных цифрах. Весьма показательны, например, соотношения между цифрами для Архангельска и Вологды. Оба пункта расположены на одной долготе (у 40-го меридиана), но удалены друг от друга по широте на 5°. Превосходство количества видов флоры более южного района выражается абсолютно в цифре 71, а относительно (принимая низшую цифру за 100%) в 12,5%. Совершенно иную картину мы имеем в Арктике: при аналогичных пространственных соотношениях (разница по широте в 5° при одинаковой долготе) район бухты Варнека превосходит район Машигиной губы абсолютно на 92 вида, а относительно на 88%! Следовательно, зональная дифференцировка флор лесного севера Евразии в отношении богатства их выражена гораздо слабее, чем у флор Арктики.

Общий уровень богатства бореальных флор СССР на основании приведенных цифр мы можем оценить в 500—800 видов, допуская соответствующие отклонения от фактически известных нам цифр в обе стороны. В пределах какой же территории выдерживаются эти показатели?

В западном направлении от приводившихся нами пунктов Пальмгрен [Palmgren, 1925] приводит для ряда районов Финляндии такие цифры: для района Nylandia (за изъятием заносных видов) — 630; для *Begio Aboensis* (с той же поправкой) — 644; для Аландских островов — 650, а при учете всех видов (включая заносные) — более 750. Все рассматриваемые Пальмгреном районы шире, чем районы конкретных флор, но отмеченные цифры, независимо от того даже, какую категорию их мы предпочли бы использовать, при ограниченной площади указанных районов

(от 1400 до 11 300 км²) позволяют все-таки заключить, что конкретные флоры в любом из этих районов будут обнаруживать богатство, сходное с установленным выше для флор лесной полосы севера СССР. Для юго-западной части Эстонской ССР Th. Lippmaa [1931] приводит 693 вида, рассматривая территорию, не вполне однородную в флористическом отношении. Но и здесь вероятное богатство конкретных флор, очевидно, укладывается в пределы, намеченные для нашего севера. Ограниченный по протяжению и вполне отвечающий нашим требованиям о. Вормс имеет флору из 542 видов [Grontved, 1927], что говорит о том же. Следовательно, при продвижении на запад до Балтийского моря цифры колеблются в тех же, что и у нас, пределах без видимой тенденции к повышению или понижению.

О богатстве флор более южных районов СССР мы можем составить приближенное представление по некоторым косвенным данным. Цифры, приводимые Вульфом [1934] для отдельных бывших губерний, позволяют думать, что в пределах собственно лесной полосы мы едва ли можем рассчитывать на нахождение флор, насчитывающих более 800 видов. В лесостепи возможны, вероятно, и более высокие показатели. В этих цифрах можно усмотреть отражение тенденции к некоторому повышению богатства флор по сравнению с бореальными у южной окраины лесной полосы и на севере степной. Но повышение это, как легко заметить, может быть весьма незначительным.

Что касается области лиственных и смешанных лесов Средней Европы, то для ее флор характерны, очевидно, уже более высокие цифры. Так, Декандоль [De Candolle, 1855] приводит для окрестностей Регенсбурга 1063 вида, для окрестностей Страсбурга — 960 и сопоставляет с этими цифрами ряд неприводимых непосредственно данных по окрестностям некоторых германских городов, флоры которых оцениваются им в среднем в 1000 видов.

Данные по Скандинавии [De Candolle, 1855] говорят о последовательном убывании богатства флор с юга на север (окрестности Стокгольма — 850 видов, Gefle — 680, Quickjock в Шведской Лапландии — 320) при относительно высоком его уровне на широте Стокгольма. Для более широкого района, тяготеющего к Стокгольму, Пальмгрен [Palmgren, 1925] приводит весьма высокую цифру (1156 видов). По этим данным можно, по-видимому, заключить, что флоры Швеции южнее 60-й параллели по своему богатству должны занимать промежуточное положение между флорами лесной полосы СССР и среднеевропейскими.

В гористой части Средней Европы мы вправе ждать более пестрое распределение богатства флор в соответствии с большим разнообразием условий. Поэтому суждение, основанное на немногочисленных цифрах, не может иметь здесь большого веса. Тем не менее подсчеты для весьма ограниченного (немного более 200 км²) района горы Офенберг [Brunies, 1906], для примерно вдвое более обширного округа Бернина [Brockmann-Jerosch, 1907] в Граубюндене и для верхнего Энгадина [Sandrian, 1928], дающие соответственно 825, 1121 и 1080 видов, позволяют думать, что флоры Швейцарии (а вероятно, и смежных частей Австрии) стоят по своему богатству на уровне, близком к другим среднеевропейским. Однако, как указывает Вульф [1934, с. 11], общее количество видов, известных из Швейцарии (2587), почти тождественно известному для Германии (2609), несмотря на несравненно большее протяжение последней. Очевидно, это обусловлено тем, что относительная высота первой цифры (при небольшом богатстве флор Швейцарии по сравнению с германскими) является всецело функцией большего разнообразия флор Швейцарии по сравнению с Германией, что при учете физико-географических особенностей обеих стран и представляется нормальным.

Некоторое снижение богатства флор по сравнению со Средней Европой свойственно Великобритании. Так, по данным Декандоля, скрестно-

стям Эбердина (Шотландия, ок. 58° с. ш.), несмотря на довольно широкие рамки взятой территории (75 кв. геогр. миль), свойственно лишь 580 видов; для окрестностей Эдинбурга и Глазго даются цифры порядка 700 видов; для окрестностей Оксфорда и ряда других пунктов — порядка 760; лишь для возвышенности Malven (52° с. ш.) приводится цифра 810, как и для округа Hertford в одноименном графстве (51°47'). Таким образом, допуская даже некоторую приуменьшенность приведенных цифр применительно к современной трактовке вида, мы должны признать показатели богатства флор Великобритании относительно низкими: они не только беднее флор Средней Европы, но и соответствующих по широте районов Скандинавии. По уровню богатства они более сближаются с флорами лесной полосы севера СССР.

Каково изменение богатства флор лесной полосы к востоку от рассмотренных нами первоначально районов, пока мы не можем установить. Является ли относительно высокая цифра, приведенная для окрестностей Томска, отражением каких-либо общих сибирским флорам черт или имеет более узкое местное значение — остается неясным. Известные цифры, относящиеся к отдельным сибирским бывшим губерниям и областям, не могут служить даже приблизительными ориентирами для решения вопроса о богатстве флор соответствующих частей Сибири, так как эти бывшие губернии и области и слишком обширны и отчасти весьма разнообразны по своим условиям. С другой стороны, частные цифры по некоторым более узким территориям не всегда опираются на достаточно полные данные по их флорам, поэтому тоже могут быть ненадежны. Из более надежных в этом отношении списков — сводка П. Н. Крылова и Е. И. Штейнберг [1918] по бывшему Канскому уезду Енисейской губ., заключающая 836 видов, как и список С. С. Ганешина [1915, 1916] по Балаганскому, Нижнеудинскому и Киренскому уездам бывшей Иркутской губ. (998 видов) позволяют, пожалуй, думать (учитывая разнообразие условий и значительную протяженность этих районов), что богатство флор областей, расположенных к западу от Байкала, не должно превышать показателей, фиксированных для Томска. Частные цифры по бывшим округам Якутии, приводимые В. Л. Комаровым [1926], в значительной степени отражают еще недостаточный уровень изученности страны. Принимая во внимание и это обстоятельство, и обширность округов, мы можем, однако, думать, что наибольшая из приводимых им цифр (908 видов), относящаяся к Якутскому округу, и значительно более низкая для Вилюйского (653) указывают на близкий или несколько более умеренный уровень богатства якутских флор по сравнению с западносибирскими. Но в том, что в умеренной Якутии имеются флоры, превышающие своим составом 500 видов, сомневаться не приходится.

Мы не имеем цифр, которые могут удовлетворить наши требования по отдельным флорам Приамурья или Охотского побережья, поэтому и не можем решить вопрос, в какой степени относительно высокие итоги подсчетов больших областей Дальнего Востока обуславливаются повышенным богатством дальневосточных флор и в какой — повышенным их разнообразием. В отношении дальневосточного севера сводные цифры В. Л. Комарова [1927—1930] и Хультена [Hulten, 1927—1930] по Камчатке (828 и 782; расхождения за счет различной трактовки объема многих видов) позволяют предполагать некоторое снижение цифр по отдельным флорам против тех, с которыми мы пока имели дело, так как значительное разнообразие флор Камчатки не вызывает сомнений. Подсчет, произведенный на основании карточек, данных Хультеном для района Авачинской губы, дал 531 вид, но флора охваченного подсчетом района может быть не вполне однородной, так что приведенная цифра может быть и превышает показатели для действительно конкретных флор.

Безусловно, интересно было бы проследить цифры, характеризующие богатство горных флор Сибири и Дальнего Востока, чередованием которых с таежными флорами низменных пространств должно обуславливаться некоторое повышение общих цифр для всех областей Сибири, включающих более значительные возвышенности. К сожалению, и здесь мы упираемся в недостаток соответствующего нашим целям материала. Цифра П. Н. Крылова [1931] для всей высокогорной области Алтая (297 видов) может служить лишь показателем того предела, значительно ниже которого должны стоять цифры, характеризующие отдельные высокогорные флоры этой горной страны, безусловно, значительно различные по своему составу. Можно думать, что показатели их богатства будут сходны с таковыми для флор Арктики. На севере Приамурья для изолированного хр. Дуссе-Алинь В. Б. Сочава [1932] приводит в результате тщательного его изучения (проведенного с учетом критерия конкретной флоры) 105 видов — цифру, бросающуюся в глаза своей скромностью. Во всяком случае, не давая права говорить о богатстве высокогорных флор юга Сибири и Дальнего Востока более широко, приведенные данные показывают, что относительное обилие видов, обитающих на возвышенностях в пределах той или иной области Сибири или Дальнего Востока, еще не позволяет прямо говорить о богатстве их флор. Значительное разнообразие горных флор в первую очередь отражается повышением итоговых цифр, в то время как по своему богатству по меньшей мере часть этих флор не отличается от «прославленных» своей бедностью флор Арктики.

Возможно, что это положение окажется повторяющимся и во многих других высокогорных областях.

Рассмотренные данные позволяют заключить, что почти всей лесной полосе северной Евразии свойственны флоры, богатство которых колеблется в пределах от 500 до 800—850 видов. Изменение богатства флор в пространстве совершается весьма постепенно и в основном подчиняется зональным факторам, сводясь к возрастанию богатства флор в направлении с севера на юг. Напротив, сколько-нибудь выраженной общей тенденции к изменению богатства одинаковых по зональному положению флор при переходе с запада на восток, по -меньшей мере в пределах пространства между Балтийским морем и Обь-Енисейским водоразделом, не наблюдается. Ощутительное увеличение богатства флор отмечается лишь с переходом в Среднюю Европу и в умеренные части Скандинавии; но в Великобритании цифры снова выравниваются, сближаясь с таковыми для области к востоку от Балтийского моря. Интересно, что определенное богатство бореальных флор является весьма постоянным их признаком, и колебания соответствующих цифр значительно умереннее, чем изменения качественного состава флор. Если последний в условиях лесной полосы севера земного шара обнаруживает большую дифференцировку, нежели в Арктике, то показатели богатства флор оказываются здесь еще более устойчивыми, чем в последней.

На примере северной лесной полосы и Арктики мы можем выявить и значение богатства флор как критерия для разграничения флористических областей. Если для первой, начиная уже с достаточно высоких широт, характерны цифры выше 500 видов, то у южной окраины последней мы встречаемся с гораздо более скромными величинами порядка 200—300, максимум 350 видов; следовательно, если нарастание цифр от 500 до 800 в полосе, занятой бореальными флорами, совершается весьма постепенно, как и снижение от 250—300 до 150—200 в Арктике (где более быстрое обеднение флор начинается не ранее снижения уровня их богатства до 150 видов), то изменение богатства флор от 500 до 250—300 видов должно совершаться, очевидно, в пределах относительно узкого пространства. На северо-востоке европейской части СССР, для которого мы

приводим ряд цифр, это изменение должно укладываться в полосу примерно от 65 до 67° с. ш., каковая, таким образом, и явится как бы зоной угасания богатства бореальных флор при переходе к гипоарктическим, районы которых должны быть относимы уже к Арктической области.

Южные области СССР. Не располагая соответствующими цифрами, мы вынуждены оставить без рассмотрения вопрос о богатстве флор типичных степных территорий нашей страны и обратиться непосредственно к южным окраинам ее, обнаруживающим в основном субтропический характер. Флоры советской Средней Азии распадаются на два основных типа в зависимости от приуроченности их к равнинно-пустынным или горным частям страны. Первым свойственны более бедные, вторым — более богатые флоры. В качестве типичной пустынной флоры мы можем привести флору окрестностей ст. Репетек (Восточные Каракумы), насчитывающую, по сообщению Боброва, около 250 видов; весьма вероятно, однако, что в пустынях Средней Азии имеются и более бедные флоры. Возвышенность Большие Балханы, на западе Туркмении, обладает уже флорой не типично пустынного характера, насчитывающей 349 видов (личное сообщение Е. Г. Боброва, считающего возможным увеличение списка примерно на 20 видов). Так или иначе, но приведенные цифры ярко показывают, что по мере перехода от бореальных флор через степные к пустынным флорам среднеазиатского типа мы имеем дело со значительным снижением уровня богатства флор. Но где оно начинает проявляться и как совершается мы пока не знаем.

Высокое общее количество видов, свойственных горным частям Средней Азии, можно уже а priori отнести в значительной мере за счет большого разнообразия их флор, ввиду сложной структуры страны, разнообразия условий отдельных горных хребтов и частей их и хорошо известного обилия в горах Средней Азии видов с весьма узким распространением. По отдельным флорам цифры могут быть весьма различны. Так, если для хр. Кугптан, в Западном Таджикистане (часть Гиссарского хребта), С. А. Невский (по личному сообщению Е. Г. Боброва) насчитывает около 800 видов, то богатейшая в флористическом отношении часть Памира — район оз. Яшиль-куль и р. Аличур — дает только 210 видов (подсчет по [Федченко, 1903]). Не имея оснований считать первую цифру показателем предельного богатства флор для Средней Азии, а последнюю — предельной бедности, мы должны пока ограничиться констатацией, что богатство горных флор Средней Азии может колебаться от цифр, превышающих соответствующие показатели для бореальных флор (но в какой мере?), и до совпадающих с таковыми для флор арктических. Вместе с тем представляется вероятным, что суммарное количество видов, известных из горной части Средней Азии, обусловлено богатством ее флор лишь в малой степени, завися в основном от очень высокого разнообразия этих флор.

Большое разнообразие флор Кавказа также является бесспорным. Однако здесь — конкретно в Закавказье — мы встречаемся с большим, чем констатированное нами пока где-либо, богатством отдельных флор. Так, для близлежащих окрестностей Тбилиси Б. К. Шишкин (личное сообщение) насчитывает 1500 видов. Еще выше соответствующая цифра для Боржомского района (площадь около 700 км²), флора которого, по подсчету Козловского (личное сообщение), включает 1900 видов. Даже если допустить неполную однородность последней флоры, то и при сужении представления о ней общая цифра должна будет остаться очень высокой, тем более, что возможное сокращение списка будет отчасти компенсироваться новыми данными о видах, пока в районе не зарегистрированных. Вместе с тем, учитывая данные Гроссгейма о количествах видов, свойственных целым ботанико-географическим районам Кавказа, следует думать, что цифра, установленная для Боржомского района, едва ли где-либо на Кавказе может быть превзойдена сколько-нибудь значитель-

но; в большинстве же ботанико-географических районов Кавказа мыслимые предельные цифры должны быть значительно ниже.

Данными по высокогорным районам Кавказа мы сейчас не располагаем. Для сухих негорных частей его характерным примером может служить Апшеронский полуостров, в пределах которого, по данным Карягина (личное сообщение), встречается 600—700 видов. Таким образом, если рассматривать все Закавказье в целом, мы должны будем отметить для него наличие как весьма богатых, так и относительно бедных флор независимо от наличия в области Главного Кавказского хребта или на изолированных горах Армянского нагорья более обособленных высокогорных флор с незафиксированными пока количественными показателями.

Вместе с тем надо подчеркнуть, что в Закавказье мы встречаемся с таким богатством отдельных флор, которого не наблюдали (и, очевидно, не имеем оснований предполагать) в других частях Советского Союза. Именно здесь мы встречаем наши богатейшие флоры, обладающие количеством видов, в два-три раза превышающим таковые «средних» флор лесной полосы севера, т. е. флор наиболее распространенного в СССР типа.

В порядке сопоставления с приведенными цифрами можно напомнить, что Декандоль приводит для окрестностей городов Южной Франции (Марсель, Тулон, Фрежус) в качестве среднего показателя 1460 видов, а для окрестностей Венеции и Падуи (север Италии) соответственно 950 и 1380. Из этих цифр можно лишь заключить, что на западе Средиземноморской области мы можем встретиться с флорами примерно такого же богатства, как некоторые закавказские, но какое положение занимают эти флоры в ряду других флор Западного Средиземноморья, остается неясным. Очевидно, во всяком случае, что юг Европы обладает флорами не только более разнообразными, но и значительно более богатыми, чем страны, лежащие к северу от Альп.

Тропические флоры. Вопрос о богатстве тропических флор представляет особенный интерес в связи с тем, что с его разрешением должно быть связано решение вопроса вообще о богатейших флорах земного шара. Мы уже видели, что цифры порядка 20—40 тыс. видов могут получиться лишь в результате механического обобщения данных по весьма обширным территориям и, по существу, могут иметь в лучшем случае весьма ограниченное научное значение. Истинный предел богатства тропических флор должен лежать значительно ниже. Но на каком уровне? И на основании каких цифр можно хотя бы приблизиться к его установлению?

Единственным точным подсчетом, которым мы располагаем для типично тропической конкретной (!) флоры, мы обязаны Вармингу [Warming, 1892], тщательно изучившему район Лагоа Сайта в штате Минас Жераес в Восточной Бразилии (под 19°40' ю. ш.). Состав флоры района Лагоа Санта (при площади района в 170 км²) Варминг определяет количеством не менее 3000 видов, каковую величину мы и можем принять за реальную отправную точку для суждения о богатстве тропических флор Южной Америки. Располагая ею, мы вправе вместе с тем предположить, что в пределах того же материка могут встретиться флоры с составом более 3000 видов, ибо совершенно невероятно, чтобы Вармингу посчастливилось встретиться как раз с богатейшей флорой страны.

Из приводимых Вульфом [1934] цифр по отдельным более или менее ограниченными по протяжению тропическим странам к тропической Америке относятся данные по о. Куба (7000 видов при площади в 119 000 км²) и о. Пуэрто-Рико (3777 видов — около 9000 км²), к тропической Азии — данные по о. Тайвань (3265 видов — 35 000 км²), о. Цейлон (3074 вида — 64 000 км²), о. Ява (5000 видов — 122 000 км²), п-ову Малакка (6920 видов, не включая папоротникообразных, — от 90 до 100 тыс. км²). Связанная с наименьшей по протяженности территорией цифра по о. Пуэрто-Рико интересна в том отношении, что ею фиксируется вероятный

уровень богатства отдельных флор, приближающийся к тому, который был зафиксирован для Восточной Бразилии. Наряду с этим данные по островам Тайвань и Цейлон достаточно определенно показывают, что на этих островах мы не можем предполагать существование конкретных флор, достигающих богатства, отмеченного для района Лагоа Сайта. Это тем более интересно, что, в частности, о. Цейлон по пышности своей тропической растительности, бесспорно, превосходит указанный район Восточной Бразилии. Но положение, фиксируемое на основании данных об указанных островах, очевидно, не является общим для тропической Азии. Наиболее ярко свидетельствует об этом весьма высокая цифра, относящаяся к Малаккскому полуострову. В его пределах мы с большей долей вероятности можем предполагать существование флор, более богатых, чем флора Лагоа Сайта. Следовательно, и для азиатских тропиков цифра 3000, очевидно, не является предельным показателем богатства флор. Каков уровень богатства флор экваториальной Африки, мы пока совершенно не знаем. Но мы не можем заранее отрицать возможность достижения и ими примерно того же уровня богатства, поскольку не известно, чем обусловлено относительно скромное общее количество видов (13 000), зафиксированное в богатейшей по характеру растительности части Африканского материка (оно может объясняться и пониженным богатством отдельных экваториально-африканских флор по сравнению, например, с бразильскими, и меньшим разнообразием этих флор при том же уровне их богатства).

О том, какого максимального уровня богатства могут достигать тропические флоры, мы можем пока лишь строить догадки. Лично нам думается, что этот предел должен лежать на уровне не выше 4000—5000 видов.

С переходом из тропических стран в субтропические и умеренные широты южного полушария мы, как и на севере, наблюдаем общее обеднение флор, совершающееся, по-видимому, менее равномерно. Но большего внимания заслуживает резкое повышение богатства флор на крайнем юге Африки. Здесь на довольно ограниченном пространстве Капской земли насчитывается до 12000 видов высших растений — цифра, нигде не повторяющаяся в субтропиках на территории, сходной по протяжению. При этом все многообразие «капской флоры» сосредоточивается, в сущности, лишь на меньшей части Капской земли. Обилие видов с крайне узким распространением здесь давно уже известно, и то, что высота приведенной цифры в очень значительной степени обусловлена высоким разнообразием капских флор, не вызывает сомнений. Но и богатство их, очевидно, не может быть низким. Поэтому при установлении показателей, характеризующих богатейшие флоры земного шара, флоры крайнего юга Африки наряду с тропическими флорами не должны упускаться из виду.

Островные флоры. Особое положение островных флор в отношении количества слагающих их видов, как и в отношении качественных особенностей, не вызывает сомнений. Правда, поскольку речь идет о количестве видов, это относится, по-видимому, лишь к островам, расположенным более или менее изолированно. И не только арктические острова, равноценность которых в флористическом отношении, соответствующим по протяжению частям материка, давно уже была известна, но, например, и острова Малайского архипелага, Большие Антильские острова и т. д. едва ли отражают богатством своих флор какие-либо специфические островные черты. Развитие на островах изоляционного эндемизма имеет, в свою очередь, второстепенное значение применительно к оценке богатства конкретных флор. Оно более сказывается на результатах огульного учета видов, свойственных тому или иному крупному острову или группе их.

Что касается более изолированных островов, расположенных вне Арктической области, то их флоры обычно беднее материковых. В этом проявляется как влияние изоляции, так и наличие на островах недостаточно разнообразных условий существования растительности. Ограниченность размеров отдельных островов усиливает значение последнего фактора. Приведем несколько примеров, характеризующих относительную обедненность островных флор.

Расположенные относительно близко к Камчатке Командорские острова имеют флору, по составу весьма родственную камчатской, но обедненную за счет резкого (и ничем не компенсируемого) сокращения числа теплолюбивых элементов. Общее количество видов на о. Беринга (большем из двух) 199, на о. Медном — 174 (подсчеты по [Hulten, 1927—1930]). По своему богатству они сближаются с арктическими флорами. Немного богаче флора о. Парамушнр в Курильской гряде (251 вид; подсчет по Хультену), хотя по своему составу она заметно отличается от командорской и обнаруживает значительно меньше общих черт с арктическими флорами.

Сильно обедненными флорами обладают острова Остфризской гряды, вытянутые у северо-западного берега Германии: наибольшие, имеющиеся здесь цифры, по Бухенау [Buchenu, 1881], относятся к островам Боркум (365 видов) и Нордерней (316 видов). Флоры островов северной части Атлантического океана (например, Азорские, Мадейра, Канарские), очевидно, беднее, чем флоры соответствующих по условиям частей Европы или Африки.

Не следует забывать, что относительно высокая сводная цифра для Канарских островов (по Вульффу — 1552 вида) обусловлена значительным разнообразием их флор и сильно развитым изоляционным эндемизмом.

Некрупные острова Индийского и Тихого океанов, независимо от своего положения, обладают относительно бедными флорами. Наконец, острова южной части Атлантического океана и субантарктические острова обнаруживают при очень высокой самобытности состава флор (полная противоположность Крайнему Северу) исключительно низкие количества видов, могущие быть сопоставленными только с цифрами, характеризующими высокоарктические флоры.

При общей относительной бедности островных флор крайне характерной чертой их является относительно меньшая, чем на материках и расположенных близко к ним крупных островах, изменчивость богатства флор в зависимости от географической широты. Степень изолированности отдельных островов и вообще местные особенности их расположения играют в определении богатства их флор во всяком случае большую роль, чем нахождение их на определенной широте, в том или ином полушарии, среди того или иного океана. Поэтому и изучение богатства островных флор, представляя интересную задачу с точки зрения освещения их специфически островных черт, может иметь лишь второстепенное значение для освещения общих закономерностей распределения различно богатых флор по земной поверхности.

Таковы в общих чертах предварительные выводы, которые можно сейчас сделать о количественном составе флор некоторых частей земного шара. В заключение подчеркнем еще раз, что вопрос о количественной характеристике флор и флористических областей находится еще в самой ранней стадии его разработки, и строго обоснованное установление основных закономерностей распределения флор с разным количеством видов по поверхности земли представляет задачу будущих исследований.

АРЕАЛ ВИДА И ЕГО РАЗВИТИЕ

Существование каждого вида ограничено во времени и пространстве. Определенность географического распространения — ареала вида — наряду с наличием некоторого комплекса морфологических признаков и скрывающихся за ними, но очень часто непосредственно не изучаемых и остающихся неизвестными физиологических свойств, является одним из основных критериев вида. При оценке же таксономической значимости относительно малых морфологических различий между близкими растениями проявление их в связи с определенным пространством в представлении многих современных систематиков приобретает решающее значение как основа для оценки этих различий в качестве видовых или расовых признаков.

Многообразие черт распространения растений, фиксируемых при изучении ареалов, и выявляющиеся при этом закономерности давно уже привлекли к себе внимание исследователей. Труды многих из них, специально посвященные изучению ареалов или освещавшие их попутно с решением различных вопросов систематики и географии растений, оказались очень плодотворными в смысле углубления знаний о растительном мире и его истории.

Поскольку каждый вид находится в определенных отношениях с условиями внешней среды и имеет свою историю, естественно, что ареал вида отображает своими очертаниями как зависимость распространения вида от современной обстановки, так и историю вида в ее пространственном выражении. При этом если наши суждения о зависимости растения от современных условий существования, выводимые из данных о его географическом распространении, могут быть проверены и углублены на основе соответствующих опытов (например, при выращивании растения за пределами его естественного ареала), то для познания прошлого вида — его истории — изучение современных ареалов в соединении с данными филогенетической систематики, при учете данных палеогеографии и палеонтологии (где последние имеются), приобретает нередко решающее значение. И именно в этом плане изучение ареалов растений дает и уже дало наиболее интересные результаты.

Из констатации определенности ареала каждого вида на любом этапе истории его существования вытекает признание, что история ареала есть неотъемлемая часть истории вида и что становление каждого нового вида неотделимо от становления его ареала. Тем самым, изучая непосредственно ареалы видов, мы так или иначе вникаем в вопросы происхождения п истории самих видов, распространение которых нами изучается. Ареал служит нам в какой-то степени «зеркалом истории вида».

В подавляющем большинстве случаев объектом нашего (ареаловедческого) изучения является статика ареала, т. е. современное распространение заинтересовавшего нас растения. Правильность наших заключений об истории вида целиком зависит при этом от того, насколько мы разобрались в закономерностях развития ареалов, отражаемых их современным состоянием, и насколько правильно сумели учесть некоторые превходящие обстоятельства (в частности, данные палеогеографии). В меньшем числе случаев история ареала частично познается на основе прямых палеоботанических свидетельств былого распространения вида. И еще реже динамика ареала прослеживается путем сопоставления непосредственных наблюдений над распространением вида за определенный отрезок времени. Новейшие изменения в распространении растений, достаточно быстрые для того, чтобы быть зафиксированными наблюдениями за ограниченный промежуток времени, имеют место, как правило, в связи с теми или иными воздействиями на растительный мир со стороны человека. Они непосредственно обусловлены либо заносом определенного вида в новую для него область, со-

дровожаемым затем уже спонтанным расселением вида по ней (классический пример — история распространения *Eloдея canadensis* в Европе), либо массовым истреблением определенного вида, приводящим к сокращению его ареала, а порой ставящим под угрозу само его существование.

При изучении каждого явления природы в историческом плане мы стремимся выявить в нем первичные и вторичные черты, познать происхождение и первоначальный характер данного явления и на этой основе определить сущность его последующих преобразований. В применении к ареалам растений это означает стремление выявить в первую очередь закономерности становления ареалов как одной из сторон процесса возникновения видов.

О МОНОТОННОМ ИЛИ ПОЛИТОПНОМ (ОДНОКРАТНОМ ИЛИ ПОВТОРНОМ) ВОЗНИКНОВЕНИИ ВИДОВ

Большинство исследователей, специально занимавшихся проблемой видообразования, придерживается установленного еще Ч. Дарвином положения о неповторимости видов животных и растений. Каждый вид существует в истории органического мира лишь однажды: возникнув в определенное время и в определенном месте, он существует в течение некоторого периода, а затем исчезает с лица земли, либо вследствие вымирания под давлением тех или иных причин, либо вследствие преобразования в новые, дочерние виды. Виды, однажды исчезнувшие, не появляются вновь, повторное возникновение одного и того же вида невозможно.

В применении к истории ареалов тезис об однократности возникновения вида расшифровывается как представление о приуроченности становления вида каждого вида к какому-то единственному пространству. Именно исходя из этого представления большинство исследователей развивает свои суждения об истории ареалов на основе убеждения в целостности ареала каждого вида. В связи с этим все случаи так называемого прерывистого (дизъюнктивного) распространения рассматриваются как нечто вторичное, т. е. как результаты преобразования ареалов уже сложившихся видов, обладавших первоначально непрерывным распространением. Различные случаи прерывистого распространения толкуются при этом по-разному. Иногда допускается, что расселение вида за пределы первичного ареала происходило как бы скачками, путем заноса его зачатков на топографически отдаленные, но сходные по условиям развития растений места, без заселения видом промежуточной площади. В таком случае признание вторичности присутствия вида на любом участке за пределами его первичного ареала сочетается с утверждением первичности «разрывов» ареала, отдельные части которого могли быть никогда не связаны друг с другом. Сколь велики могут быть такие «первичные разрывы» ареалов видов, расселяющихся в отдаленные места благодаря дальнему переносу их зачатков, часто остается невыясненным и даже не подвергается более конкретному анализу. Но многие исследователи вообще ставят под сомнение возможность (или допускают лишь как редкое исключение) расселения вида сразу на значительные расстояния, без закрепления на промежуточном пространстве.

В подавляющем большинстве случаев (причем тем чаще, чем тщательнее произведено исследование ареалов) прерывистое распространение видов трактуется как результат нарушения целостности первоначально непрерывного ареала. Принимается, что по меньшей мере подавляющее большинство видов постепенно расселяется за пределы первичного ареала, после чего может, под давлением изменения физических условий местности или конкуренции других видов, на части заселенного пространства исчезнуть, сохранившись в других его частях. «Разрывы» ареалов рассматриваются в таком случае как результат местного выпффания соответст-

вующих видов, а изолированные друг от друга части ареала — как очаги сохранения их.

Выводы об истории ареалов, полученные в итоге исследований, проведенных авторами, исходившими с указанных выше позиций, часто весьма убедительны. Нередко хорошо согласуются с совершенно независимо от них сделанными заключениями геологов. Бывает, что они позволяют провизорно намечать новые решения палеогеографических вопросов, причем последующее подтверждение высказанных ботаниками-географами предположений выводами геологов оказывается в таких случаях лучшим свидетельством правильности научно-теоретических соображений, положенных в основу рассуждений первыми. Все это убедительно показывает, что концепция последователей Дарвина — допущение только однократного возникновения каждого вида, единства первичного ареала вида, вторичности случаев прерывистого распространения видов — в своей основе правильна. Поэтому поставленный нами в этом разделе вопрос сводится не к общей ревизии тезиса об однократности и монотонности возникновения каждого вида, а к тому, чтобы выяснить — является ли этот подтвержденный результатами многочисленных исследований путь развития ареалов единственно возможным.

Не приходится закрывать глаза на то, что объяснение прерывистого распространения растений как результата нарушения целостности первоначально непрерывных ареалов иногда встречает существенные трудности. Интервал между отдельными частями современного ареала оказывается подчас очень значительным. Вместе с тем условия произрастания вида могут быть очень специфичными и резко не сходными с условиями промежуточных между частями его ареала пространств. И нам трудно бывает представить себе такое изменение этих условий, при котором вид мог бы произрастать там, где теперь отсутствует. Трудности объяснения порой усугубляются констатацией очевидной молодости видов, обладающих прерывистым распространением, в связи с чем возможное в принципе предположение, что явления, обусловившие разрушение целостности ареала, могли происходить давно или продолжаться в течение очень длительного времени, для таких случаев оказывается непригодным. Часто и историческая геология не может подсказать нам возможных путей выхода из складывающихся трудностей.

В значительной степени под давлением трудностей объяснения прерывистого распространения определенных растений обычным путем и возникли предположения о политопном возникновении некоторых видов. Авторы соответствующих гипотез предполагают, что один и тот же вид мог образоваться независимо в разных частях своего прерывистого ареала и что, следовательно, допущение существовавших когда-то связей между обособленными частями современного ареала вида вовсе не является необходимым.

На вероятность полигонного происхождения некоторых высокогорных растений Альпов и гор Южной Европы указывал в ряде своих работ Брикэ [Briquet, 1891, 1901, 1906]. Его представления вызвали довольно резкие возражения ряда исследователей (например, [Jerosch, 1903]), но позже встретили и более сочувственное отношение [Gams, 1933a, b, 1938]. Интересные соображения о возможности политопного возникновения некоторых высокогорных видов растений в горах Индонезии приводит ван Стеенис [van Steenis, 1934—1936]. По его мнению, один и тот же широко распространенный невысокогорный вид мог преобразовываться в близко родственный высокогорный параллельно на различных обособленных друг от друга возвышенностях. Хольм [Holm, 1922] считал вероятным независимое (т. е. политопное) развитие некоторых видов растений в Европе и в Северной Америке. Вопрос в целом оставался спорным потому, в частности, что споры велись чаще о принципиальной возможности определенно-го явления или о степени вероятности его в том или ином конкретном слу-

чае, без опоры на недостававшие в то время данные более тонких исследований.

Некоторую ясность в этот запутанный вопрос вносят позднейшие исследования, вскрывающие сущность формообразовательных процессов, приводящих к образованию отдельных видов растений. Так, в настоящее время можно уже считать установленным, что результатом межвидовой гибридизации может явиться возникновение наследственно устойчивых и четко очерченных морфологически новообразований, таксономически равноценных возникающим иными (часто конкретно невыясненными) путями видам. Эти гибридогенные виды в дальнейшем поддерживают свое существование сами по себе, и повторение скрещиваний родоначальных видов для их воспроизводства отнюдь не является необходимым. Поскольку, однако, основная предпосылка возникновения подобных видов — сообитание и скрещивание определенных родоначальных форм — может повторяться многократно, допущение возможности политопного развития этих видов представляется естественным.

Вероятность гибридогенного происхождения некоторых альпийских видов рода *Primula* в свое время отмечал еще Кернер [Kerner, 1871, 1898]. Дальнейшие исследования (ср. работы Ernst, Gams, Wanner и др.) подтвердили ряд предположений Кернера и значительно обогатили наши знания фактическими данными о возникновении гибридогенных форм *Primula* и идущем на их основе формообразовании. В частности, гибридогенное происхождение некоторых видов секции *Auricula*, наиболее характерной для высокогорий Средней Европы, в настоящее время едва ли может считаться сомнительным. Так, альпийская *P. pubescens* является, по-видимому, продуктом гибридизации *P. auricula Xhirsuta*; виды подсекции *Rhopsldlum* (*P. allionii*, *P. integrifolia*, *P. tirolensis*) представляют, очевидно, продукт гибридизации между видами подсекций *Athriticae* и *Erytkrodrosa*. Особенно существен для нас тот факт, что некоторые гибридогенные виды *Primula* обладают в Альпах прерывистым распространением, причем отдельные части их ареалов приурочены к участкам горной страны, подвергавшимся сплошному оледенению в геологически новейшее время (последнее альпийское оледенение). На промежуточных площадях они, по-видимому, никогда не произрастали и, следовательно, возникли политопно. Возникновению их способствовала опустошенность определенных участков земной поверхности оледенением, вызвавшая возможность быстрого заселения их растениями различного по своим биоценотическим связям происхождения. При этом происходит образование первоначально неустойчивых растительных группировок, в которых всегда возможен контакт между видами, обычно произрастающими более обособленно друг от друга. Не следует недоучитывать и возможность некоторого расшатывания наследственной основы обоих родительских видов в «непривычных» для них условиях новозаселенного субстрата как одной из предпосылок возникновения плодовых дочерних форм в результате гибридизации.

Так или иначе, но, доказывая возможность гибридогенного политопного возникновения видов растений, Гапе устанавливает и исключительный характер этого явления, ввиду его связи со строго определенными, далеко не всегда и не везде могущими повторяться условиями. В том же смысле высказываются Е. Г. Бобров [1944], Тёррилл [Turrill, 1951] и некоторые другие исследователи.

Возникновение новых видов в итоге гибридизации, естественно, может быть и не политопным. Монотонное развитие определенного гибридогенного комплекса, дающего начало постепенно стабилизируемому гибридогенному виду, в принципе даже более вероятно. Вместе с тем если скрещивания, дающие начало таким комплексам (прообразам будущих видов), происходят независимо друг от друга на разобщенных участках, то обязательно ли будет политопное развитие на их основе одного вида?

Некоторые факты заставляют усомниться в этом. Так, широко распространенная на Крайнем Севере форма пушицы, известная систематикам под названиями *Eriophorum chamissonis*, *E. intercedens* и *E. medium*, по мнению многих исследователей, представляет плод гибридизации между *E. scheuchzeri* и *E. russeolum*. Этому соответствует, как кажется, и характер распространения *E. chamissonis*: на протяжении своего обширного ареала, местами перекрывающегося лишь с ареалом какого-либо одного из предполагаемых видов-родоначальников, вид этот встречается определенно не повсеместно. Он то обнаруживается, то мы вовсе не встречаем его на значительном пространстве. И это наводит на мысль, не возникли ли отдельные, географически обособленные популяции *E. chamissonis* вне связи друг с другом, политопно. Веским доводом в пользу такого предположения является, по-нашему мнению, несовпадение в некоторых деталях признаков *E. chamissonis* из разных частей ее ареала. Так, новоземельская *E. chamissonis* (в литературе по Новой Земле обычно называемая *E. intercedens*) определенно отличается по окраске летучек от фенноскандинавской или сибирской, сближаясь в этом отношении с *E. scheuchzeri*. Допуская политопное происхождение различных популяций *E. chamissonis*, мы думаем вместе с тем, что в данном случае имеет место развитие не тождественных друг другу гибридогенных форм, но лишь близких подобий, хотя и возникающих на основе гибридизации одной и той же исходной пары видов, притом видов, не подверженных географической, расовой дифференциации.

Поэтому наряду с политопным возникновением одного вида гибридизация между двумя видами, происходящая в разных местах, отдаленных друг от друга ПИ нетождественных по своим условиям, может, как кажется, дать толчок и к возникновению (в каждом отдельном случае — монотонному) двух (или более) близких видов.

Исключительный характер возникновения некоторых гибридогенных форм и неодинаковость поведения определенных родительских пар в разных географических условиях выявляется и следующим примером. В свое время ботаники, знакомые с систематикой рода *Salix*, были поражены результатом опытов Хериберта Нильсона [Nilsson, 1931], получившего как продукт скрещивания *Salix caprea* и *S. viminalis* растения, в высшей степени подобные третьему европейскому виду ивы — *Salix cinerea*. В отличие от обоих родоначальных видов, имеющих по 19 хромосом, этот гибрид имел удвоенное количество их — 38, свойственное и *S. cinerea*. В связи с таким результатом опыта сам собой возник вопрос о возможности гибридогенного происхождения *S. cinerea*. Но интересно и то, что скрещивание *S. caprea* X *viminalis*, по-видимому, вовсе из обязательно приводит к результату, указанному выше. Во всяком случае в систематической литературе по ивам описываются обычные, промежуточные по своим признакам гибриды *Salix caprea* X *viminalis*, ни в какой степени не уподобляющиеся *S. cinerea* [Floderus, 1931; Назаров, 1936]. На Дальнем Востоке, где *S. caprea* замещается близким видом или расой *S. hultenii* (= *S. caprea* ssp. *hultenii*), а *S. viminalis* — едва отличимой от нее *S. yezoensis*, известна и помесь между ними, описанная под особым видовым названием — *Salix pedionoma*. Сходства с *S. cinerea* у нее нет. Как общий вывод из совокупности известных пока данных можно представить, как кажется, лишь то, что результаты гибридизации *Salix caprea* (s. l.) и *S. viminalis* (s. l.) могут быть различными. Результат, полученный Херибертом Нильсоном, по-видимому, представляет нечто исключительное (полиплоидия), но чем именно он обусловлен, мы пока не знаем. И во всяком случае мы не можем исключить возможности возникновения и здесь различных «конечных продуктов» гибридизации определенных видов.

Как с возможным источником параллельного формообразования на базе одного исходного вида, безусловно, следует считаться с явлениями автополлплоидии. По мнению Тёррилла, например, можно допустить, что

имеющая прерывистое распространение *Ramonda serbica* (обладающая числом хромосом $2n = 72$) произошла от более широко распространенной *R. nathaliae* ($2n = 36$), в одном случае на западе Балканского полуострова, в другом — в Восточной Сербии. Имеющиеся данные, однако, не позволяют пока утверждать, что из двух возможностей является при этом более вероятным: политопное развитие одного производного вида или развитие в разных частях ареала родоначального вида нескольких подобных друг другу производных — полиплоидов. Возможно, что решающее значение в смысле определения реальных результатов каждого случая возникновения автополиплоидов будут иметь воздействия внешней среды, способствующие в одних случаях закреплению подобия эволюирующих популяций, в других (чаще при большей пространственной разобщенности очагов возникновения полиплоидов) — дифференциации их соответственно с различиями условий существования.

Некоторая перестройка наследственной основы вида возможна и без изменения числа хромосом. Так, Тёррплл [Turrill, 1951] указывает на возможность независимого возникновения, одновременно и в разных местах, одинаковых «генных мутаций», проявляющихся в приобретаемых соответствующими особями видимых признаках. Совпадение некоторой комбинации таких мутаций может привести к политопному возникновению форм, заслуживающих определенной таксономической оценки, вплоть до ранга вида. Так, возможно, например, что *Fraxinus pashyae*, произрастающий в дельтах Дуная и Марицы, возник в этих местах независимо, как производное шире распространенного *F. oxycarpa*. Однако подобный путь объяснения кажется Тёррпллу вероятным лишь при ограниченности различий между родоначальным видом и его производными; ожидать параллельного образования тождественных форм, отличающихся от родоначального вида значительным кочпьюком признаков, едва ли возможно.

Из сказанного вытекает, что политопное возникновение видов представляет реальную возможность, с которой ботаник, изучающий ареалы растений, особенно ареалы видов, обладающих прерывистым распространением, обязан считаться. И все же, за относительно редкими исключениями, гипотеза полнотопного происхождения видов не дает исследователю искомого выхода из трудностей, возникающих в ходе изучения прерывистых ареалов. Причина этого прежде всего в том, что во всех случаях реально возможного политопного развития вида обязательным условием является такое распространение родоначального вида, которое обеспечивало бы возможность обособленного преобразования различных его популяций в одинаковые производные, т. е. в популяции дочернего вида. Но для большинства случаев прерывистого распространения, для которых выдвигались допущения политопного возникновения видов, это означает, что вместо постулата о первично непрерывном распространении изучаемого вида молчаливо допускается непрерывное же распространение его непосредственного родоначальника. Ибо, сколь бы высоко ни оценивали мы роль «формирующего воздействия внешней среды» как фактора, влияющего на наследственную природу растений, мы не можем не сознавать, что одинаковые воздействия на наследственную основу различных видов никогда не могли бы вызвать у них такие ее преобразования, результатом которых явилось бы параллельное возникновение одного и того же дочернего вида.

Таким образом, как будто устраняя некоторые трудности истолкования прерывистого распространения некоторых видов допущением его первичности, гипотеза политопного развития видов, кроме очень немногих случаев, не исключает построений, предполагающих наличие непосредственной связи между обособленными частями изучаемого ареала, столь же гипотетических, как и реконструкции прежних состояний последнего.

Недоучет указанных обстоятельств авторами, склонными допускать политопизм развития видов как нечто нормальное, иногда сочетается и с невысокой требовательностью в отношении точности определения растений. Так, Хольм [Holm, 1922] указывал на вероятность независимого развития в горах Европы и запада Северной Америки мака *Papaver rugenaicum*. Совершенно обходя вопрос о том, как могли попасть в оба района предки предполагаемого единого вида, автор опирался в своих рассуждениях на недостаточно точную идентификацию объектов, прерывистое распространение которых им обсуждалось. В действительности же речь должна была быть не о прерывистом распространении одного вида (*P. rugenaicum*), а о происхождении похожих друг на друга, но различных видов *Papaver* из секции *ScapiUora*, обладающих обособленными ареалами.

Пример с кажущейся дизъюнктивностью распространения *Papaver pyrenaicum* показателен в том отношении, что гипотезы о политопном происхождении видов могут возникать и как результат приближенных определений вследствие недостаточно тщательного изучения объектов исследования. Возникновению их способствует и нередкая еще в нашей таксономической практике легкость, с которой морфологическое сходство между определенными видами автоматически воспринимается как показатель прямого родства между ними, принадлежности к одному генетическому ряду. Возможность далеко идущего параллелизма формообразования при этом недоучитывается. Между тем, по-видимому, развитие подобных друг другу новообразований в ходе приспособления к сходным условиям существования в различных частях ареала определенной группы (рода, секции) представляет явление, часто встречающееся в природе. При этом сходство между «конечными звеньями» отдельных, независимо эволюлирующих генетических рядов может быть более заметно, нежели связи между членами каждого генетического ряда в отдельности. И в таксономической практике могут возникать (и нередко возникают) «ряды» форм, объединяющие в действительности не ближайших сородичей, а растения, находящиеся на известном уровне преобразования (Evolutionstufe немецких авторов) исходной структуры в ходе приспособления к определенным условиям внешней среды.

Естественно, что вопрос о политопизме происхождения в подобных случаях приобретает совершенно иное содержание, чем в применении к явлениям собственно видообразования, и выходит за рамки обсуждаемой нами проблемы.

Подводя итог сказанному, мы приходим к выводу, что политопное возникновение видов, а следовательно, и искони расчлененных на две или более частей ареалов, возможно при наличии определенных, отчасти охарактеризованных выше предпосылок. Оно представляет, однако, явление, хотя и наблюдаемое повторно, но по своей природе исключительное. Основное представление о виде как образовании, возникающем однократно и только в одной определенной части земной поверхности, остается непоколебленным. Соответственно этому целостность первичного ареала вида сохраняет для нас значение одного из основных положений учения об ареалах.

О РАЗМЕРАХ ПЕРВИЧНОГО АРЕАЛА ВИДА

Сколь обширна может быть территория, на которой происходит формирование вида? Приурочено ли становление его к какой-либо весьма ограниченной площади в пределах ареала родоначального вида, или процесс, приводящий к образованию нового вида, осуществляется одновременно на значительном пространстве?

Различные биологи отвечают на эти вопросы по-разному. Те, чье внимание сосредоточено преимущественно на вопросах развития узколока-

лизованных географических разновидностей и рас, в частности в связи с географической изоляцией (направление, зачинателем которого был автор «миграционной теории» М. Вагнер [Wagner, 1868, 1889]), часто склоняются к признанию большой ограниченности первичного ареала вида общим правилом и даже законом. Такое представление об ареале зачинающегося вида стоит в прямой связи с постулатом о его развитии на основе малочисленной популяции (или единичных особей), отклонившейся в том или ином отношении от типа исходного вида. Представление о первоначальной ограниченности каждого ареала и образования обширных ареалов только в результате более или менее длительного расселения вида за пределы его «центра происхождения» входит составной частью и в известную концепцию Уиллпса [Willis, 1922] «Age and area». Напротив, важное указание Дарвина [1907] на значение многочисленности варьирующих особей как одной из предпосылок эффективного воздействия естественного отбора на развитие организмов едва ли совместимо с указанными взглядами. Кажется даже более вероятным, что процесс формообразования (ведущий к возникновению нового вида) может разворачиваться быстрее, если определенные изменения охватывают популяции, занимающие более или менее обширное пространство и представленные большой массой особей.

Учитывая последние обстоятельства, мы, однако, должны признать маловероятным, что обширнейшие из известных современных ареалов отдельных видов могут совпадать по протяженности с первичными ареалами этих видов. Ибо, если, как это фактически имеет место, определенные виды могут существовать при относительно разнообразных условиях, предположить, что и становление их проходило под влиянием их разнообразия, а не какого-то более или менее узкого комплекса условий, едва ли логично. По-видимому, обширность крупнейших ареалов является в большей или меньшей степени результатом расселения вида за пределы первоначально занимавшейся им территории. На некоторую ограниченность пространства, к которому бывает приурочено развитие вида, указывают и массовые примеры расовой дифференциации широко распространенных видов.

Не подлежит сомнению, что в становлении каждого вида проявляется одновременно наличие некоторого противоречия между природой родоначального вида и условиями его существования в определенной области и преодоление этого противоречия в ходе преобразования наследственных свойств вида — возникновения нового вида. В пределах того, насколько это преобразование действительно устраняет указанное противоречие, происходит стабилизация наследственности молодого вида: он приобретает те черты морфологической устойчивости, которые характеризуют так называемые хорошие виды и позволяют отграничивать их особи от особей других хотя бы и близких видов. Расширяя свое распространение, вид может заселить и пространства, условия которых в большей или меньшей степени не совпадают с таковыми его родины. В общем, по мере расширения ареала условия, с которыми соприкасается вид, становятся менее однородными, чем те, которые вызвали его к жизни в пределах первичного ареала.

Разнообразие условий приводит к тому, что противоречия между ними и наследственной природой вида в разных частях его ареала оказываются неодинаковыми. Следствием этого и является возникновение так называемой географической изменчивости, а на ее основе происходит дифференциация вида на географические расы. Ареал каждой из последних, естественно, ограничен по сравнению с общим ареалом вида. И именно то, что путем к образованию новых видов большей частью служит географическая дифференциация исходных типов, говорит против предположения, что очень широко распространенные виды могут преобразовываться в новые (дочерние) виды на всем протяжении своего обширного ареала. Это-

му отнюдь не противоречит существование большого количества (но все же, очевидно, меньшинства!) очень широко распространенных видов, не подверженных расовой дифференциации. Существование их доказывает лишь, что расширение распространения разных видов без ломки их наследственной природы возможно в очень различных пределах.

Существуют виды (например, *Phragmites communis*), способные заселить громадные и довольно разнохарактерные по своим условиям пространства, не вступая в такие противоречия с этими условиями, которые сделали бы перестройку его наследственной природы неизбежной. Но нам трудно представить себе такие изменения условий, которые могли бы вызвать одновременно и повсеместно, на всем протяжении ареала такого типа, как у *Ph. communis*, единообразные изменения природы вида, приводящие к образованию на его основе нового вида. Более вероятно, что такие изменения произойдут в какой-либо отдельной части ареала широко распространенного вида по тому типу, как происходит, например, дифференциация таких широко распространенных видов, как *Vaccinium vitis-idaea* и *V. uliginosum*, сохраняющих постоянство своих признаков на громадных пространствах северной лесной зоны, но заметно изменяющихся в пределах Арктики (*V. vitis-idaea* ssp. *pumilum*, *V. uliginosum* ssp. *microphyllum*).

Дифференциация широко распространенного вида на географические расы представляет, несомненно, очень часто встречающийся путь образования новых видов растений. Очень многие, не вполне обособившиеся еще друг от друга расы могут рассматриваться как прообразы обособленных видов, как виды *in statu nascendi*. И это служит основанием для заключения, что ареалы таких рас могут дать нам представление о первичных ареалах видов, а их размеры — о размерах первичных ареалов. Если мы имеем дело с серией обособленных, но близко родственных видов, замещающих друг друга в пространстве, мы также, по крайней мере в большинстве случаев, можем допустить, что ареалы этих видов в общем соответствуют вероятным размерам их первичных ареалов. Но каковы же могут быть эти размеры?

Обыкновенная черемуха (*Padus racemosa*) распространена на протяжении значительной части Европы и в Западной Сибири. С приближением к Енисею она постепенно замещается ближайшей родственной *Padus asiatica*, распространенной далее на восток вплоть до берегов Тихого океана. Различия между обоими видами настолько незначительны, что самостоятельность их признается не всеми систематиками, обособление же их не может рассматриваться как явление далекого прошлого. Но в какой же форме оно могло произойти? Кажется вероятным, что оно — следствие дифференциации одного родоначального типа и что пространственные соотношения между продуктами его дифференциации (обоими замещающими видами) едва ли существенно изменились со времени их становления. Если это так, то современный ареал каждого из указанных видов черемухи должен приближенно соответствовать его первичному ареалу.

Одним из оригинальных представителей современных флор востока Азии и востока Северной Америки является папоротник *Osmunda cinnamomga*. Его ареал разделен в настоящее время на две далеко разобщенные части — восточно-азиатскую и восточно-американскую. Каждой из них свойственна одна из географических рас этого вида. Приуроченность этих рас к обособленным частям ареала указывает на возможную причинную связь их развития со спецификой условий двух обособленных областей. Вместе с тем, по-видимому, формирование их происходило в каждой из обособленных частей ареала *O. cinnamomea* как в целом, т. е. первичный ареал каждой расы имел едва ли меньшую площадь, чем современный.

Рассматривая современное распространение серии близко родственных видов ряда *Picta* рода *Acer*, в частности встречающихся в СССР *A. tataricum* (Кавказ, а также горы Северного Ирана и северо-востока Малой

Азии), *A. turkestanicum* (Средняя Азия), *A. mono* (Приамурье, Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров) и *A. pictum* (Сахалин, Япония), мы едва ли можем представить себе эти виды иначе, как занимающими весь современный ареал каждого из них с того самого времени, как началась географическая дифференциация когда-то широко распространенного исходного типа «laetum — pictum». Более того, принимая во внимание дизъюнктивный характер современного распространения рассматриваемой группы видов, мы скорее можем предполагать, что ареал каждого из последних мог быть первоначально даже несколько шире современного.

Географическая расовая дифференциация представляет обычное явление у различных видов маков секции *Scapiflora*. Так, у монголо-забайкальского вида *Papaver rubro-aurantiacum* большая южная часть ареала занята одной расой — *ssp. typicum*, а северная другой — *ssp. setosum*. Будем ли мы рассматривать эти расы как результат параллельно идущего развития на базе какого-то третьего исходного типа или примем, что одна из них является первичным типом вида, другая же — продуктом его изменения, мы все равно не обойдемся без допущения, что развитие этих рас захватывает одновременно всю площадь, на которой каждая из них встречается.

Несколько иную картину соотношений между расами мы наблюдаем поблизости, у другого вида мака — *Papaver nudicaule*. Основная его раса — *ssp. commune* — распространена от Северной Монголии на юге до юго-западных районов Якутии на севере. Но на о. Ольхон, близ западного берега Байкала, вид представлен другой расой — *P. nudicaule* ssp. *bai-calense*. Ее возникновение связано, очевидно, со специфическими условиями названного острова. И это заставляет думать, что в данном случае формирование определенной расы приурочено к ограниченному пространству.

Напомним, что многочисленные узлокалнизованные эндемичные виды различных родов, отмечаемые в разных частях Средиземноморской флористической области, в тропических лесных странах, во многих высокогорных областях, в субтропиках Австралии или Южной Африки, в значительной части представляют заведомо молодые новообразования. Мы не можем допустить, что ареалы их были когда-то обширными, а затем подверглись сокращению, и должны рассматривать локализованность их распространения как их первичное свойство.

Таким образом, рассмотрение различных путей образования видов растений в разных географических условиях показывает, что решение вопроса о размерах первичного ареала вида не может быть дано в единообразной форме для всех случаев. Одни виды возникают первоначально на очень ограниченной площади, и многие из них так и остаются весьма узко распространенными. Размеры первичных ареалов других видов могут быть гораздо большими. Их протяженность может измеряться сотнями и тысячами километров, а общая площадь достигать миллионов квадратных километров. И если размеры наиболее обширных ареалов, обязанных своими размерами расселению соответствующих видов, в какой-то степени всегда являются функцией времени, то прямого параллелизма между временем возникновения различных ЕДОВ и размерами их ареалов, очевидно, не существует.

ПЗМГНЕСШ АРЕАЛОВ СЛОЖИВШИХСЯ ВИДОВ. ПГОБЛЕМА ПРЕРЫВИСТОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Однажды возникнув, вид существует более или менее продолжительное время. Географическое распространение его не остается при этом неизменным. Отдельные виды, возникнув на весьма ограниченных "чяп к-ав чрлгптп ткрптгттпгт ття основе ппробпазования малочисленной

исходной популяции (чаще всего в условиях географической изоляции), могут навсегда оставаться узколокализованными (явления изоляционного эндемизма в собственном смысле). Это может вызываться иногда их узкой специализацией — применительно к местным условиям, проявляющимся лишь на ограниченной площади, обособленной от других пространств со сходными условиями (изолированные горные вершины, отдаленные от берега местообитания на океанических островах, изолированные лесные «острова» в окружении безлесных пространств и т. п.). В других случаях, возможно, отличия, с возникновением которых связано обособление нового вида (искони узколокализованного), не представляют существенных в биологическом отношении приобретений, а следовательно, и предпосылки для его экспансии.

Однако общим правилом, по меньшей мере для видов, возникших вне условий изоляции, по-видимому, является тенденция к расширению первичного ареала путем расселения за его пределы. Расширение ареала, как и приумножение численности особей (т. е. перевес размножения над истреблением), резонно рассматривается как один из показателей процветания вида, биологического прогресса [Северцов, 1939].

Естественно, что расселение вида возможно лишь в известных пределах, зависящих от наличия на заселяемом пространстве некоторого комплекса физико-географических и биотических условий, необходимых для нормального развития данного вида. Но тенденция к расширению ареала неизбежно должна быть присуща каждому виду, процветающему в данное время.

Расширение, или экспансия, ареала в принципе возможно во всех направлениях, но фактически оно происходит неравномерно. Скорость (и дальность) расселения в определенном направлении зависит и от степени общего сходства условий, примыкающих к первичному ареалу вида пространств с его (первичного ареала) условиями, и от наличия (и частоты повторяемости) пригодных для данного вида местообитаний, и от многих других обстоятельств. Один и тот же вид может на различных рубежах своего ареала проявлять то явно выраженные тенденции к экспансии, то, наоборот, консерватизм, «ригидность» ареала [Hulten, 1937]. Сообразно с разными возможностями расселения ареалы различных растений закономерно изменяют свои очертания, причем многие особенности ареалов, характерные для определенных видов, повторяются и у других, расселение которых регулировалось теми же закономерностями. Но в общем всякий прогрессивный ареал характеризуется наличием границ, где с некоторой, чаще не могущей быть точно определенной, скоростью происходит надвигание вида на незанятые им пространства. Пока расселение вида происходит в пределах территории, достаточно для его произрастания благоприятной, численность популяций вида у окраины его ареала («надвигающегося» на незаселенное данным видом пространство) может быть значительной, граница ареала — резко очерченной. Целостность ареала будет при этом общей чертой.

Противоположностью расселению и показателем биологического регресса являются сокращение ареала и уменьшение численности особей вида на занимаемом им пространстве. Сокращение ареала представляет собой пассивный процесс; оно отражает не какие-либо перемещения особей вида в пространстве, а вымирание популяций вида на определенной части однажды заселенной им территории, могущее предварять и вымирание вида вообще. Соответственно пассивному характеру процесса, деградация ареала протекает не как прямая противоположность его экспансии, подчиняясь контролю отчасти других условий. Если возможность экспансии вида всегда зависит от наличия благоприятных для нее условий у границ ареала, то локальное вымирание вида может совершаться повсюду, где условия существования складываются для него малоблагоприятно. Окраина и глубинная часть ареала, пространство, издавна обитаемое ви-

дом (первичный ареал) или недавно им заселенное, в принципе равноценны и могут в равной степени оказываться как в роли «очагов консервации» вымирающего вида, так и мест, где он исчезает наиболее быстро. Поэтому деградация ареала в подавляющей массе случаев сводится не к равномерному его сокращению, а к разного рода нарушениям целостности — в форме ли раздробления ареала на несколько крупных частей, отчленения от основного ареала окраинных «островных местонахождений», изъязвления ареала в глубине его «пустотами», где данный вид не обнаруживается, и т. д. И часто лишь тогда, когда некоторый наблюдаемый нами вид фактически находится на грани полного вымирания, мы снова видим его как обитателя ограниченной целостной территории — единственного целеевшего участка когда-то обширного ареала.

Исходя из представления о целостности первичного ареала вида, мы должны смотреть на случаи прерывистого распространения как на результат нарушения целостности когда-то непрерывных ареалов вследствие местного вымирания соответствующих видов. Поэтому прерывистые ареалы представляются нам отражением вековых изменений условий существования растений, чем и определяется значение, придаваемое их изучению, как средству познания истории флор и растительности земного шара. Причины сокращения ареалов, в частности возникновения прерывистого распространения, могут быть различными.

Во многих случаях мы связываем сокращение ареалов с изменением климата. Так, ареалы многих растений, связанных своим существованием с широколиственными лесами, на севере Евразии имеют более или менее широкий «разрыв» (или ряд меньших разрывов) в Сибири. Возникновение этих разрывов легко объясняется деградацией в течение позднего неогена евразийских широколиственных лесов, некогда очень широко распространенных. Но климатически обусловленное сокращение ареалов испытаны и многие растения, исторически связанные с развитием темнохвойной тайги. Большинство типично таежных растений [Голмачев, 1954] обладает в Евразии сплошным распространением на всем протяжении между берегами Атлантического и Тихого океанов (например, *Linnaea borealis*), но сокращение распространения против вероятного в эпоху более широкого развития темнохвойных лесов выражено главным образом в сдвинутой к югу северного предела их распространения в восточной части их ареала *Dryopteris linneana*, *Moneses uniflora*, *Goodyera repens*.

Часто наблюдается также «отрыв» от основного ареала камчатских местонахождений, обычно приуроченных к средней части полуострова (*Moneses*, *Goodyera*). Ряд видов в восточно-сибирской части их ареалов встречается относительно редко. Наконец, у таких видов, как *Oxalis acetosella* или *Dryopteris phegopteris*, целостность основного ареала нарушена разрывом между Байкалом и восточной половиной бассейна Амура. Очевидно, континентализация климата Восточной Сибири, вызвав на обширных пространствах деградацию темнохвойных лесов и замещение их светлохвойной, лиственничной тайгой, привела сперва к сужению ареалов большинства генетически связанных с первыми растений, а затем к вымиранию их на значительном пространстве, где условия существования сложились для них наиболее неблагоприятно. Характер подобных разрывов позволяет представить себе примерно и те условия, при которых соответствующие виды могли обладать в Сибири непрерывным распространением.

Известны случаи, когда прерывистое распространение растений указывает на недавние изменения в очертаниях суши или водных бассейнов. Так, у ряда североамериканских прибрежных галофитов наблюдается «разрыв» ареала между низовьями р. Св. Лаврентия и атлантическим побережьем, с одной стороны, и южной частью Гудзонова залива — с другой. По мнению Поттера [Potter, 1932], это указывает на вероятность существования в прошлом непосредственной связи между Гудзоновым зали-

вом и районом низовий р. Св. Лаврентия. Впрочем, если учесть значительные колебания климата в течение голоцена, то, быть может, рассмотренные им виды могли иметь сплошное распространение вдоль побережий Лабрадора в недавнем геологическом прошлом. Образование «разрывов»-прибрежных галофитов именно под влиянием климатических изменений в сибирской Арктике кажется наиболее вероятным [Tolmatschew, 1934]. Вместе с тем на европейском севере СССР совершенно ясно намечается прямая связь между флорами побережий Белого и Балтийского морей, осуществлявшаяся при наличии водного соединения между ними, следы чего сохранились в форме реликтовых местонахождений отдельных видов у берегов Ладожского и Онежского озер [Цинзерлинг, 1934].

Общеизвестны установленные Фернальдом [Fernald, 1925] связи между прерывистым распространением ряда растений на севере Америки и развитием покровных оледенений, физически истребивших популяции соответствующих видов на пространствах, подвергавшихся покрытию льдами. Закономерности, подобные установленным Фернальдом для севера Америки, были выявлены и в распространении растений на севере Евразии, в частности в арктической и субарктической Сибири [Толмачев, 1932; Hulten, 1937; Герасимов и Марков, 1939] и в Фенноскандии [Bocher, 1951; Running, 1956]. Правда, критические исследования ряда скандинавских и канадских ботаников ([Bocher, 1951; Rousseau, 1953] в работах перечислены все основные, ранее опубликованные) выявили очевидную переоценку Фернальдом и его последователями значения переживания доледниковых и межледниковых реликтов у окраин ледниковых щитов или на нунатаках как причины, обуславливающей современный характер ряда дизъюнктивных ареалов. Но, давая новые объяснения природе имеющихся дизъюнкций и относя возникновение значительной их части к более позднему времени, эти исследования не снимают основного вывода о некогда большей целостности рассматриваемых ареалов и о связи их расчленения с четвертичными оледенениями и сопутствовавшими им колебаниями климатических условий и преобразованиями растительного покрова.

Разрывы ареалов растений, приуроченных к редко повторяющимся местообитаниям, могут возникать и как следствие случайно неблагоприятно сложившихся условий для данного вида на ограниченном участке земной поверхности. Прямое истребление может привести к исчезновению вида на определенном пространстве, если он представлен небольшим количеством особей. Наконец, причиной расчленения некогда целостного ареала может быть развитие самого вида, приводящее в конечном счете к замещению его другим — производным от первого — видом на некоторой не периферийной части его ареала. Так, широко распространенный в умеренном поясе северного полушария вид ивы *Salix viminalis* представлен в различных частях Северной Евразии тремя географическими расами: западно-европейской *S. viminalis* s. *sir.* (= *S. veriviminalis*), восточно-европейско-сибирской *S. gmelinii* (= *S. rossica*) и дальневосточной *S. yezoensis*.

Последняя настолько близка к европейскому типу *S. viminalis*, что систематики едва ли противопоставили бы их друг другу в качестве отдельных видов, не будь между ними значительного географического разрыва, занятого ареалом *S. gmelinii*, отличающейся от обеих географически крайних рас значительно больше, чем они друг от друга. Нужно думать, что мы имеем в данном случае пример географической дифференциации исходного целостного типа (близкого к современным *S. viminalis* s. *sir.* и к *S. yezoensis*), причем в срединной, глубоко континентальной части ареала отклонения от исходной формы были значительнее, чем по окраинам его. Это и привело к становлению *S. gmelinii* — наиболее «вторичной» по своим признакам среди форм цикла «*viminalis*». Мало измененные популяции родоначального вида оказались с развитием этого производного

типа «раздвинутыми», сохранившись по окраинам ареала, где последующее их развитие протекало уже вполне обособленно.

Более далеко зашедшим в своем развитии циклом форм является серия видов *Anemone*, тяготеющих к *A. nemorosa*. На Дальнем Востоке этот европейский вид замещается очень близкой *A. amurensis*. Камчатская форма ветреницы настолько похожа на европейскую, что В. Л. Комаров [1929] считал ее разновидностью *A. nemorosa* s. *str.*, противопоставляя *A. amurensis*. Но между ареалами дальневосточных и европейской ветрениц существует значительный «разрыв», занятый довольно близкой к ним, но четко обособленной *A. altaica*, произрастающей в Сибири и на северо-востоке европейской части СССР. И в данном случае естественно допустить, что некогда существовал сплошной «транспалеарктический» ареал *A. nemorosa*, а затем произошло расчленение его под давлением новообразовавшегося вида — *A. altaica*.

Примером сходных соотношений является и распространение грушанок рода *Ramischia*. Почти циркумполярная *R. secunda* широко распространена в лесах европейского севера, в Западной Сибири, в бассейне Енисея и в Прибайкалье, включая верховья Лены и Витима, а также в бассейне Шилки. После некоторого перерыва мы вновь встречаем ее в Нижнем Приамурье, Приморском крае, на Сахалине и в Японии, обособленно — в центральной части п-ова Камчатки. На крайнем севере Сибири — от низовьев Енисея до Анадыря, по всей Якутии, в северной и средней частях бассейна Амура — ее замещает близкая *R. obtusata*. В Прибайкалье, по Енисею к югу от 65° с. ш. и в юго-восточной части бассейна Оби ареалы обоих видов перекрываются. На северо-востоке европейской части СССР изолированные местонахождения *R. obtusata* как бы вкраплены в ареал *R. secunda*. По-видимому, *R. secunda* является исходной формой данной группы, а *R. obtusata* ее производной. С развитием последнего вида целостность ареала *R. secunda* нарушилась, но так как обособление дочернего вида зашло достаточно далеко, он смог частично заселить и территорию, занятую родоначальным видом, не вытесняя его.

Во всех рассмотренных случаях расчлененность ареалов представляется вторичной без всяких оговорок, и положение о первоначальной целостности ныне прерывистых ареалов не вызывает сомнений. Значительно сложнее обстоит дело, когда мы обращаемся к случаям так называемого биполярного распространения, к связям между элементами высокогорных флор Северной и Южной Америки, между крайним югом Южной Америки и Новой Зеландией, между отдаленными друг от друга островами Тихого океана и т. п. Здесь часто бывает очень трудно представить себе, как тот или иной вид мог постепенно расселяться по суше, оставаясь к тому же связанным с определенными условиями произрастания. И возникновение гипотез, допускающих расселение растений как бы скачками, сразу на значительные расстояния, и заселение ими этим путем участков суши, искони обособленных от первичного ареала той или иной формы, кажется естественным.

В прошлом столетии, когда ареалы растений изучались без присущей современным работам детализации и зависимость прерывистого распространения от различных по своей природе нарушений целостности некогда сплошных ареалов не могла быть выяснена, гипотезы дальнего переноса семян и спор часто привлекались для объяснения истории распространения растений. Так, Энглер [Engler, 1879—1882] допускал, что определенные высокогорные растения северного происхождения, распространенные в Северной Америке на юг до Мексики, а затем появляющиеся вновь в Андах Южной Америки, могли быть занесены туда непосредственно из Мексики, поскольку в промежуточной между заселенными ими пространствами Центральной Алшрпке их нет, а имеющиеся в ней горы относительно невысоки и не образуют сомкнутых поднятий, вдоль которых могло бы совершаться постепенное расселение растений рассматривавшегося типа. Сла-

бой стороной гипотезы Энглера являлась ее неспособность объяснить, почему возможность заноса зачатков растений из Мексики в Южную Америку в течение некоторого более или менее отдаленного времени эффективно реализовалась, а затем исчезла, поскольку признаков более рецентных миграций того же типа не усматривается. Такие соотношения всегда наводят на мысль о связях подобных миграций с какими-то иными, чем современные, палеогеографическими условиями. Значительно позже выявилась возможность (обоснованная геологическими данными!) представить себе мексикано-андийские флористические связи по-иному: в эпоху, когда Антильская горная дуга была выше и не была так расчленена как теперь, расселение высокогорных растений из Мексики в Южную Америку могло происходить вдоль нее, с проникновением прежде всего в Венесуэльские Анды. Естественно, что проходившие таким «кругим» путем миграции не оставили никакого следа в Центральной Америке. Но это были типичные миграции по суше, с продвижением «шаг за шагом» сперва в восточном, затем в южном, наконец, по достижении современной Южной Америки, в западном и юго-западном направлении. Опускание и раздробление Антильской дуги разрушили старый путь миграций, чем и вызвано отсутствие рецентных связей между горными флорами Мексики и Южной Америки.

Гипотезы дальнего переноса зачатков морскими течениями, ветрами, птицами особенно широко применялись для объяснения распространения растений по островам Тихого океана. В отношении возможности переноса семян морскими течениями теоретические соображения, начиная со времени Дарвина, подкреплялись экспериментальными данными, подтверждавшими возможность более или менее длительного пребывания семян и плодов некоторых растений в морской воде без утраты жизнеспособности.

Не отвергая соответствующие гипотезы в принципе, заметим, что они освещали, как правило, лишь одну сторону вопроса — возможность самого переноса зачатков в течение более или менее продолжительного времени (тем самым на более или менее дальнее расстояние), не затрагивая не менее важного вопроса о вероятности натурализации растений в местах, куда они физически могли быть занесены рассматривавшимися агентами. Между тем стойкость семени или плода по отношению к морской воде имеет значение лишь в случае, если соответствующее растение может произрастать в непосредственной близости к линии прибой, т. е. там, куда оно фактически может быть занесено. И если гипотеза отлично объясняет широкое распространение по океаническим островам различных прибрежных галофитов и псаммофитов, то на растения, произрастающие только в некотором отдалении от берега, распространять то же объяснение едва ли правильно.

Перенос семян морскими птицами (на оперении, на ногах, в кишечнике) может объяснять распространение их по береговым скалам и различным другим местообитаниям, но, безусловно, не по горным вершинам, отдаленных друг от друга островов, как и вообще по местам, не посещаемым соответствующими видами птиц.

Распространение семян и спор при посредстве ветра предполагает, во-первых, наличие ветров достаточной силы, устойчиво дующих в определенном направлении, а, во-вторых, такого расположения благоприятных для произрастания конкретных видов участков, при котором некоторая доля переносимых ветром зачатков могла бы быть сгружена именно на них. Во многих конкретных случаях, для которых объяснение распространения растений за счет переноса семян (спор) ветром с первого взгляда казалось удачным, в действительности мы должны допустить такое сложное сочетание «счастливых случайностей», для того чтобы теоретически мыслимая возможность заноса практически реализовалась, что вероятность ее реализации приходится признавать в лучшем случае предельно

малой. В связи с этим вполне понятны возражения, выдвинутые рядом исследователей против гипотезы Гиббс [Gibbs, 1920] о меланезийском (папуанском) происхождении так называемых антарктических элементов внетропических флор южного полушария. По мнению Гиббс, представление об относительно южном (антарктическом или субантарктическом) происхождении этих элементов должно быть полностью отвергнуто, а их современное распространение объяснено следующим путем: возникнув первоначально в горах Новой Гвинеи (или в близких к ней частях суши), эти растения распространялись благодаря переносу их семян дующими на значительной высоте устойчивыми и сильными северо-западными ветрами на юго-восток. Семена же растений, натурализовавшихся на юге, подхватывались западными ветрами, нераздельно господствующими под определенными широтами в южном полушарии. Этим объясняется проникновение определенных растений со стороны Австралии и Новой Зеландии на крайний юг Южной Америки. В новейшее время взгляд о большой роли трансокеанских (позднетретичных и четвертичных) миграций в формировании флоры Новой Зеландии после полного ее обособления от других частей суши развивает Оливер [Oliver, 1953].

Наиболее веские возражения против гипотезы Гиббс были выдвинуты в работах ряда скандинавских биогеографов [Skottsberg, 1936, 1953; Du Rietz, 1940]. Существенно, что новейшие наблюдения в высоких слоях атмосферы определенно говорят против предположений о возможности миграций растений за счет переноса их зачатков на значительных высотах. Но главное, все гипотезы дальнего переноса совершенно неспособны объяснить такие факты, как приуроченность местонахождений определенных видов к участкам земной поверхности, специфическим по своей геологической истории. Между тем во многих случаях речь идет о локализации заведомо древних форм на древних участках суши, в то время как представленные гораздо большим количеством особей молодые виды почему-то не вовлекаются в соответствующие миграции, а участки молодого (в геологическом аспекте) субстрата не заселяются предполагаемыми «дальними мигрантами». Именно молодой субстрат с его первоначально несформированным растительным покровом всегда представляет большие возможности для натурализации любых случайных иммигрантов, зачатки которых, разумеется, лишены избирательной способности в отношении того, где они могут быть «сгружены» постулируемыми агентами переноса. И если на Крайнем Севере при наличии обширных сплошных массивов суши целые группы видов концентрируются на обособленных друг от друга, подчас очень небольших участках, не подвергавшихся опустошающему воздействию оледенений, то кажется естественным и применительно к разорванным ареалам растений далекого юга предположить, что мы имеем дело с остатками некогда более целостных ареалов, а не со случайными, искони разобщенными «колониями» занесенных откуда-то издали (часто неизвестно чем) поселенцев. И здесь во главу угла должен быть, по-видимому, поставлен вопрос о специфических условиях, обеспечивших длительное переживание (а не занос!) определенных видов на определенных, ныне далеко обособленных, участках земной поверхности, а также о тех условиях прошедших эпох, которые могли быть предпосылкой более широкого распространения соответствующих растений, их более постепенного расселения и, по меньшей мере, относительной целостности их ареалов в эпоху прогрессивного их развития.

И характерно, что развитие исследований в области тектоники и палеогеографии Тихого океана и высокоширотных областей южного полушария постепенно расширяет возможности объяснения прерывистого распространения растений на далеком юге (включая и весьма выдвинутый к северу его «форпост» — Гавайские острова) на основе концепции, рассматривающей постепенное расселение по суше как основной, абсолютно преобладающий путь прогрессивного развития ареалов наземных растений.

В целом совокупность известных в настоящее время фактов заставляет признать, что прерывистое распространение видов (и высших, чем вид, таксономических категорий) представляет, как общее правило, результат вторичного изменения целостностных ареалов, т. е. неповсеместного вымирания обладающих им видов.

Принимая некоторое общее положение, мы не должны, однако, допускать его абсолютизации. Не следует думать, в частности, что перенос зачатков отдельных видов на более или менее значительные расстояния такими агентами, как морские течения, ветер или птицы, является абсолютно невозможным во всех частных случаях. Без допущения этой возможности некоторые факты распространения растений станут действительно необъяснимыми. Но соответствующие допущения должны делаться не иначе, как на основе тщательного рассмотрения каждого конкретного случая прерывистого распространения, должны развиваться в конкретной форме, применительно к специфике распространения, условий произрастания, средств расселения каждого освещаемого объекта. Принятие гипотезы дальнего переноса без тщательного обоснования ее приложимости к определенному частному случаю может оказаться, по существу, уходом от решения трудного биогеографического и палеогеографического вопроса, снимающим поиски более обоснованного объяснения фактов, а не решением его.

Не следует также представлять себе постепенность расселения как абсолютное отрицание возможности проникновения вида на относительно обособленные от первичного ареала вида участки земной поверхности. Заселение растениями молодых океанических островов, появление высокогорных видов на новообразовавшихся вулканических конусах, достаточно отдаленных от других высокогорий, являются достаточно убедительными доказательствами против такого крайнего истолкования принципа постепенности расселения.

Для иллюстрации нашего понимания рассматриваемого вопроса приведем два конкретных примера.

Своеобразным очагом развития высокогорной флоры гольцового типа являются горы восточной части Сахалина [Толмачев, 1950]. Наряду с многочисленными видами высокогорных растений, распространенных более или менее широко в горах Дальнего Востока, мы встречаем здесь небольшое количество узколокализованных эндемичных видов: *Campanula (Adenophora) uyemurae*, некоторые *Oxytropis* и даже эндемичный род *Miyakea* (с единственным видом *M. integrifolia*). Наряду с общим относительным богатством высокогорной флоры присутствие этих видов говорит об относительной давности ее оформления. Но интересно, что один из горных эндемов этого района — *Campanula uyemurae* — найден и на отдельных вершинах принадлежащей к системе Западно-Сахалинского хребта Поронайской горной цепи [Толмачев, 1952a], отделенной от гор восточной части острова широкой Тымь-Поронайской депрессией.

Как попал этот вид, не встречающийся на других возвышенностях Западного Сахалина, на Поронайскую цепь? По-видимому, с востока, с гольцов Восточно-Сахалинского хребта. Но могло ли это специфически высокогорное растение постепенно преодолеть промежуточное между гольцами Восточного Сахалина и Поронайской цепи пространство? Едва ли, ибо в пределах Тымь-Поронайской низменности нет таких местобитаний, которые могли бы послужить «миграционными этапами» такого пути. Значительных смещений границ высотных растительных поясов на Сахалине в течение всего четвертичного периода, очевидно, не было, и разграничивающая горы низменность была все время, как и теперь, лесистой. Условия рельефа в данной части Сахалина изменялись и в четвертичное время. Но для нашего случая решающее значение имеет то, что Центральная-Сахалинская (Тымь-Поронайская) депрессия во всяком случае образовалась раньше, чем произошло поднятие Поронайской цепи до высоты, на

которой ее вершины могли подвергнуться обезлесению и стать местом развития высокогорной флоры. При подобных соотношениях нам остается допустить, что семена *S. ueturae* попали на вершины Поронайской цепи путем заноса (птицами?, ветром?) непосредственно с вершин Восточно-Сахалинского хребта, т. е. из древнейшей части ареала вида. Такова же, возможно, была и история сомнительно эндемичной *Calamagrostis sugawarai*. Высказанное предположение косвенно подкрепляется тем, что специфическое сходство вообще очень бедной высокогорной флоры Поронайской цепи с флорой гор Восточного Сахалина исчерпывается приведенными примерами. Большинство растений, характерных для вершин Восточно-Сахалинского хребта, в отличие от гор Западного Сахалина, на Поронайской цепи отсутствует. И, следовательно, случайный занос на нее семян одного (или двух) восточно-сахалинского «альпийца» нельзя рассматривать как проявление закономерно развитого «влияния» флоры одной горной системы на развитие флоры другой.

Хотя при анализе истории флор Кавказа и Передней Азии мы вынуждены считаться с возможностью значительных смещений высотных рубежей между растительными поясами в течение четвертичного периода и, следовательно, существенных изменений обстановки, от которой зависят возможности миграций высокогорных растений, нам все же трудно себе представить, что отдельные высокоспециализированные высокогорные виды, имеющие ныне отчетливо дизъюнктивные ареалы, обладали в прошлом вполне непрерывным распространением. Примером «трудного» в этом отношении объекта может служить хотя бы *Draba araratica*, первоначально считавшаяся «араратским эндемом», а позже найденная в ряде пунктов Армении в одном месте Западной Грузии. Внимания заслуживает ее произрастание, в частности, на вершине Алагеза — горы, достаточно обособленной от других гор, несущих на своих вершинах флору альпийского типа. Еще более показательным произрастанием на Алагезе широко известного арктоальпийского вида — *Thalictrum alpinum*. Ни на Малом Кавказе, ни в каком-либо из пунктов Армянского нагорья вид этот не найден, и его алагезское местонахождение совершенно изолировано от собственно кавказской части его ареала, приуроченной к высотам Большого Кавказа. Трудно представить себе, чтобы этот вид в прошлом заселял подходящие для него местообитания на обширном промежуточном пространстве, постепенно достиг бы Алагеза (как-то миновал все другие вершины на Армянском нагорье), а затем повсеместно исчез, не оставив ни единого реликтового местонахождения между Большим Кавказом и Алагезом. По-видимому, для объяснения распространения некоторых высокогорных растений Кавказа мы вынуждены будем допустить возможность относительно дальнего переноса их зачатков и заноса на вершины, подобные Алагезу, с относительно далеко расположенных возвышенностей.

Но если высказанные соображения о развитии ареалов отдельных компонентов высокогорных флор Сахалина или Армянского нагорья верны, то вообще мы должны считаться с возможностью хотя бы и незначительных по протяжению «первичных разрывов» ареалов, могущих создаваться в ходе расселения соответствующих видов (в том числе и при расселении в пределах целостной суши), не сводя все случаи прерывистого распространения к явлениям разрушения целостности ареала под влиянием местного вымирания. Мы указываем на это как на возможность. Но утверждать, что расселение определенного вида происходило именно так, а не иначе, в частности с некоторым нарушением постепенности, как бы перескакивая через отдельные участки земной поверхности, можно не иначе, как на основе критического рассмотрения фактических данных, относящихся к каждому частному случаю прерывистого распространения.

НЕКОТОРЫЕ ОСНОВНЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ФЛОРОГЕНЕТИКИ

Развитие флорогенетических исследований требует четкого определения ряда основных понятий, с которыми оперирует в своей работе ботаник — историк флоры. Некоторые разногласия и противоречия, возникающие в ходе разработки флорогенетических проблем, отчасти вызваны тем, что различные исследователи вкладывают неодинаковое содержание в применяемые ими определения, а также тем, что некоторые основные понятия, с которыми оперирует флорогенетика, вообще недостаточно четко разграничены.

Необходимо прежде всего подчеркнуть, что вопросы о происхождении флоры и о происхождении генетических элементов флоры имеют свое специфическое различное содержание. Познание генезиса элементов флоры представляет одну из важнейших предпосылок правильного решения собственно флорогенетических вопросов, но не дает непосредственного решения вопроса о происхождении флоры как сложного комплекса видов.

Каждая флора представляет объединение элементов, в большей или меньшей степени разнородных по своему происхождению, сосуществующих в рамках данного флористического комплекса. Чем шире (в частности, в географическом плане) изучаемый нами флористический комплекс, в тем большей степени проявляется эта неоднородность. Она проявляется в различных отношениях: как разновозрастность элементов флоры, как различия в их географическом происхождении, как различия во флорогенетических связях, т. е. в принадлежности их основы к различным ранее существовавшим флористическим комплексам.

Возникновение элемента флоры (в генетическом понимании) представляет в своей основе выделение (с преобразованием или без него) некоторой специфической группы компонентов ранее существовавшей флоры (могущих, в свою очередь, иметь различное происхождение, но соединенных своим развитием в ее составе), специфика которой (группы) обеспечивает возможность ее вхождения в состав новой флоры, развивающейся в иных условиях (независимо от того, осуществляются эти условия на месте ее развития или в другой, доступной для распространения ее представителей географической области). Момент «аналитический» («вычленение» из состава некоторой предшествующей флоры) преобладает в становлении генетического элемента флоры.

Флорогенез собственно — процесс формирования флоры, как таковой — представляет процесс в своей основе синтетический. Это соединение в новом флористическом комплексе в большей или меньшей степени различных по своему происхождению элементов, вступающих на путь сопряженного (в частности, в географическом аспекте) развития.

Элементы флоры могут быть географически разнородными. Развиваясь на различных пространствах, они первоначально географически не обособлены от других компонентов тех флор, в рамках которых они формируются. Так, они могут быть компонентами определенных неценологических комплексов, существующих на пространстве, занятом некоторой флорой, наряду с другими ценозами, компоненты которых не включаются в состав изучаемого элемента новообразующей флоры. Компоненты различных синузидей определенного биоценоза могут также по-разному включаться (или не включаться) в состав той серии видов, из которой формируется элемент некоторой флоры. Поскольку подобные соотношения могут осуществляться в разных областях, с которыми так или иначе связана область формирования непосредственно изучаемой нами флоры, даже очень подобные друг другу компоненты ее могут иметь различное географическое происхождение и выражать различные флорогенетические связи. Совокупность генетических элементов флоры может поэтому не представлять чего-либо географически целостного.

Напротив, процесс флорогенеза собственно всегда приурочен к пространству, целостность которого (пространства, где происходит «синтетический» процесс формирования флоры из элементов, в той или иной степени различных по своему происхождению) является одним из важных критериев этого процесса. Совпадение этого пространства с областью формирования тех или иных элементов флоры не обязательно.

Возраст флоры и возраст ее элементов нечто различное. Непосредственно установить возраст флоры на основе установления возраста ее элементов невозможно. Практически разновозрастность элементов представляет всеобщую черту флор земного шара (за исключением флор ограниченных участков земной поверхности, находящихся на самом раннем этапе своего формирования).

Определяющим возраст флоры (могущий определяться вообще только приближенно) является «момент» истории Земли, к которому приурочено формирование основных черт данного флористического комплекса, как сочетания определенных элементов флоры, приобретающего более или менее устойчивый характер, т. е. «момент», когда происходит первичный синтез этих элементов во флору как целое.

В процессе своего становления флора складывается из видов, которые старше ее как флоры. Сопряженное их развитие в рамках данного флористического комплекса приводит к сформированию первичного «ядра флоры», примерно разновозрастного флоре как таковой и не отделимого от ее существования как флоры определенного типа. В ходе дальнейшего развития флоры в ее составе возникают различные новообразования (в частности, так называемые неоэндемы), «омоложающие» ее видовой состав, но не нарушающие облика флоры в его основе. Кроме того, флора обогащается за счет внедрения в ее состав миграционных элементов, расселяющихся в пределы области ее развития из смежных областей и могущих также служить основой для развития местных новообразований. Все эти авто- и аллохтонные вторичные элементы флоры, как компоненты ее, моложе древнего «ядра» флоры. Все новообразования, сложившиеся как за счет элементов последнего, так и за счет миграционных, моложе, и абсолютно неизменившиеся миграционные элементы могут иметь различный возраст, часть их может быть абсолютно довольно древней и молода только как компонент данной флоры.

Каждый сложившийся и продолжающий свое развитие флористический комплекс объединяет элементы четырех типов: 1) пережитков флоры иного типа, сохранившихся на месте быть может в неизменном состоянии и в какой-то мере не гармонирующих по своей природе с современными условиями развития флоры и ее обликом (реликтовые элементы); эти компоненты флоры заведомо старше ее как комплекса; 2) «древнего ядра» флоры — видов, вполне гармонирующих с современным обликом флоры и условиями ее развития, перешедших в ее состав из состава более ранней местной флоры или оформившихся в связи с ее становлением; эти виды частично старше флоры как комплекса, частично быть может разновозрастны «моменту» ее становления; 3) миграционных элементов, разновозрастных по времени возникновения и по времени внедрения в состав данной флоры, но более молодых (чем ее основа) как ее компоненты; 4) автохтонных новообразований, являющихся производными видов 2-й и 3-й групп; эти виды полностью моложе времени первоначального формирования флоры.

Группы 1-я — 2-я могут условно объединяться как «первичные», группы 3-я — 4-я — как «вторичные» элементы флоры.

(При анализе родового состава флоры в качестве первичных элементов обычно рассматриваются совокупности видов тех родов, которые представлены в составе 1-й и 2-й групп, независимо от возраста отдельных их видов. Но следует учитывать, что определенные роды могут быть представлены в составе флоры элементами разных категорий, в частности как древ-

ними автохтонными видами, так и видами, быть может, недавно внедрившимися в состав флоры извне. Чем моложе рассматриваемая флора и чем теснее связь ее с флорами смежных областей, тем вероятнее подобные сочетания.)

Одним из важнейших вопросов теории флорогенеза является в значительной степени спорный вопрос о роли автохтонного развития и миграций в образовании флор. Попытки упрощенного, одностороннего решения этого вопроса путем признания только автохтонного развития и огульного отрицания роли миграций в формировании флор, равно как и в форме признания существования «миграционных флор», могущих перемещаться в пространстве как целостные комплексы, без существенного преобразования своего состава, и сменять друг друга во времени без ассимиляции элементов предшествующих флор, одинаково порочны. Правильное решение вопроса заключается в признании взаимосвязи идущих повсеместно и непрерывно процессов развития флор с процессами миграций (расселения) растений. Относительное значение автохтонного развития видов и миграционных процессов в формировании каждой флоры должно устанавливаться в каждом отдельном случае соответствующим исследованием.

Процесс флорогенеза собственно (т. е. «синтеза» различных генетических элементов в единый флористический комплекс на конкретном пространстве) всегда протекает автохтонно, независимо от автохтонности или аллохтонности (миграционного происхождения) объединяющихся в этом комплексе элементов. Флор, сложившихся где-либо в одном месте и целиком переселяющихся на другое пространство без изменения своего состава, нельзя себе представить. Даже в том случае, если происходит заселение пространства, совершенно лишено растительности (например, в случае осушения морского дна или при освобождении земной поверхности от ледникового покрова), совокупность заселяющих его видов не может совпадать с составом флоры, ранее сложившейся где-либо на смежном пространстве. Во всех случаях, где расселение растений происходит на пространстве, уже несущем сложившийся ранее растительный покров, происходит не замена одного флористического комплекса другим, а формирование новой флоры за счет компонентов флоры, существовавшей ранее на месте (могущих при этом преобразовываться), и большего или меньшего количества видов, вторгающихся извне.

Явления миграций (расселения) растений, обнимающие перенос их зачатков (диаспор) и натурализацию на подходящих для развития соответствующих видов местообитаниях, должны рассматриваться как миграции видов, хотя бы и многочисленных, но не как миграции флор.

Из этого, однако, не следует, что миграции различных видов (компонентов флоры) происходят обособленно, автономно друг от друга. Последнее правильно только в отношении переноса зачатков, но натурализация на новом месте (без которой не может осуществиться расселение — расширение ареала вида) предполагает ряд условий, не только собственно внешних по отношению к растениям, но зависимых и от наличия (или одновременно поселения) на данном месте других видов растений. Эти условия осуществляются во многих случаях в связи с изменениями характера растительного покрова, разрушением сложившихся ранее и формированием новых биоценологических сочетаний. Отражением этого является сопряженность миграций (расселения) различных видов, в определенных случаях — значительного количества их. При существенных преобразованиях растительного покрова эти сопряженные миграции могут приводить к очень значительным и резко заметным изменениям состава флоры страны, которые и воспринимаются нами как смена флор (вытеснение одной флоры другой). Происходящий в действительности процесс представляет реформирование флоры, образование нового флористического комплекса на основе пережитков ранее существовавшей флоры в соединении с новыми, «пришлыми», элементами.

При отсутствии существенных изменений растительного покрова страны расселение (миграции) видов из смежных с нею областей может служить источником значительного обогащения состава флоры (без коренного преобразования характера флористического комплекса в целом). В связи с этим для развития каждой флоры приобретает значение наличие контактов с другими флорами, имеющими в своем составе компоненты, способные внедриться в состав рассматриваемой флоры. История флор свидетельствует, что подобные связи имеют (наряду с местным формообразованием) выдающееся значение как фактор, определяющий возрастающее богатство состава флоры в ходе ее развития.

БОГАТСТВО ФЛОР КАК ОБЪЕКТ СРАВНИТЕЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ

Для современного этапа развития биологических наук характерно стремление к подкреплению различных обобщений точными количественными показателями, характеризующими либо статику того или иного явления природы (например, строение организмов определенной систематической принадлежности), либо ход определенных процессов. Количественные методы находят применение, в частности, в систематике животных и растений, в биоценологии. В меньшей степени и лишь в сугубо элементарной форме они используются в географии растений, для которой, однако, могут иметь существенное значение. Традиционным их применением в этой области ботаники является, в частности, ботанико-географический анализ флор земного шара, в ходе которого каждая флора подвергается не только расчленению на те или иные группы видов, характеризующиеся качественными признаками (тип ареала, генетические связи с видами других флор, возраст и т. п.), но устанавливаются и количественные соотношения между этими группами, во многом определяющие оценку их значимости.

Меньше внимания уделяется до сих пор основному показателю собственно количественной характеристики флор — установлению уровня их богатства, непосредственным выражением которого является общая численность видов растений¹, произрастающих на определенном пространстве, представляющая столь же неотъемлемый признак каждой флоры, как объединение в ее составе представителей различных систематических групп, географических или генетических элементов и т. д. Подсчет численности видов в ходе так называемой инвентаризации флоры, правда, производится, но дело не идет обычно далее простой регистрации получаемых цифр. Что же касается сравнительной оценки богатства различных флор, то в большинстве случаев дело ограничивается общими словесными определениями.

В ряду классиков географии растений проблему общей численности видов и сравнительной оценки богатства флор широко поставил Альфонс Декандоль, посвятивший ей специальный раздел своей «Geographic botanique raisonnee» [De Candolle, 1855]. В этой работе он не только приводит обширный цифровой материал, отражающий богатство различных флор, и делает заключения о ряде закономерностей его изменения в пространстве, но дает и существенные методические указания в отношении того, как должны строиться работы, преследующие цель количественной характеристики флор.

¹ Практически речь идет почти всегда о численности видов высших растений (семенных и папоротникообразных), представляющих до сих пор основной объект флористико-фитогеографических исследований.

Уже в нашем столетии вопрос о количественной характеристике флор был весьма плодотворно, но в географическом плане в узких рамках рассмотрен Пальмгреном [Palmgren, 1925]. Тёррил [Turrill, 1929] дал тщательный количественный обзор флоры Балканского полуострова, опираясь на разработанное им детальное флористическое районирование. Сходный в принципе региональный количественный анализ флор был проведен А. А. Гроссгеймом [1936] в отношении флоры Кавказа. Приводимые этими авторами цифры, характеризующие богатство флор выделенных ими ботанико-географических районов, дают яркую количественную характеристику флорам охваченных их исследованиями пространств. Но приложение полученных ими результатов возможно лишь в применении к этим — в общеземном плане ограниченным — пространствам, поскольку принципы, положенные в основу районирования той или иной части земной поверхности, всегда в той или иной степени различны, соответственно чему данные Гроссгейма по районам флоры Кавказа не могут претендовать на сопоставимость с данными Пальмгрена по флоре районов Южной Финляндии. Попытка Гроссгейма уравновесить посредством определенным образом проведенных вычислений данные об относительном богатстве флор районов, неравновеликих по площади, оказалась неудачной (что им и было признано впоследствии).

Впервые после Декандоля попытку рассмотреть проблему количественной характеристики флор в общеземном плане предпринял Е. В. Вульф [1934]. Собрав большое количество цифровых данных, характеризующих общую численность видов, произрастающих в различных странах и районах, он представил результаты сделанных сопоставлений в картографической форме. Осознанная современниками значимость проблемы обусловила тот интерес, с которым была встречена сводка Вульфа. Что же касается существа ее, то сделанные автором выводы, несмотря на обширность привлеченного им фактического материала, не шли дальше того, что уже было известно Декандолю. С методической же точки зрения, подход Вульфа к анализу материала, к отбору подлежащих сопоставлению данных во многом представил шаг назад по сравнению с более строгими в этом смысле построениями Декандоля. В частности, сопоставление цифр, характеризующих численность видов, весьма различных по площади территорий, не могло не привести к искажению долженствующих быть выраженными в цифрах ботанико-географических соотношений.

Для получения данных о богатстве флор, действительно сопоставимых друг с другом, необходимо, как об этом говорил уже Декандоль, соблюдение следующих условий: 1) примерное равенство (точнее, равноценность; дело тут в ботанико-географической стороне дела, а не в прямом топографическом совпадении) территорий, флоры которых сопоставляются друг с другом; 2) во избежание сравнений флористических комплексов, слишком разнородных, отказ от оперирования с очень обширными пространствами; к этому следует добавить 3) примерно одинаковый, притом высокий, уровень изученности сопоставляемых флор.

Рассуждения, подобные изложенным выше, привели Кайе [Cailleux, 1953] к предложению взять в качестве объектов для сравнений флоры территорий площадью 10 000 км². Со своей стороны Моно [Monod, 1955] предложил, специально с учетом условий аридных областей, увеличить площадь, флора которой подлежит учету, до 100 000 км². Думается, что эти предложения имеют определенное положительное значение для сравнительного изучения богатства флор. Однако мы должны признать, что даже ограничение площади, флора которой подлежит учету, 10 000 км² недостаточно как гарантия однородности флоры. Кроме того, мы располагаем слишком ограниченным количеством участков такой площади, изученных в такой степени, чтобы на соответствующие данные можно было уверенно опереться. В связи с этой трудностью (как и с трудностью специального изучения участков указанной площади в малоизученных стра-

нах) вполне понятно стремление фитогеографов найти путь к использованию для сравнительного изучения цифровых данных, характеризующих богатство флор различных по протяженности пространств. Хорошим примером попыток такого типа является исследование Лебрена [Lebrun, 1960], посвященное изучению богатства флор Африки, данные о которых обработаны при помощи формулы, учитывающей определенные соотношения между площадью страны и эмпирическим результатом подсчета видов ее флоры. Недостатком этого приема является, однако, то, что получаемые коэффициенты отражают не подлинный уровень богатства флор, а приближенно характеризующий искомую величину продукт вычислений. Поэтому мы не можем отказаться от стремления найти подход к учету численности видов реально существующих флористических комплексов, отвечающих требованиям предпринимаемого исследования.

Еще в 1931 г. в поисках приемов сравнительного изучения флор (конкретно в связи с изучением флор Арктики) мы пришли к выводу, что «флоры», рассматриваемые в наших описательных флористических работах, представляют комплексы видов в большей или меньшей степени искусственные, неоднородные. Отсюда стремление к возможному ограничению площадей, флоры которых учитываются, а затем сопоставляются друг с другом. Выход из положения представляется в изучении флор настолько ограниченных пространств, однородность флоры которых на всем их протяжении не вызывает сомнений. Представление о такой однородной (в территориальном плане минимальной) флоре и было сформулировано как представление о конкретной или элементарной флоре. Оно расшифровывалось следующим образом: совокупность видов, ее (конкретную флору) слагающих, распространена на всем протяжении занимаемого флорой района, образуя лишь различные группировки и занимая отдельные части его, в зависимости от чисто местных особенностей каждого его участка; участкам, одинаковым по условиям, должны в пределах района соответствовать одни и те же комбинации видов; иными словами, каждая данная ассоциация будет характеризоваться в нем постоянством своего флористического состава, причем правило это будет повторяться во всех встречающихся в районе ассоциациях. Таким образом, флористические различия между отдельными участками района будут представлять непосредственно отражение данной станции. Исходя из этого, район, избираемый для изучения конкретной флоры, должен быть достаточно мал для того, чтобы обеспечить действительную универсальность для него данной флоры, вместе с тем достаточно велик для того, чтобы охватить все возможные в его условиях станции (типы местообитаний), так как в противном случае отличия систематического состава разных сообществ затемнят чисто флористические особенности страны и получающийся в результате работ список флоры будет носить отчасти факультативный, а не региональный характер [Толмачев, 1931]. В дальнейшем приведенное определение было дополнено, с учетом принципиально важного указания Пальмгрепа, тем, что участки определенных растительных сообществ должны быть осмотрены в некоторой повторности, поскольку не все компоненты определенной ассоциации встречаются на каждом отдельном занятом ею участке, и возможность случайной неполноты списка должна быть предотвращена.

Практически, в ходе выявления состава конкретной (элементарной) флоры, мы будем иметь дело поначалу со списком видов, постепенно растущим за счет охвата учетом состава различных растительных ассоциаций (растительного населения различных типов местообитаний) в достаточной для выявления всех им свойственных видов повторности. По достижении некоторого предела нарастание списка прекратится, так как повторные описания растений однотипных участков уже не будут приводить к обнаружению флористических новинок; конкретная флора окажется выявленной в полном объеме. Вполне возможно, особенно при проведении работ в стране с мало дифференцированными условиями, что дальнейшее расширение

пространства, на котором производится учет флоры, не будет давать никакого результата в смысле обогащения ее списка, который, таким образом, стабилизируется. Но рано или поздно (при переходе того или иного физико-географического или геоботанического рубежа практически неизбежно) приумножение численности видов в нашем списке возобновится, на этот раз вследствие пересечения нами границ ареалов видов, не встречавшихся в пределах первоначально исследованного района. Если в первом случае (стабилизация списка после его нарастания) мы будем иметь показатель достижения минимального размера района, необходимого для выявления конкретной флоры, то во втором (возобновление нарастания численности видов после некоторой «паузы») дело будет в превышении допустимой максимальной площади, в пределах которой сохраняется полная («корректируемая» только пестротой фациальных условий) однородность флоры.

Давая, таким образом, определенные ботанические критерии ограничения района конкретной флоры, мы не думаем, что было бы возможно предложить какую-либо точную меру пространства, долженствующего рассматриваться как участок, флора которого отвечает приведенным критериям конкретной флоры. Практика наших работ указывает, что площадь порядка 100 км² может считаться той минимальной величиной, которая отвечает представлению о природе конкретной флоры. Превышение этой площади часто вполне допустимо, а при работе в стране с очень однородными условиями, возможно, даже необходимо. Но нам кажется, что идти на особенно значительное превышение размеров намеченной площади не следует; думается, верхний предел можно ограничить 1000 км². Указывая такие пределы (100—1000 км²), хотелось бы особенно подчеркнуть, что мы стремимся в данном случае к установлению ботанико-географической равноценности изучаемых участков земной поверхности, в известной мере пренебрегая их топографической неодинаковостью. В определенных случаях (при наличии разработанного для определенной территории детального геоботанического районирования) в качестве участка, флора которого подлежит учету как конкретная флора, мог бы избираться элементарный геоботанический район [Сочава, 1932].

Преимуществом представления о конкретной (элементарной) флоре нам кажется приложимость его к флорам любой части земной поверхности. Требование о полноте выявления систематического состава флоры в применении к конкретным флорам представляется наиболее реалистичным, причем возможность реализации его в отношении каждой флоры в отдельности не зависит от общего уровня изученности страны, флора которой привлекает наше внимание.

Численность видов семенных и папоротникообразных растений, слагающих конкретные флоры, должна рассматриваться, по нашему мнению, как основной критерий богатства флор (в собственном смысле слова) • — единый для флор всех частей земного шара.

В отличие от конкретных (элементарных) флор флористические области (провинции, округа и т. п.) не могут быть охарактеризованы как более богатые или более бедные на основе простого подсчета видов растений, произрастающих в их пределах. Нельзя характеризовать флористическую область просто по присутствию в ее пределах некоторой массы видов, так как эти виды входят в состав различных флор, размещенных в ее пределах, в той или иной степени сходных, но не одинаковых, сменяющих друг друга в пространстве с различной быстротой, в разной степени полно. Флористическая область должна характеризоваться сочетанием различных флор, механическая совокупность видов которых обычно рассматривается как отражение богатства флоры. Но общая численность видов, встречающихся в пределах некоторой области, не является прямой функ-

цией богатства флор, в действительности ей свойственных. Она лишь отчасти зависит от него, в меньшей степени завися от разнообразия состава флор области.

В отличие от флоры (конкретной флоры!) флористическая область характеризуется не одним количественным показателем (общая численность видов — богатство флоры), но целой серией таких показателей. При этом наиболее существенным будет не суммарное число видов, зарегистрированных в пределах области, а цифры, характеризующие богатство конкретных флор, ей свойственных. Другим показателем явится разнообразие флор, отражающее несовпадение видового состава растительного покрова разных участков области. Обращая внимание на разнообразие флор, мы убеждаемся, что оно сводится не только к различиям их видового состава, но отражает и чисто количественные различия между ними — разные уровни их богатства. То, в каких пределах и как именно колеблется богатство флор, представляет немаловажную особенность каждой флористической области.

Определив нашу позицию по некоторым общим вопросам количественной характеристики флор, мы можем перейти к рассмотрению данных, непосредственно характеризующих уровень богатства флор различных частей поверхности земного шара.

Относительная бедность состава арктической флоры (или лучше арктических флор) практически признается всеми фитогеографами. Действительно в странах, расположенных севернее полярного предела лесов, мы сталкиваемся с конкретными флорами, насчитывающими в своем составе от немногих десятков до 300, в отдельных случаях, возможно, до 350 видов. Изменения цифр, характеризующих богатство флор, подчинены определенным географическим закономерностям. Наиболее существенная из них — постепенное увеличение численности видов по мере перемещения с севера на юг. Например, в секторе Арктики, тяготеющем в общем к 60-му меридиану в. д., мы наблюдаем на о. Георга (Земля Франца-Иосифа, около $80^{\circ}30'$ с. ш.) 30 видов, на п-ове Адмиралтейства (Северный остров Новой Земли, немного севернее 75° с. ш.) — 60, у Машигиной губы (между 74 и 75°) — 105, у западного входа в пролив Маточкин Шар (между 73 и 74°) — примерно 120, у Малых Кармакул (между 72 и 73°) — примерно 160, у бухты Варнека, на юго-западе о. Вайгач (между 69 и 70°) — 198, у р. Море-ю в Вольпеземельской тундре (68° с. ш.) — 208, в окрестностях г. Воркуты ($67^{\circ}30'$) — 274 вида.

Кроме этих зональных изменений, можно констатировать, что при перемещении в арктическую Сибирь мы сталкиваемся в соответствующих зональных условиях с флорами, более богатыми, чем в Арктической Европе. Например, в центральной части Таймырского полуострова, между 74-й и 75-й параллелями, мы наблюдаем флоры в 164—170 видов, у устьев Лены (между 71 и 72° с. ш.) — 281 (район бухты Тикси), в низовьях Енисея, у Дудинки (вблизи северного предела лесов, где зональные условия сравнимы с таковыми Воркуты) — не менее 300 видов. На Чукотской земле мы также встречаемся с флорами в 200—300 видов.

В арктической Америке флоры материкового побережья Ледовитого океана и Канадского арктического архипелага по уровню богатства уступают сопоставимым с ними в зональном отношении флорам Восточной Сибири, изменения же богатства флор, обусловленные различиями в широтном положении отдельных районов, выглядят смягченными. В Гренландии, несмотря на относительно благоприятные климатические условия и сложность рельефа, численность видов, свойственных ограниченному району (отвечающим нашему представлению о районе конкретной флоры), ниже, чем в районах СССР, расположенных в соответствующих зональных

Наиболее легко объяснимо падение численности видов по мере приближения к полюсу, соответственно повышению суровости климатических условий. Различия в уровне богатства флор разных секторов Арктики должны зависеть отчасти от частных физических условий этих секторов, но главное — от исторических причин. Именно если арктическая флора Европы и Северо-Западной Сибири не могла развиваться до времени деградации четвертичного оледенения и понижения уровня моря, затоплявшего обширные пространства низменной суши, непосредственно не покрывавшиеся ледниками, то громадное пространство, начиная от восточной окраины Таймыра и до крайнего севера Гренландии, включая значительную часть теперешнего восточно-сибирского шельфа, затрагивалось лишь локальными оледенениями, оставляя обитаемой землей на протяжении всего четвертичного периода. Кроме того, арктическая часть Восточной Сибири всегда соседствовала с горами Северо-Восточной Азии, служившими миграционными путями для множества альпигенных видов, которые и проникали здесь в пределы Арктики. Только обосновавшись в Восточно-Сибирской Арктике, эти растения в той или иной их части могли в дальнейшем расселяться к западу и к востоку, понемногу обогащая состав флоры других частей арктической области.

Для характеристики Арктики как области большой интерес представляет сопоставление численности видов отдельных конкретных флор с общим числом видов, зарегистрированных на более обширном пространстве. Мы можем, например, сопоставить данные о видовом составе флоры района бухты Тикси (281 вид) с общим числом видов, известных из арктической Якутии (433). То, что, несмотря на протяженность более 2000 км с запада на восток, общая численность видов, зарегистрированных на этом пространстве, не превышает даже вдвое цифру, характеризующую одну конкретную флору, является ярким свидетельством относительной однородности состава арктических флор вообще. Вместе с тем мы убеждаемся, что правильное вообще представление о бедности арктической флоры не должно восприниматься как нечто универсально приложимое к характеристике отдельно рассматриваемых флор ограниченных участков области (конкретных флор). Присматриваясь к изменениям уровня богатства флор, подчиненным зональным условиям, мы убеждаемся в большой неравномерности изменения количественных показателей, характеризующих общее обогащение флор, сопутствующее перемещению в направлении от полюса к границе лесов (соответствующие цифры были приведены нами выше), что также представляет существенную особенность Арктики как флористической области. Наконец, достойно внимания отсутствие в пределах Арктики особых флористических комплексов, свойственных высокогорным районам. Если в умеренных и субарктических широтах специфические по своему видовому составу высокогорные флоры отчетливо противостоят господствующим на основной части пространства флорам определенного широтно-зонального типа, то в Арктике перемещение из низин в высокогорье отмечается только постепенным обеднением флор. Основные особенности их качественного состава сохраняются.

Бореальная область обладает флорами, в такой же степени сходными друг с другом по видовому составу, как флоры Арктики, но значительно более богатыми. Так, на севере европейской территории СССР, в бассейне Северной Двины и Вычегды (между 61 и 65° с. ш.), мы сталкиваемся с флорами, насчитывающими в своем составе 470—565 видов. Южнее, в окрестностях Вологды (между 59 и 60° с. ш.), встречаем 635 видов. Рассматривая цифры, относящиеся к различным другим частям Бореальной области, мы видим, что типичные бореальные флоры могут быть охарактеризованы численностью видов в пределах от 400 до 700 (750). Таким образом, бореальные флоры оказываются в 2—2,5 раза более богатыми, чем арктические флоры, приуроченные к пространствам, расположенным на 3—5° широты севернее. В то же время смещение на 5° по широте в пределах Бореальной

области сопровождается изменением богатства флор лишь порядка 20% их состава. Это правило распространяется и на Сибирь, и на Канаду, представляя, таким образом, общую закономерность всей Бореальной области.

В согласии с постепенным изменением растительного покрова на южном рубеже Бореальной области переход от флор бореального типа к таковым более умеренной зоны, свойственным Среднеевропейской флористической области, совершается тоже постепенно. На юго-западе Финляндии или в Псковской области мы встречаемся с флорами в 700—750 видов; на широте Москвы флоры насчитывают 850—900 видов, собственно в Средней Европе богатство их измеряется 900—1000 видами. На Карпатах, в среднем течении Дуная, в Швейцарии отмечаются цифры, близкие к 1100.

В степной зоне Украины и юга России флоры немного беднее, чем на юге лесной зоны и в лесостепе Русской равнины, но численность их видов не снижается ниже 700.

Условия и общий характер растительности, сопоставимые с таковыми Средней Европы, хотя и в иных конкретных формах, мы встречаем на дальнем востоке Азии и на востоке Северной Америки. Флоры Приморского края характеризуются цифрами от 705 видов в относительно аридном округе оз. Ханка до 800—1100 видов в гористых лесных районах у берегов Японского моря. Цифры эти хорошо согласуются с известными для Средней Европы и для умеренной зоны европейской части СССР. Сходны по количеству видов и североамериканские флоры соответствующего зонального типа.

Наибольший интерес представляет, может быть, то, что сходство в численности видов бореальных флор, как и флор более умеренной лесной зоны, оказывается значительно большим, чем сходство видового состава соответствующих флор. Например, лишь меньшинство видов оказывается общим флорам Средней Европы и азиатского побережья Тихого океана. И даже в Бореальной области, при относительно высокой численности циркумбореальных по своему распространению видов, сходство систематического состава географически отдаленных друг от друга флор далеко уступает сходству в уровне их богатства, т. е. в численности видов соответствующих флор. Это с очевидностью свидетельствует, что дело тут не в случайном совпадении показателей, а в какой-то биогеографической закономерности, сущность которой, однако, нам пока неизвестна.

В областях, расположенных южнее, мы наблюдаем дальнейшее нарастание численности видов флор в странах, достаточно обеспеченных влагой, и падение ее в странах аридных, в особенности собственно пустынных. На средиземноморском юге Европы, как это показал еще Декандоль, численность видов флор весьма ограниченных участков, соответствующих нашему представлению о конкретных флорах, превышает 1000. Для окрестностей Марсея, Тулона и Фрежюс Декандоль в качестве среднего показателя приводил 1460 видов, для окрестностей Падуи и Венеции — 950—1360 видов. На Кавказе, для окрестностей Тбилиси, приводится 1400 (с оговоркой о возможности достижения 1500) видов. Напротив, на аридном Апшеронском полуострове зарегистрировано только 729 видов — наполовину меньше. Здесь мы сталкиваемся тем самым с непостоянством уровня богатства флор, представляющимся невероятным в более северных широтах при рассмотрении флор, развивающихся в более или менее сходных зональных условиях.

В Средней Азии контрасты выражены еще резче. Например, в районе станции Репетек, в Каракумах, встречено только 250 видов. На Большом Балхане при значительно более многообразных экологических условиях — 460. В то же время в окрестностях г. Душанбе, у подножия Гиссарского хребта — в местности, достаточно жаркой, но довольно хорошо обеспеченной влагой за счет обильных зимних и весенних осадков, флора насчитывает около 900 видов. Несколько выше и на 30 км севернее по меридиану, в районе ущелья р. Кондара, охватывающем пояс древесно-кус-

тарниковой растительности и нижнюю часть субальпийского на южном макросклоне Гиссарского хребта, насчитывается, по новейшим данным, до 1000 видов — максимальный уровень богатства флоры для Средней Азии.

Для Средиземноморской области в широком понимании характерно, таким образом, большое колебание показателей богатства флор: в локально оптимальных условиях оно достигает в собственно Средиземноморье и на Кавказе — 1400—1500 видов, в умеренно аридных районах — наполовину меньше, в районах крайне аридных, принимая во внимание, что цифра, приведенная для Репетека, конечно, не отражает возможного минимума, можно ожидать показателей не выше 150—200 видов.

Состав флор горных стран внетропической части северного полушария характеризуется существеннейшими различиями, подчиненными высотной зональной дифференциации условий. В большинстве случаев флоры, приуроченные к пространствам, лежащим выше высотного предела распространения древесной растительности, настолько отличны по своему составу (видовому и родовому) от флор окружающих горы равнин, что изучение этих «альпийских» флор часто проводится обособленно. Отличаясь специфическим качественным составом, эти флоры обычно значительно беднее по численности видов, чем флоры нижележащих высотных поясов. Практически для альпийского и субальпийского поясов швейцарских Альп приводится цифра (ныне, очевидно, устаревшая) 420 видов, для альпийского пояса Алтая — 297, для альпийского и субальпийского поясов Восточного Саяна — 540, для тех же поясов Баргузинского хребта — 465 видов. Все эти цифры дают лишь приближенное представление об уровне богатства конкретных флор соответствующих гор, но показывают достаточно ясно, что он не может превышать немногих сотен видов. Более близки к искомым нами величинам цифры, приводимые Л. И. Малышевым [1965] для отдельных районов высокогорья Восточного Саяна: они колеблются в пределах от 231 до 393 видов. Флора наиболее ограниченного пространственно района — массива Мунку-Сардык — насчитывает в своем составе 282 вида и может служить, вероятно, примером восточно-саюнской высокогорной конкретной флоры. Значительно севернее, в горной стране северо-востока Якутии, Б. А. Юрцев [1968] приводит для горного узла Сунтар-Хаята 301 вид. В отношении гор Восточной Сибири мы можем как будто сделать заключение, что их высокогорные флоры могут по уровню богатства соответствовать половине состава низинных флор тех или иных зон. В Центральной Европе (Швейцария) богатство отдельной конкретной флоры высокогорья должно находиться в пределах от одной трети до четверти количества видов, характеризующего сопредельные невысокогорные пространства.

В альпийском поясе Гиссарского хребта зарегистрировано более 300 видов. Максимальный уровень богатства конкретной флоры едва ли превысит здесь 250—260 видов. На Памире конкретная флора района биологической станции в Чечекты (район охватывает как субальпийский, так и альпийский пояс) насчитывает 340 видов. В общем эти цифры кажутся сопоставимыми с теми, которые приведены выше для высокогорий Сибири.

Относительно богаты высокогорные флоры Большого Кавказа. Например, на массиве Трю-Ятыргварт, в западной части хребта, зарегистрировано (в высокогорье) 306 видов. Напротив, состав высокогорных флор изолированных массивов Закавказья значительно беднее. Например, в пределах субальпийского и альпийского поясов Арарата встречается только 148 видов, т. е. вдвое меньше, чем в сопоставимом по площади районе Большого Кавказа. Это яркое отражение влияния географической изоляции на развитие флор, в частности на уровень их богатства.

Интересные данные можно привести в отношении флор высокогорий Дальнего Востока. Например, в высокогорной части хр. Дуссе-Алинь в Северном Приамурье, зарегистрировано 105 видов — число, весьма низ-

кое в сравнении с теми, что приводились выше для гор Восточной Сибири. И не вызывает сомнений, что данные о высокогорных флорах Сихотэ-Алиня, вершин сахалинских гор или гор о. Хоккайдо дадут не более высокие показатели. И здесь, несомненно, проявляется результат развития высокогорных флор в обстановке относительной изоляции от других высокогорий, в контакте с флорами, которые могут лишь в ограниченной мере служить источником обогащения высокогорных. Применительно к Дальнему Востоку следует подчеркнуть еще контраст между относительным богатством флор более низких уровней (большим, чем у флор собственно Сибири) и очевидной бедностью флоры высокогорий.

Обращаясь после обзора данных, характеризующих богатство различных флор Голарктического царства, к флорам тропических стран, мы можем подтвердить общее впечатление об их более высоком богатстве или, точнее, о наличии под тропиками флор, более богатых, чем наиболее богатые флоры северного умеренного или субтропического пояса. Но следует подчеркнуть, что общее впечатление о богатстве тропических флор иногда бывает преувеличенным и зависит в определенной степени от разнообразия древесных растений, принимающих участие в сложении той или иной флоры. В действительности уровень богатства флор многих лесных районов тропических стран не превышает особенно значительно показатели, характеризующие наиболее богатые флоры Средиземноморья. Например, флора национального парка Альберта (на границе между Конго и Угандой), имеющего площадь 7000 км², включает 2000 видов, причем эта цифра не характеризует богатство отдельно взятой конкретной флоры (условия указанного национального парка не настолько однородны на всем его протяжении, чтобы можно было говорить только о различии местообитаний!), подобно тому, как это было в случае с флорами окрестностей Марселя или Тбилиси. Флора Органных гор в Бразилии не превышает 2000 видов. В окрестностях г. Тайхоку, на о. Тайвань, зарегистрировано 1810 видов, а в окрестностях Манилы на Филиппинах — лишь немного более 1000. Данные, относящиеся к различным флорам тропических стран Африки, позволяют ожидать, что богатство конкретных флор лесных частей этого материка может колебаться от 1500 до 2000 видов. Данные по Вест-Индии — 2015 видов для о. Гваделупа, при площади 1500 км², 2200 видов для более крупного о. Тринидад — неплохо согласуются с высказанными соображениями.

Однако максимальный уровень богатства флоры, достигаемый под тропиками, все-таки значительно выше. В частности, об этом свидетельствует замечательное исследование Е. Варминга [Warming, 1892], посвященное флоре района Лагона Сайта в бразильском штате Минас Жераис. По оценке Варминга, на обследованной им площади около 170 км² должно произрастать примерно 3000 видов, т. е. число, вдвое превышающее высшие показатели для флоры Средиземноморья и Кавказа. И мы не имеем, конечно, основания для утверждения, что приведенная им цифра является предельно возможной для конкретных флор тропических стран. Вероятнее кажется нахождение более высоких показателей (выше 3000 видов) в Центральной Америке (например, Коста Рика), в лесной части Мадагаскара, на некоторых островах Индонезии (Суматра, Борнео, Новая Гвинея), на Малаккском полуострове. Каков может быть предел богатства затрудняется определить, вероятно, он будет ниже 4000 видов.

Необходимо отметить, что весьма богатые тропические флоры свойственны не всем без исключения районам тропических стран. Флоры аридных районов значительно беднее. В районе Зеленого мыса, например, на площади в 650 км² зарегистрировано 715 видов — число, близкое к отмеченному для Апшеронского полуострова на Кавказе или для Керченского полуострова в Крыму.

Еще более примечательны данные, относящиеся к высокогорным флорам тропических стран. В особенности интересны выдающиеся по своеобразию состава «афроальпийские» флоры высокогорий экваториальной части Восточной Африки. Богатейшая из них — флора привершинной части горы Эльгон — насчитывает в своем составе 211 видов, высокогорная флора Килиманджаро — 159, Рувензори — всего 107 видов. Уровень богатства этих флор сопоставим с таковым Арарата, но не альпийских высот Большого-Кавказа, не Памира или гор Восточной Сибири. Общая численность видов «афроальпийских» флор экваториальной области не превышает 300; иными словами, она сходна с числами, характеризующим! богатство высокогорных флор отдельно взятых массивов типа Сунтар-Хаята или Мунку-Сардык, — яркий контраст данным, характеризующим богатство флор низко расположенных пространств Экваториальной Африки и Восточной Сибири!

Что касается островных флор, то мы можем подтвердить заключение Декандоля, что в Арктике нет принципиального различия в богатстве флоры островов и участков материковой суши. Под более низкими широтами такие обширные островные пространства, как Мадагаскар, Большие Антильские острова, вся островная область Малезии не проявляют признаков обедненности флор, обнаруживаемых на примерах островов, занимающих более изолированное положение.

В отношении флоры Макаронезийской подобласти мы не можем отметить, что качественно своеобразная флора Канарских островов (всего архипелага в целом!) по численности видов едва достигает уровня, сопоставимого с таковым окрестностей отдельно взятых городов юга Франции. Флора о. Мадейра (650 видов) сопоставима по уровню богатства с бореальными флорами, флора Азорских островов (менее 500 видов) с таковыми северных частей Бореальной области. В тропическом поясе флора о. Маврикия (около 700 видов), островов Самоа (немного более 1000 видов), Гавайских островов (около 800 видов) представляет яркие примеры относительной бедности островных флор. Что касается островов более изолированных, таких как большинство островов Полинезии, о. Родригес, субантарктические острова, то уровень «богатства» их флор может скорее быть обозначен как «уровень бедности». Но и это должно быть подчеркнуто, нет никакой зависимости между относительной бедностью островных флор и степенью своеобразия их состава, теми качественными особенностями этих флор, которые так привлекают к ним внимание исследователей.

О НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ СООТНОШЕНИЯХ ВО ФЛОРАХ ЗЕМНОГО ШАРА

При изучении флор земного шара ботаники издавна обращали внимание на то, что каждой флоре присущи определенные соотношения между видами, относящимися к различным систематическим группам. Многие авторы в так называемых «общих частях» или «введениях» своих сводных флористических работ дают обзоры распределения видового состава флоры по семействам, выявляют семейства, занимающие во флоре ведущее положение, приводят такие же данные о ведущих по численности видов родах, устанавливают соотношения численности видов, родов и семейств и т. д. Наличие тех или иных сведений подобного типа, сопровождаемых обычно некоторыми критическими комментариями, характерно, в частности, для многих собственно флористических и ботанико-географических работ современных советских авторов. Далекое не всегда, однако, авторы флористических исследований задумываются над тем, какие

ботанико-географические закономерности скрываются за приводимыми ими фактическими данными, какова может быть причинная обусловленность констатируемых отношений, насколько приводимые количественные показатели представляют существенный элемент для характеристики флор. Возможно, это отчасти обусловлено тем, что большинство исследователей ограничивается рассмотрением указанных количественных показателей лишь в рамках непосредственно изучаемой ими флоры или делает в дополнение к этому сопоставления с немногими другими флорами, в той или иной степени сходными с представляющими основной объект исследования.

Между тем значение соотношений между систематическими группами растений, слагающими флоры, как выразителями определенных ботанико-географических закономерностей выявляется в полной мере лишь при сравнительном рассмотрении их в широкой географической перспективе. В нашем случае систематическая структура флор приобретает при таком рассмотрении значение одного из существенных показателей, характеризующих флоры в региональном плане. Это положение казалось существенным уже Декандолью [De Candolle, 1855], посвятившему сравнительному рассмотрению данных о количественно преобладающих в составе флор семействах растений в различных странах земного шара одну из глав своей «Geographic botanique raisonnee». Сделанный им обзор фактических данных в значительной степени устарел, но не утрачивает своего значения хотя бы потому, что более современного обзора, выполненного с такой же широтой, мы не имеем. Кроме того, некоторые количественные соотношения, характеризующие то, что мы назвали систематической структурой флоры, имеют, по-видимому, очень глубокие корни и отражают существенные ботанико-географические закономерности. Стремясь привлечь внимание ботаников к этому вопросу, незаслуженно выпадающему из поля зрения большинства их, мы сделаем ниже выборочный обзор данных о систематической (посемейственной) структуре флор различных ботанико-географических областей. Поскольку современное состояние наших фактических знаний о составе флор земного шара это позволяет, мы будем опираться на цифровые данные, относящиеся к флорам, изученным достаточно полно. Этим устраняется риск сопоставления материала «дефектно-го» в смысле неполноты изученности.

Как и во всяком сравнительном исследовании, рациональный отбор объектов, подлежащих сопоставлению, представляет и в нашем случае существенную предпосылку получения удовлетворительных результатов. Практически мы вынуждены пользоваться цифровыми данными, полученными различными исследователями без учета соответствия их целям нашего исследования, т. е. отбирать пригодные для него данные из материала более или менее разнородного. Это относится, в частности, к размерам и очертаниям тех территорий, флоры которых будут избираться для сопоставления друг с другом. Декандоль сделал в этом плане существенные методические указания. Он считал нецелесообразным сопоставлять данные по узколокальным флорам (например, флора окрестностей того или иного города), с одной стороны, а также по обширным странам (таким, как Франция, территории ГДР и ФРГ и т. п.) — с другой, вследствие очевидной разнородности флор последних, представляющих, по существу, результат объединения различных флор, и отдавал предпочтение спискам, характеризующим флоры более или менее ограниченных территорий, в какой-то степени однородных по условиям развития их растительного покрова.

Не отвергая этих положений, подчеркнем, что стремление выявить соотношения, характеризующие состав флор естественных ботанико-географических (конкретнее флористических) областей или подчиненных им крупных единиц флористического районирования, выдвигает как одно из основных условий при выборе объектов сравнения принадлежность.

каждой рассматриваемой территории к определенной флористической области. Мы учитываем при этом сложившееся во флористической фитогеографии положение, что при наличии более или менее общепринятых представлений о существовании определенных флористических областей или подобластей представления о границах между ними (в известной мере вообще условных) чаще являются спорными или сомнительными. Отсюда необходимая осторожность подхода к флорам территорий, занимающих в плане флористического районирования «пограничное» положение. Оговоримся, впрочем, что изучение «пограничных» территорий в том же плане, как территорий с типичной для той или иной области флорой, вообще не бесперспективно и может способствовать решению некоторых спорных вопросов флористического районирования.

Опирируя с соотношениями между группами растений, а не абсолютной численностью видов, мы можем, вероятно, в какой-то степени пренебречь чисто пространственной равноценностью территорий, флоры которых подлежат сопоставлению друг с другом. Равным образом различия в самой численности видов, часто являющиеся функцией сравнения флор разных по протяжению пространств, могут не иметь существенного значения.

Оперируя с конкретными или элементарными флорами, рекомендуемое нами как основное средство сравнительного анализа богатства флор, не может быть рекомендовано как универсальный прием анализа систематической структуры флоры. В определенных случаях анализ их выявляет соотношения, в своей основе совпадающие с теми, которые мы наблюдаем при рассмотрении флоры более обширного пространства. В других случаях, напротив, внутриобластные различия между конкретными флорами настолько значительны, что они оказываются непригодными для обоснования количественных характеристик региональных флор. Так, в Арктике, например, мы сталкиваемся со значительными изменениями как богатства, так и структуры флор при перемещении из более южных подзон тундровой зоны в более северные (смена типов флор — гипоарктические — собственно арктические — высокоарктические, сопровождаемая значительной перестройкой количественных соотношений между семействами). В тропических странах мы часто встречаемся с чередованием гумидных и аридных условий и участков, которым свойственны разные соотношения между входящими в состав флоры соответствующей провинции или округа семействами. Все это лишает отдельные конкретные (узколокальные) флоры в плане нашего исследования значения тех «ключевых участков», которые присущи им при рассмотрении других вопросов сравнительной флористики.

Для ориентировки в том, какая степень пространственной неравноценности сравниваемых объектов может не препятствовать проведению сравнения их флор и получению на его основе полноценных с ботанико-географической точки зрения результатов, сопоставим фактические данные о структуре флор трех неравноценных как в отношении площади, так и по численности видов частей средневропейской флористической области (табл. 1).

Приведенные в табл. 1 цифры, как легко заметить, не повторяя механически друг друга, вскрывают в целом весьма сходные соотношения. Можно подчеркнуть, в частности, что первые девять мест в нашем списке заняты во всех трех случаях одной и той же серией семейств; четыре первые строки во всех случаях заняты сложноцветными, злаками, осоковыми и розоцветными; общая доля «ведущих» семейств в составе флоры колеблется в ограниченных пределах (между 55 и 60%).

Данные табл. 1 указывают, с одной стороны, на наличие некоторых общих (региональных!) закономерностей, обуславливающих основные особенности структуры флоры приведенных территорий. С другой стороны, и это существенно прежде всего в методическом отношении, мы

Таблица 1

Численность видов десяти семейств, занимающих преобладающее положение в составе флоры Польши, Литовской ССР и Псковской области

Семейство	Польша (площадь 310 000 км ²); 2250	Литовская ССР (площадь 65 200 км ²); 1439	Псковская область (площадь 55 000 км ²); 1128
Compositae	11,8	10,4	9,2
Gramineae	7Д	8,2	9,2
Rosaceae	7Д	5,6	5,3
Cypraceae	5,5	9,4	7,7
Caryophyllaceae	4,4	4,4	4,3
Scrophulariaceae	4,4	4,5	4,2
Leguminosae	4,3	4,2	5,1
Cruciferae	4,2	5,1	4,6
Labiatae	3,4	3,8	3,6
Ranunculaceae	3,3	—	3,5
Umbelliferae	—	3,7	—
Сумма	55,5	59,3	56,7

убеждаемся, что, несмотря на различия в площади сравниваемых территорий (в пределах отношения 6 : 1) и в абсолютной численности видов их флор (колебания в пределах 2 : 1), единообразие распределения видов флоры между представленными в составе каждой из них семействами таково, что мы можем заключить, что все приведенные в нашей таблице пространства одинаково пригодны для выявления тех особенностей структуры флоры, которые мы здесь рассматриваем. Очевидно, мы вообще можем позволить себе оперировать с данными, относящимися к флорам территорий существенно различной протяженности, при отсутствии сомнений в их целостности в смысле принадлежности к единой флористической области.

Как было установлено Декандалем, количественные соотношения между видами различных семейств закономерно изменяются в зависимости от широтного положения соответствующих пространств. Как увидим ниже, они специфичны прежде всего для определенных флористических областей и, несомненно, должны отражать присущие им особенности флорогенеза и связи между ним и давлением определенного комплекса условий среды. По-видимому, сходство рассматриваемых показателей в рамках определенных областей говорит о каких-то формах «равновесия» в представительстве семейств, слагающих флоры. Но сущность биологических законов, регулирующих рассматриваемые количественные соотношения, мы пока не знаем. Тем большее значение приобретают на данном этапе накопление и упорядочение исходного фактического материала, анализ которого должен будет помочь разобраться в сущности пока недостаточно понятных нам, но не вызывающих сомнений в отношении их реального существования закономерностей.

Сейчас мы не ставим перед собой задачу дать обзор цифровых данных по обширному ряду флор земного шара, но попытаемся привести некоторые яркие примеры, иллюстрирующие, насколько определенные количественные соотношения характеризуют флоры некоторых флористических областей.

Флора Арктической области, характеризующаяся вообще относительной бедностью видового состава и «простотой структуры» (в смысле образования ее представителями вообще ограниченного круга семейств), обнаруживает следующие соотношения между последними (табл. 2; здесь и всюду в дальнейшем мы отбираем по 10 семейств, имеющих в каждой данной флоре наибольшее число представителей).

Легко заметить, что взятые для сравнения флоры неравноценны в отношении как численности видов, так и площади занимаемых ими

Таблица 2

Численность видов семейств, занимающих преобладающее положение в составе флор Арктической области (в %)

Семейство	Новая земля [Толмачев, 1936]; 208	Восточная часть Боль- шеземельской тундры [Реб- ристая, 1977] 460	Арктическая Якутия [Ка- раваев, 1958]; 433	Восточная часть Чукот- ского полуост- рова [Дервиз- Соколова, 1966; Тихоми- ров, Гавсилюк, 1966]; 387	Канадский арктический архипелаг [Porsild, 1957]; 430
Gramineae	13,0	13,1	11,1	11,1	13,8
Cruciferae	12,0	5,0	10,0	7,8	8,5
Superaceae	9,1	9,6	8,6	11,3	13,5
Caryophyllaceae	8,1	8,0	8,3	7,0	7,4
Compositae	8,1	8,9	10,4	8,5	8,5
Ranunculaceae	6,2	5,9	6,2	5,1	5,3
Saxifragaceae	6,2	3,7	4,8	5,9	5,3
Salicaceae	4,8	3,5	6,5	3,4	4,7
Rosaceae	4,3	4,3	4,8	5,1	4,4
Juncaceae	3,8	(2,8)	(2,8)	3,1	(3,0)
Scrophulariaceae	(3,4)	3,3	4,2	(2,6)	(3,8)
Leguminosae	(1,9)	(2,8)	(4,0)	(2,3)	4,7
В с в г о по 10 семей- ствам	72,6	65,3	74,9	68,3	76,1

территорий. Тем не менее основные особенности их структуры в главнейших чертах весьма сходны, подчеркнем — более сходны, чем их видовой состав. Перечень ведущих 10 семейств повторяется почти без изменений; девять из перечисленных в табл. 2 двенадцати семейств обязательно входят в «ведущую десятку». Пять первых мест заняты (за одним лишь исключением) постоянной «пятеркой» наиболее богато представленных семейств — Gramineae, Superaceae, Caryophyllaceae, Cruciferae и Compositae. Суммарная численность видов, наиболее богато представленных 10 семейств, составляет в Арктике от 2/3 до 3/4 видового состава соответствующих флор; на долю же первых пяти семейств приходится от 45 до 52 % всего состава сравниваемых флор.

Рассматриваемые соотношения, в общем, соответствуют сформулированному Декандалем (с. 1236) «общему закону»: чем богаче видами флора, тем большее количество семейства следует учитывать, чтобы была охвачена половина ее видового состава, или, формулируя тот же «закон» применительно к нашим примерам: чем беднее состав флоры, тем меньшее число семейств содержит половину ее видового состава. Соответственно этому с повышением географической широты (равным образом высоты над уровнем моря) структура флор претерпевает последовательное упрощение параллельно с общим обеднением видового состава.

Наши данные по Арктике подкрепляют установленное Декандалем правило (которое мы, однако, не склонны называть законом). В этой связи надо подчеркнуть, что из пяти сопоставленных флор флоры востока Большеземельской тундры и восточной окраины Чукотского полуострова занимают более умеренное широтное положение, в согласии с чем суммарная численность видов «ведущей десятки» семейств (равно как и «ведущей пятерки») в них несколько ниже, чем в остальных рассмотренных флорах.

Вместе с тем нам хотелось бы привлечь внимание к возможному причинному объяснению рассматриваемых соотношений. Едва ли бедность флоры как таковая (или в противоположном случае богатство ее) может рассматриваться как причина тех или иных количественных соотношений между слагаемыми флоры. В случае с Арктикой, в частности, определяющее значение могут иметь ее специфические условия, отражаемые в целом формулировкой «крайние (или „экстремальные“) условия существова-

ния». Возможность приспособления к таким условиям присуща, очевидно, разным группам растений в различной степени, и отвечающая им по своей природе флора неизбежно формируется из представителей более или менее ограниченного круга семейств. Последние и находят в этих условиях возможности для своего интенсивного развития, часто осуществляющегося, в свою очередь, в рамках ограниченного числа родов. Естественно, что общая бедность видового состава флор Арктики также отражает давление крайних условий, но будучи взаимосвязана с простотой структуры флоры скорее может рассматриваться как ее следствие, чем как причина.

В перспективе флорогенетической как одну из причин простоты (или сложности) структуры флоры необходимо учитывать еще роль возраста флоры. При этом мы имеем в виду не возраст флоры некоторого конкретного участка определенной флористической области, но преимущественно возраст определенного типа флор, который, однажды сложившись в пределах некоторого пространства, легко воспроизводится в своих основных чертах и на пространствах, позднее заселяемых растениями, если условия их благоприятны для развития флоры соответствующего типа, а возможности заселения их элементами такой, уже сложившейся и существующей где-то по смежности флоры, имеются налицо. В нашем случае, следовательно, мы должны иметь в виду возраст арктической флоры как флоры определенного типа (в широком смысле!), а не время формирования флоры того или иного конкретного участка Арктической области, которое может и должно отражаться в особенностях ее структуры, но лишь в ограниченной степени в тех количественных соотношениях, которые мы рассматриваем как характерные черты флоры в широкорегиональном плане.

Существенно отличной выглядит структура флор смежной с Арктикой Бореальной области (табл. 3).

Здесь мы обращаем внимание прежде всего на подчеркнуто преобладающее положение трех больших семейств — сложноцветных, злаков и осоковых, значительно «отрывающихся» по численности видов от всех остальных. Другие семейства следуют за названными в неодинаковой последовательности, но общее значительное сходство соотношений между ними заметно с первого взгляда. Подчеркнем при этом, что собственно видовой состав сравниваемых флор (кроме первых двух, в составе которых преобладают общие виды) во многом различен. Количественные соотношения между видами определенных семейств, роль последних в сложении

Таблица 3

Численность видов семейств, занимающих преобладающее положение в составе флор Бореальной области, %

Семейство	Карельская АССР [Граменская, 1960]; 1075	Южная половина Коми АССР [Бо- лотова и др., 1962]; 709	Центральная Якутия [Карава- ев, 1958]; 895	Ньюфаундленд [Rouleau, 1956]; 1262
Compositae	9,2	11,3	9,8	11,6
Gramineae	8,9	9,6	10,4	8,0
Cyperaceae	8,7	8,5	8,5	11,1
Rosaceae	5,2	4,6	4,5	6,1
Cruciferae	4,9	3,8	4,5	4,4
Ca ryophyllaceae	4,8	4,8	4,0	2,8
Ranunculaceae	3,8	4,6	4,5	3,2
Scrophulariaceae	3,3	4,4	(2,1)	3,2
Leguminosae	3,3	3,0	4,6	(2,3)
Labiatae	2,6	2,7	(2,1)	(1,7)
Salicaceae	(2,6)	(2,5)	3,1	3,3
Chenopodiaceae			3,0	—
В с е г о по 10 семей- ствам	54,7	57,3	56,9	55,5

состава флоры оказываются, таким образом, более устойчивым признаком флор области, чем непосредственно рассматриваемый видовой состав их. Соотношения численности видов «ведущих семейств» становятся тем самым одним из существеннейших элементов региональной характеристики Бореальной флористической области. Отметим, что большая в сравнении с Арктикой пестрота семейственного состава бореальных флор находит отражение в меньшей степени преобладания над другими ограниченного числа семейств: в рассматриваемых частных случаях на долю десяти наиболее богато представленных семейств приходится по 55—57% видового состава каждой флоры. В этом отношении бореальные флоры оказываются подобными флорам Средне-Европейской флористической области (ср. табл. 1). Различия между структурой бореальных и среднеевропейских флор вообще нерезки, что согласуется и с постепенностью перехода между ними в ряде других отношений.

Флоры Средиземноморской области обнаруживают значительное своеобразие своего систематического состава. Свойственны им и определенные; в своей основе устойчивые, соотношения между видами семейств, характерных для области, играющих видную роль в формировании ее флор. В связи с этим подчеркнем, что и видовой, и родовой состав флор Средиземноморья сильно дифференцирован. Очаги видового разнообразия многих крупных родов размещены по-разному, доля более или менее локализованных родов и секций в сложении флор значительна. Детальное сравнение систематического состава флор различных частей Средиземноморской области неизбежно выявляет их существенные различия. Напротив, количественные соотношения между семействами оказываются на всем протяжении Средиземноморской области — от Атлантического океана до окраины Центральной Азии — весьма устойчивыми (табл. 4 и 5).

Ряд особенностей флор Средиземноморской области заслуживает пристального внимания. Как основные, характеризующие их количественные показатели, можно выделить: 1) неизменное расположение на первом месте (с «отрывом» от 1 до 5% от следующих за ним семейств) сем. сложноцветных; 2) высокую численность видов сем. Leguminosae и Gramineae (на долю трех названных семейств приходится около 30% видового состава флоры); 3) видную роль во всех флорах сем. Umbelliferae, Labiatae, Cruciferae, Caryophyllaceae (в списке семейств зервшанской флоры последнее не приведено; оно заняло бы в нем 11-е место с 3,3% видов); 4) более

Таблица 4

Численность видов семейств, занимающих преобладающее положение во флорах Средиземноморской области, % [Pitard, Proust, 1908]

Семейство	Макаронезийская подобласть, Канарские острова; 1352	Семейство	Западно-Средиземноморская подобласть	
			Марокко; 1627	Тунис; 1947
Compositae	13,1	Compositae	12,8	12,2
Leguminosae	9,5	Leguminosae	11,6	11,0
Gramineae	6,9	Gramineae	8,2	10,4
Labiatae	6,1	Umbelliferae	5,3	4,7
Dracunculaceae	4,9	Labiatae	5,0	4,0
Cruciferae	3,9	Cruciferae	4,5	4,8
Caryophyllaceae	3,5	Caryophyllaceae	4,2	3,1
Umbelliferae	3,1	Scrophulariaceae	3,7	2,4
Polypodiaceae	2,7	Liliaceae	3,0	2,4
Liliaceae	2,6	Boraginaceae	2,2	2,3
Всего по 10 семействам	56,3	Всего по 10 семействам	60,3	57,7

Таблица 6

Численность видов семейств, занимающих преобладающее положение во флорах Туранской подобласти Средиземноморской области, %

Семейство	Северный Прикаспий [Иванов, 1964]; 1490	Кызылкумский район «Флоры СССР» [Гранитов, 1961]; 900	Западные Каракумы [Родин, 1958]; 1141
Compositae	13,5	11,1	10,7
Gramineae	10,0	9,4	9,6
Leguminosae	7,4	8,8	8,9
Chenopodiaceae	7,0	13,6	11,4
Cruciferae	5,8	9,4	7,9
Caryophyllaceae	4,4	3,1	—
Labiatae	3,8	—	—
Scrophulariaceae	3,8	—	—
Superaceae	3,7	—	—
Umbelliferae	3,4	2,2	6,4
Polygonaceae	—	5,8	4,2
Boraginaceae	—	3,9	2,7
Liliaceae	—	3,7	1,8
Tamaricaceae	—	—	1,6
Zygophyllaceae	—	—	—
В с е г о по 10 семей-	62,8	71,0	65,2

групп связано именно с аридизацией условий, свидетельствуют данные по флоре Канарских островов, подвергшихся ей в меньшей степени (общая численность видов 10 «ведущих семейств» — 56,3%, т. е. на том же уровне, как в Средне-Европейской области), и противоположные показатели по бассейну Зеравшана, расположенному на стыке с Туранской подобластью и, вероятно, испытывавшему давление экстремальных условий на развитие флоры в повышенной степени (чему соответствует более высокая численность видов «ведущих семейств» — 63,5%).

Роль экстремальных условий в развитии флор Средиземноморской области вообще и ее особо аридных частей в особенности хорошо иллюстрируются приводимыми в табл. 6 данными о составе флор наиболее пустынной ее части — Туранской подобласти.

Если первая из сравниваемых флор повторяет в основном черты структуры, знакомые нам по флорам Средиземноморья, отличаясь от них подчеркнuto обильным представителем сем. Chenopodiaceae, то структура флор собственно пустынных оказывается более резко отличной от наблюдавшихся у них. Обратим внимание на выход сем. Chenopodiaceae на первое место, на подчеркнутое обилие видов Cruciferae (за счет приумножения численности однолетников-эфемеров) и Polygonaceae. Внимания заслуживает также общее повышение роли «ведущих семейств» в сложении видового состава флор, сочетающееся с некоторым обеднением их состава вообще, но явно не пропорциональное ему. Думается, что мы имеем дело со следствиями определенного «омоложения» состава рассматриваемых флор под давлением крайних условий существования, которое осуществляется преимущественно за счет прогрессивного развития определенного, узкого круга групп растений, оказывающихся высококомбинированными (в эволюционном отношении) в данных условиях.

Косвенным подтверждением того, что в своеобразном развитии средиземноморских флор (включая пустынные туранские) повинна аридизация условий области, могут служить данные, относящиеся к участку Западно-Средиземноморской подобласти, подверженному аридизации условий в наименьшей степени (табл. 7).

Из приведенных в табл. 7 данных видно, что набор десяти наиболее богато представленных в данной флоре семейств практически совпадает с

Таблица 7

Численность видов семейств, занимающих преобладающее положение во флоре Северной Португалии (провинция Трас-ос-Монтес)

Семейство	[Rozeira, 1944]; 1424	Семейство	[Rozeira, 1944]; 1424
Compositae	10,0	Cruciferae	4,0
Gramineae	8,8	Umbelliferae	3,7
Leguminosae	8,8	Rosaceae	3,7
Caryophyllaceae	4,6	Liliaceae	2,9
Scrophulariaceae	4,0	Labiatae	2,8
		Всего по 10	
		семействам	53,3

набором, характеризующим другие флоры Средиземноморья. Что касается роли всей «десятки» в сложении флоры, то она оказывается существенно более низкой, чем в других рассмотренных нами примерах. И опять же мы и здесь не улавливаем какой-либо зависимости между количественным отражением структуры флоры и общим уровнем богатства рассмотренных флор. Представляется вероятным, что «волна преобразований», охватившая флоры Средиземноморья в связи с общей аридизацией его условий, затронула в меньшей степени более обеспеченные влагой части области, что и находит отражение в приведенных показателях, характеризующих состав флоры.

В связи с вопросом о причинной обусловленности некоторых количественных показателей, характеризующих структуру флор, интересно рассмотреть некоторые данные, относящиеся к флорам востока Азии, тем более, что Декандоль, располагавший по ним крайне ограниченными сведениями, отметил тем не менее некоторые отклонения цифр от того, чего, казалось бы, можно было ожидать при соответствующем широтном положении территорий и при определенном уровне богатства их флор. Мы ограничимся здесь примерами флор двух территорий, занимающих крайнее положение на севере Восточно-Азиатской флористической области (табл. 8).

Сопоставляя данные, приведенные с сообщенными ранее по другим флорам, убеждаемся в том, что как в отношении набора господствующих

Таблица 8

Численность видов семейств, занимающих преобладающее положение во флорах северной части Восточно-Азиатской области, %

Семейство	Приморский край и Приамурье [Воробьев и др., 1966]; 2134	Семейство	о. Хоккайдо; 1629
Compositae	11,0	Сyperaceae	8,7
Gramineae	7,3	Gramineae	7,2
Сyperaceae	7,2	Compositae	7,1
Rosaceae	5,2	Rosaceae	4,5
Ranunculaceae	5,2	Polypodiaceae	4,0
Labiatae	3,6	Liliaceae	3,9
Leguminosae	3,5	Orchidaceae	3,7
Caryophyllaceae	3,0	Ranunculaceae	3,4
Polygonaceae	3,0	Cruciferae	2,7
Liliaceae	2,9	Umbelliferae	2,4
Всего по 10 семей-			
ствам	51,9		47,6

семейств, так и соотношений численности их видов перед нами флоры, относительно сходные по структуре со среднеевропейскими и отчасти с бореальными. Сходство это сочетается с очень значительными различиями видового состава и с отнюдь не одинаковой ролью многих родов, представляющих как господствующие, так и другие семейства. Что касается суммарной численности видов ведущих систематических групп, то на Дальнем Востоке наблюдается более равномерное распределение видов между семействами и соответственно этому меньший удельный вес ведущей группы их: в среднем его можно оценить цифрами порядка 50% но на островной территории о. Хоккайдо с его сплошь мезофильным характером растительного покрова он опускается ниже этой величины.

Мы склонны думать, что относительно большая пестрота состава флор Дальнего Востока отражает, в общем, больший консерватизм, отсутствие в их развитии тех «вспышек» видообразования, с проявлениями которых мы сталкиваемся, в частности, в Средиземноморской области. Что же касается соотношений со Средней Европой, то принципиально существенным флорогенетическим моментом представляется характерное для последней преобладание миграционных явлений, в противовес чему на Дальнем Востоке в течение длительного времени преобладало развитие флор на месте, без существенного обогащения их за счет миграций более активных в этом отношении групп и при лучших условиях переживания более древних (в том числе типично реликтовых) элементов.

Мы не имеем в виду углубляться в анализ соотношений, существующих в ряде других областей Голарктики равно как характеризующих флоры других флористических царств земного шара. Отметим, что установленное Декандалем правило об относительно меньшей роли «ведущих семейств» в составе тропических флор в общей форме подтверждается имеющимися в нашем распоряжении данными при наличии, однако, и некоторых противоречий. В качестве примера структуры одной из типичных для лесных областей палеотропического царства флоры приведем данные о флоре Филиппинских островов (табл. 9).

Бросается в глаза прежде всего отражение глубокого качественного отличия палеотропической флоры от любых рассматривавшихся нами голарктических. Анализ этих различий не входит в задачи данной работы. Что же касается роли количественно преобладающих семейств в сложении видового состава флоры, то суммарная численность видов десяти первых из них оказывается равной 40,9% состава флоры. Отдельный подсчет для о. Минданао (общее число видов флоры 3435) в точности повторяет эту величину; подсчет для о. Лусон (общее число видов 5432) дает 41,2%, т. е. величину, крайне близкую. Беглое сравнение с данными о структуре других тропических флор убеждает, однако, в значительной неустойчивости интересующих нас показателей. Так, во флоре Вьетнама [Thai van

Т а б л и ц а 9

Численность видов семейств, занимающих преобладающее положение во флоре Филиппинских островов, %

Семейство	[Merrill, 1923—1926]; 8099	Семейство	[Merrill, 1923—1926]; 8099
Orchidaceae	10,0	Melastomaceae	2,9
Rubiaceae	6,6	Myrtaceae	2,5
Euphorbiaceae	5,0	Moraceae	2,3
Leguminosae	4,2	Urticaceae	2,2
Gramineae	3,1	Cyperaceae	2,1
		Всего по 10 семействам	40,9

Trung, 1962] при близкой суммарной численности видов (7146) на долю 10 крупнейших семейств приходится всего лишь около 30% ее состава. Напротив, на Мадагаскаре, флора которого насчитывает 7370 видов [Pegrier de la Bathie, 1936], на долю 10 количественно преобладающих семейств приходится почти 49%. В неотропическом флористическом царстве, во флоре о. Куба, насчитывающей около 8000 видов [Carabia, 1945], на долю первых десяти по численности видов семейств приходится 30%, во флоре Венесуэлы (около 12 000 видов; [Pittier, Williams, 1945]) — примерно 33%, Коста-Рики (около 6000 видов, без учета папоротникообразных; [Standley, 1945]) — 54%! Таким образом, в пределах тропического пояса мы имеем дело с резкими колебаниями показателей, характеризующих в количественном отношении структуру их флор, и пока что не можем указать те или иные закономерности, определяющие соотношения между «ведущими» группами растений и их общей ролью в сложении флор. Для того чтобы разобраться в этих вопросах, необходим тщательный анализ более обширного материала.

НЕПОЛНОТА ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПОЗНАВАЕМОСТИ ИСТОРИИ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА ЗЕМЛИ

История растительного мира Земли познается наиболее непосредственно путем изучения ископаемых остатков и следов растений, сохранившихся в слоях земной коры. Но если за данными палеонтологии всегда сохраняется преимущество фактической достоверности, то их фрагментарность служит существенным препятствием для воссоздания на их основе истинного хода истории развития жизни и реконструкции жизненных явлений той или иной эпохи. Неполнота геологической летописи, представление о которой было в свое время мастерски обосновано Ч. Дарвином, была и остается одним из важнейших ограничителей познания жизни минувших геологических периодов.

Тезис о неполноте геологической летописи не оспаривается как таковой никем из современных исследователей. Но выводы, делаемые ими в связи с признанием этого тезиса, различны. Одни, признавая его правильность для определенного времени, но учитывая постепенное совершенствование приемов изучения осадочных пород и заключенных в них органических остатков, рисуют перед собой перспективу преодоления неполноты геологической летописи в будущем. Некоторым исследователям кажется в связи с этим, что на данном этапе развития науки выгоднее сосредоточить все силы на накоплении и описании все еще недостаточного фактического материала, воздерживаясь, «до лучших времен», от представляющихся им преждевременными обобщений и выводов. Это направление, сложившееся не без влияния философского агностицизма, пустило довольно прочные корни в среде поглощенных своей текущей работой по изучению растительных остатков профессионалов-палеоботаников.

Другие исследователи (ботанико-географы по преимуществу), признавая неполноту палеонтологических данных неустранимой, а отчасти и преувеличивая ее, склонны видеть в ней основание для сознательного пренебрежения к их изучению, своего рода оправдание для их игнорирования и указание на правомерность теоретических обобщений, делаемых без их учета, на основании изучения только данных морфологии и географического распространения современных растений. Случается, что па-

леоботанические данные принимаются ими во внимание лишь в меру того, насколько они не расходятся с положениями выдвигаемых этими авторами ботанико-географических гипотез, пригодны для их подкрепления дополнительными аргументами, но отвергаются (под предлогом несовершенства) тогда, когда они говорят не в пользу сделанных а priori построений. В этом проявляется уже прямое влияние идеализма, тяга к своего рода «подчинению» фактов построениям, подкупающим своей «красотой», хотя бы и при несоответствии действительному положению вещей.

Наконец, третьи исследователи, временами оказывающиеся в меньшинстве, учитывают, что неполнота геологической летописи преодолима лишь в известной степени (более или менее ограниченной), но не должна служить препятствием для использования ее данных как базы для научных обобщений, а тем более служить оправданием для игнорирования или недооценки имеющихся палеонтологических свидетельств.

Данные геологической летописи должны приниматься нами во внимание одновременно и как вполне достоверные (разумеется, в меру мастерства, с которым они собраны и изучены; но наличие плохих сборов или неудачных описаний не может служить поводом для опорочения фактических данных палеонтологических работ вообще) и как заведомо неполные. При этом надо помнить, что неполнота их является неизбежным следствием закономерных процессов развития жизни и осадконакопления, т. е. представляет сама по себе объективно существующее природное явление, которое должно рассматриваться не только как неустранимое неблагоприятное условие нашей работы, но и как предмет исследования, призванного вскрыть закономерности этого явления и использовать их познание для более успешной расшифровки истории жизни на Земле. По существу, дело сводится к изучению закономерностей отображения явлений жизни документами геологической летописи.

Отображение это не только неполно, но и неравномерно. Так, давно уже принимается как очевидность, что растительность низин лучше отображается палеоботаническими данными, чем растительный мир гор, что разные органы растений в различной степени могут сохраняться в ископаемом состоянии, не теряя особенностей строения, обеспечивающих возможность распознавания их принадлежности тому или иному растению, и т. д. Мы так или иначе учитываем эти обстоятельства. Но на практике, при попытках воссоздания картин растительного мира прошлого, мы порой забываем о них, чаще учитывая лишь очевидную неполноту имеющихся в нашем распоряжении фактических данных. При этом не учитывается, что совокупность данных геологической летописи дает не просто неполное, несовершенное представление о жизни той или иной эпохи, но представление, определенным образом искаженное. При этом, искажение носит не случайный характер, но подчиняется определенным закономерностям. Выявление закономерностей — закономерностей искажения картин жизни прошлого доступными для изучения данными геологической летописи — является в действительности одной из наших существенных задач. И если мы с должным вниманием отнесемся к этому, то в известных случаях сама неполнота геологической летописи может становиться не только ограничителем, но и средством познания.

Ниже мы сосредоточим внимание на некоторых частных вопросах, охватываемых рассматриваемой в этой статье широкой проблемой. Проблема эта значительно шире собственно тафономии — учения о закономерностях захоронения и сохранения в ископаемом состоянии органических остатков. Но разработка специальных вопросов тафономии входит одной из существеннейших частей в разработку рассматриваемой проблемы. И, в частности, изучение вопросов ботанической тафономии представляет одну из важнейших задач современной палеоботаники.

Растительный покров Земли отображается геологической летописью неравномерно вследствие его формационной дифференцированности и фациальных особенностей мест накопления и сохранения растительных остатков. Естественно, что части растений, произрастающих непосредственно в местах накопления осадков (растения торфяников и водные) или вблизи них (растения пойменных и прибрежных формаций), могут сохраняться в гораздо большем количестве и в лучшем состоянии, чем части растений, произрастающих в некотором отдалении. Обращаясь же к горным вершинам и склонам, к открытым незаторфованным водоразделам и т. д., мы убеждаемся, что включение остатков их растительного покрова в состав большинства ископаемых «флор» или вообще исключается, или возможно лишь в ограниченном объеме и по числу фоссилирующихся объектов, и по состоянию, от которого зависит их распознаваемость.

Палеонтологически документированная история растительного мира Земли — это в основном история низинных лесов, болот и водной растительности. Компоненты соответствующих формаций представлены в основной массе ископаемых «флор» неизмеримо богаче, чем растения гор и разного рода «суходолов». Однако значительная часть ископаемых «флор» не свободна от примеси растительных остатков, принесенных в места захоронения более или менее издалека, чуждых той растительности, состав которой в основном отображается соответствующей «флорой». В свою очередь, компоненты различных низинных формаций в большинстве случаев бывают перемешаны друг с другом, и лишь в меньшинстве случаев мы сталкиваемся с флорами «обедненного» состава, отражающими на деле реальный состав растительности, произраставшей когда-то на ограниченном, однородном по своим условиям пространстве.

При рассмотрении явлений седиментации в широком плане мы убеждаемся, что на суше (в противоположность морю!) они осуществляются преимущественно в обстановке, имеющей пнтразональный характер. Но до сих пор мы не сделали необходимого ботанического вывода из того, что история растительного покрова Земли, непосредственно «вычитываемая» нами из документов геологической летописи, — это история интразональной растительности по преимуществу. Именно интразональными формациями были и лепидодендровые леса карбона и осмундовые болота мезозоя, и таксодиевые лесоболота олигоцена и миоцена, давшие начало европейским буроугольным свитам, и многие другие. Но таковыми были, конечно, и многие формации, интразональная природа которых не так легко распознается по их составу.

Зная о фациальной обусловленности состава и характера интразональных растительных группировок, мы порой слишком смело создаем на основании образованных в основном остатков их компонентов «флор» свои представления о характере и составе зональных растительных формаций соответствующего времени. Между тем для их характеристики иногда большое значение может иметь анализ тех «примесей», которые встречаются в составе ископаемых «флор» наряду с преобладающей массой остатков их обычных, «ведущих» компонентов. При изучении этих примесей особенно важно обращать внимание на их «отобранность» по признаку большей или меньшей транспортабельности, что может отражать дальность произрастания тех или иных растений от мест захоронения соответствующей «флоры». Так, например, весьма показательным, что сигналами о существовании елей оказываются находящиеся в окружении остатков флоры единичные еловые шишки со следами дальнего переноса. И неудивительно, что они (именно как единичные, «случайные» находки) попадают чаще, чем какие-либо остатки пихты, не производящей равноценных им по транспортабельности частей (если не говорить о пыльце).

Пожалуй, особенно перспективным будет дифференцированный анализ «второстепенных» компонентов ископаемых «флор» в зональном плане, так как он может выявить — на фоне более или менее з³стойчивого

состава комплексов «ведущих» форм — такие внешне второстепенные оттенки, которые могут оказаться отражением зональной дифференциации флор и растительности водораздельных пространств.

Поскольку в доступном для изучения палеоботаническом материале роль компонентов интразональных формаций несомненно повышена вследствие фациальных условий их захоронения, законен вопрос: не является ли недоучет этого обстоятельства одной из причин преуменьшения нами различий между растительными зонами минувших эпох? В частности, об этом следовало бы подумать применительно к области распространения флор арктотретичного типа. Не преувеличиваем ли мы единообразие ее растительности? Ведь и в наше время сравнение компонентов интразональных долинных растительных формаций от южных окраин тундры до субтропиков не выявило бы тех глубоких, принципиальных различий между растительностью разных зон, которые заметны с первого взгляда при рассмотрении плакорной растительности...

Исключительно перспективным для выяснения истинного характера растительного мира минувших эпох является параллельный анализ результатов изучения «листных флор» и палинологических материалов. Хорошо известно, что результаты тех и других в смысле характеристики флоры определенной местности в определенную эпоху часто (практически, как правило, в той или иной степени) не сходятся. Но в поисках причин расхождений часто недоучитывается, что они должны быть и что наша задача не в устранении или сглаживании их, а в истолковании реально существующих различий.

Материал, изучаемый палинологом, в силу его легкой переносимости и большой устойчивости в смысле сохранения распознаваемых черт строения, в значительно меньшей степени отражает частные особенности растительности определенного местообитания, чем захороненная в соответствующем месте «лиственная флора». Он дает в некотором роде «усредненную» характеристику флоры округа. В нем может находиться и более или менее значительная фракция собственно дальнепринесенных (принесенных за десятки километров) пыльцевых зерен и спор. Поэтому соотношения между компонентами флоры, выявляемые его анализом, будут неизбежно иные, чем те, к которым приводит изучение одновременно и в той же местности захороненных макроскопических остатков растений. Некоторая часть видов, выявляемых палинологическим анализом, будет вообще новой, отчасти неожиданной для исследователя, изучавшего только макроскопические остатки соответствующей флоры. Мы не затрагиваем здесь очень важного вопроса о различиях в соотношениях между компонентами ископаемых флор, обуславливаемых несовпадением продуктивности растений в отношении микроспор и массы других подвергающихся фоссилизации частей (листьев и пр.).

Разрыв, сложившийся в нашей рабочей практике между палеоботаниками классической школы, изучающими макроскопические остатки растений, и палинологами, и перегруженность тех и других текущей работой крайне ограничивает пока проведение такого согласованного, параллельного анализа данных о флорах прошлого и возможности синтеза полученных разными специальными приемами исследования результатов. Но уже сейчас можно сказать, что черты региональной дифференциации третичных флор на территории СССР выявляются на основе палинологических данных более отчетливо, чем это намечалось при сопоставлении остатков синхронных флор, сходных по составу ведущих компонентов с олигоценовой тургайской флорой. Причина таких соотношений почти наверняка в том, что палинологические данные в большей степени отражают специфику не только флоры, произраставшей в низинах, но и флоры плоских водоразделов и низкогорий, которая была, очевидно, более дифференцирована, чем растительность интразонального типа (долинная, болотная, водная), более зависимая в своем развитии от чисто фациальных

условий среды. Состав же именно этой растительности наиболее полно отображается так называемыми «лиственными флорами».

Правильное освещение в палеоботанической литературе уже получили остатки тугайных лесов северной аридной зоны. В связи с установлением их природы стало ясно и то, почему континентальные отложения определенного пространства крайне бедны вообще растительными остатками; скудность или отсутствие последних здесь настолько же показательны, как и характер сохранившихся в немногих местах «лиственных флор» типично интразонального облика. Так, самый факт «палеонтологической немости» определенных толщ приобретает позитивное фитогеографическое значение.

Вопрос об относительном богатстве или бедности различных отложений растительными остатками имеет большое значение для понимания истории растительного мира. Больше или меньше их накопление зависит как от количества и формы вещества, продуцируемого различными растениями, и интенсивности развития растительного покрова в целом, так и от внешних условий, благоприятствующих или не благоприятствующих его сохранению.

Применительно к кайнозойскому времени следует прежде всего обратить внимание на заведомую искаженность данными геологической летописи соотношений между травянистыми и деревянистыми растениями в растительном покрове минувших эпох. Разная степень отражения тех и других палеонтологической документацией зависит главным образом от формы, которую принимают части растения в ходе своего развития и отмирания. Подавляющее большинство деревьев продуцирует громадное количество листьев, постепенно или периодически опадающих при жизни растения, сохраняя при этом свою форму и основные элементы строения. Эти опавшие листья и представляют основной материал, в дальнейшем (чаще всего, впрочем, в форме отпечатков и лишь незначительной массы собственно растительного вещества) изучаемый палеоботаниками. Напротив, стебли и листья травянистых растений, независимо от значительности их массы, отмирают «на корню» и чаще всего разлагаются на месте, не оставляя распознаваемых следов. Перенос их в другие места если и совершается, то в ходе его части растений измельчаются и распознавание их природы становится невозможным. И только семена травянистых растений (как и пыльца их) представляют в этом отношении некоторое исключение. Но часто они бывают очень мелки и уже в силу этого (даже если они продуцируются в изобилии) хуже сохраняются и тем более труднее распознаются в ископаемом состоянии, чем семена и плоды многих древесных пород.

С учетом сказанного, в тех случаях, когда сравнительно-морфологические или фитогеографические данные подсказывают мысль о большой древности определенных родов, несомненно искони представленных травянистыми формами, мы не должны смущаться отсутствием подтверждения этих предположений прямыми палеонтологическими данными. В отсутствии их следует усматривать не опровержение гипотез морфолога-филогенетика или фитогеографа, а прямой результат особо неполной документации истории травянистых представителей растительного мира.

В ряду древесных растений определенные преимущества, в смысле полноты отображения их существования документами геологической летописи, имеют листопадные древесные породы стран с достаточно влажным умеренным климатом. В сравнении с вечнозелеными деревьями, листья которых сами по себе часто устроены более благоприятно для сохранения их в ископаемом состоянии, преимуществом листопадных древесных пород является массовое опадание их листьев в течение ограниченного промежутка времени. Перед отмиранием листья обычно грубеют, что благоприятствует их сохранению после опадения. Если же, как это часто бывает в действительности, интенсивный листопад совершается в ненаст-

ную, дождливую погоду, то опадающие листья легко переносятся в места накопления осадков дождевыми потоками, приносящими и мелкоземистый материал, с отложением которого совершается захоронение частей растений. Именно массовость и одновременность захоронения листьев листопадных древесных пород является важнейшей причиной хорошего отражения существования последних «листовыми флорамп» и необходимой предпосылкой образования «листового сланца» как типа осадка.

Естественно, что при совместном произрастании листопадных и вечнозеленых деревьев доля остатков первых в листоносных отложениях будет преобладающей, независимо от соотношений между теми и другими в древостое¹. Если же, как это часто бывает (и, конечно, бывало в прошлом) в условиях, переходных между умеренными и субтропическими, листопадные деревья первого яруса сочетаются с вечнозеленым подлеском, слабое отражение компонентов последнего ископаемыми остатками будет зависеть и от сравнительно меньшей их продуктивности. Эти обстоятельства особенно должны учитываться при анализе ископаемых флор переходного типа. Недооценка роли вечнозеленых растений в их сложении может возникнуть значительно легче, чем противоположные соображения.

Все сказанное выше о преимущественном сохранении остатков листопадных деревьев целиком относится к флорам стран с умеренным климатом, где листопадность деревьев обусловлена термическими причинами — переходом к холодному времени года. Опадение и захоронение листьев совершается здесь в условиях холодной, чаще всего дождливой погоды. За ним следует более или менее продолжительный период, в течение которого разложение органического вещества если и происходит, то очень замедленно, осадки же, отложенные осенними потоками, понемногу уплотняются. Эти обстоятельства имеют первостепенное значение. И косвенным подтверждением этого является почти абсолютное отсутствие палеоботанических данных, которые отражали бы существование в прошлом листопадных лесов тропического типа.

В том, что и в минувшие эпохи области с сезонно-засушливым климатом существовали в тропическом поясе, нет оснований сомневаться. То же, что палеоботанические данные почти не отражают произраставшей в них растительности, связано с условиями, в которых деревья тропических листопадных лесов теряют листву. Листья, опадающие вследствие иссушения, легко деформируются. Падая на сухую землю, они не пристают к ней и ничем не прикрываются, перевеваются ветром, крошатся, а затем с наступлением влажной погоды остатки их быстро разлагаются. Сохранение листьев «зимнезеленых» древесных пород жаркого пояса, как и образование их отпечатков, поэтому, при прочих равных условиях, менее вероятно, чем сохранение остатков или следов вечнозеленых растений, произраставших по смежеству с ними, — обстоятельства, которые не следует упускать из виду при анализе палеоботанических данных по растительности тропического пояса.

¹ На юге о. Сахалина в лезах, значительно нарушенных рубками, древостой образованы в основном тремя преобладающими породами: аянской елью (*Picea ajanensis* var. *microspirmi*), пихтой (*Abies miyriana* или *A. sachalinensis*) и каменной березой (*Betula ermanii*). Остальные древянные породы не играют сколько-нибудь существенной роли в образовании лега. В тех местах, где на долю обеих хвойных пород приходится около половины древостоя (по массе), нам приходилось наблюдать образование в мегтах стока дождевых вод и лиственных осадков, содержащих массу растительного материала, в основном — опавших осенью листьев. В составе этого прообраза «листового сланца» листья камённой берёзы настолько преобладали, что изучение такого осадка в отрыве от наблюдений над окружающей растительностью неизбежно привело бы к выводу, что последняя была представлена каменноберезовым лесом с очень незначительной примесью ели (единичные шишки, разрозненная хвоя), пихты (разрозненная хвоя), пихты и несколько видов лиственных деревьев и кустарников (единичные листья). Роль хвойных компонентов древостоя оказалась бы крайне заниженной против того, что имеет место в действительности.

Заметим попутно, что быстрое разрушение мертвого органического вещества в условиях жаркого климата вообще делает документацию истории растительной жизни тропических областей неизбежно более фрагментарной, чем отражение растительности прошлого стран с умеренным климатом. И относительно малая изученность экваториальных стран в палеоботаническом отношении не должна заслонять от нас того, что и впредь мы будем располагать в отношении истории их растительности относительно меньшим количеством прямых (палеоботанических) свидетельств, чем те, которыми располагаем и будем располагать в отношении исчезнувшей растительности умеренных поясов обоих полушарий.

Роль палеонтологических данных в решении филогенетических проблем очевидна. Успехи, достигнутые в этой области, относятся, правда, в большей части к расшифровке истории развития животного мира. Но и в ботанике открытие и изучение ископаемых псилофитов в значительной мере уже разъяснило важнейшую проблему становления сосудистых растений, а вместе с тем и зарождения наземной растительности современного типа. Однако с какой бы крупной таксономической группой животных и растений мы не имели дело, фиксация по палеонтологическому материалу наиболее ранних этапов ее истории всегда сталкивается с особыми трудностями. В частности, таков и «проклятый вопрос» о происхождении покрытосеменных растений. Заметим, что псилофиты произрастали в условиях, которые мы теперь, при практически полной освоенности суши растениями, рассматриваем как интразональные. Не следует удивляться поэтому, что некоторые моменты ранней истории наземной растительности (эры господства псилофитов) отражаются геологической летописью относительно более полно, чем соответствующие явления, происходившие на Земле позднее, когда развитие новых групп растений протекало уже в собственно наземных (плакорных в современном ботанико-географическом смысле) условиях.

Все то, что удается пока проследить путем изучения достоверно определенных растительных остатков, относится либо к развитию ряда групп уже вполне сложившихся покрытосеменных, либо к представителям различных групп голосеменных, могущих находиться лишь в косвенном родстве с древнейшими покрытосеменными как формы, относительно близкие к вероятным предкам последних. Связующих звеньев собственно мы не знаем. И пока нет возможности дать четкий ответ ни на один узловый вопрос истории становления главенствующей в современном растительном мире группы растений: ни каков был первичный комплекс ее признаков, ни когда она возникла, ни от каких предков и путем каких именно преобразований и в какой последовательности совершившихся, ни где и в каких условиях это происходило. По всем этим вопросам приходится создавать гипотезы, опирающиеся преимущественно на косвенные доказательства.

Два обстоятельства, уже фиксированные рядом исследователей как вероятные, быть может, частично объясняют трудности, связанные с выявлением остатков первичных покрытосеменных и их непосредственных предков. Те и другие были, по-видимому, растениями относительно малорослыми, скорее всего компонентами подлеска лесов, древостой которых образованы теми или иными голосеменными. Если так, то в массе растительных остатков, сохранившихся от соответствующей эпохи, на их долю может приходиться лишь очень малая часть. Если к тому же (в пользу чего высказываются веские аргументы) развитие их протекало в горных условиях, сохранение остатков этих растений в распознаваемом состоянии тем не менее вероятно. Добавим к этому, что первичные покрытосеменные представляли, очевидно, растения вечнозеленые, к тому же,

по-видимому, не богато облиственные, что ограничивает вероятное количество одновременно опадающей листвы очень малыми величинами.

Разумеется, направив поиски соответствующим образом, мы и при сделанных оговорках можем рассчитывать на некоторый успех в деле нахождения палеоботанических свидетельств более определенного характера, чем те, которыми наука располагает теперь. Но и в самой трудности обнаружения остатков древнейших покрытосеменных, как и древнейших представителей ряда крупных групп животных, кроются некоторые данные, имеющие принципиальное значение для решения филогенетических проблем.

В тянувшихся десятилетиями спорах о монофилетическом или полифилетическом (политопном) происхождении покрытосеменных данные геологической летописи могут иметь значение не только в случае непосредственного нахождения связующих звеньев между отдельными группами покрытосеменных или между какими-либо покрытосеменными и определенными голосеменными. Существенно и то, что при развитии таксономической группы высокого ранга от разных предков, разными путями, в разных областях (в целом, на обширном пространстве) количества связующих звеньев между этой группой (по существу, сборной) и исторически (филогенетически) предшествовавшими ей группами может быть значительно. Вероятность обнаружения переходных звеньев между хотя бы некоторыми предковыми формами и их производными будет относительно велика.

Иначе будет обстоять дело, если группа организмов, сколь богато она не была представлена в эпоху своего расцвета, возникает так, как это рисовалось Дарвину и его непосредственным последователям, т. е. как «семья видов», в конечном счете сводимая к одному родоначальному типу (виду — родоначальнику всей группы). В таком случае численность особей только что возникающей группы, представленной одним, а на следующем историческом этапе группой близкородственных видов, может быть незначительна, ареал ее более или менее ограничен. Сколь мало вероятно нахождение остатков таких звеньев филогенетической цепи в отложениях, скажем раннего мезозоя, легко себе представить. Значительные шансы обнаружения следов такой группы в ряде документов геологической летописи возникают лишь после некоторого периода ее развития, когда вследствие адаптивной радиации сможет совершиться значительное приумножение численности видов группы (и целых групп видов), расширение ее географического и экологического ареалов.

В связи с этим следует заметить, что как ни досадно само по себе отсутствие надежных палеоботанических данных, отражающих пути становления первичных покрытосеменных, правильное осмысление их неполноты наряду со скрупулезным изучением тех остатков, которые все-таки где-то сохранились и еще будут добыты, поможет нам и в решении данного круга вопросов, остающегося пока, быть может, существеннейшим камнем преткновения на пути решения проблемы филогении растений.

ЗАКОН НЕРАВНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ФЛОР И ФАУН ЗЕМНОГО ШАРА И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ АНАЛИЗА ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Особенности облика и состава растительного и животного мира Земли в любой момент ее истории отражают, с одной стороны, многообразие условий существования организмов в разных частях ее поверхности и, с другой — историю развития отдельных систематических групп растений и животных, ход которой был обусловлен взаимодействием жизненных явлений и условий прошедших эпох.

Условия существования организмов в разных частях поверхности Земли всегда в большей или меньшей степени различны. В частности, это относится к условиям климатическим, формирующимся под влиянием неравномерного нагрева лучами Солнца сферической поверхности Земли, усложняемым различным в разные эпохи ее истории распределением воды и суши, изменениями рельефа суши и морского дна и другими чисто «земными» факторами. Следствием различия условий является пространственная дифференциация флор и фаун, подчиненная воздействиям внешней среды, в частности, закономерности распределения животных и растений, подчиненные закону зональности.

Другим источником неравномерности развития флор и фаун является характер самого процесса филогенетического развития органического мира. Становление каждой группы животных и растений, начиная с возникновения определенного вида — первичного носителя тех свойств, дальнейшее развитие которых в многообразных формах характеризует каждую систематическую группу высшего ранга, — исторически (генетически) обусловлено взаимодействием свойств анцестрального вида (как исходного биологического «материала» формообразования) с конкретными условиями внешней среды (абиотическими и биотическими). В связи с этим оно всегда приурочено к конкретному пространству, на котором данное взаимодействие проявляется в достаточной мере единообразно. Распространение группы, объединяющей виды, приспособившиеся к различным частным условиям, может быть практически универсальным. Но эта универсальность является следствием не искони имеющихся соотношений, а возникает как результат расселения исходных форм и их последующего преобразования в различных условиях среды. Процессы расселения организмов регулируются как различиями внешних условий собственно (на пример, климатических), так и наличием различного рода преград (в форме суши — для морских организмов, водных пространств — для наземных, горных хребтов — для обитателей низин, и т. п.), а равно различными формами взаимодействия расселяющихся видов с уже существующими на определенных пространствах видами животных и растений. Расширение первичного ареала («центра развития») каждой группы поэтому ограничивается как прямым давлением неблагоприятствующих ему сил, так и степенью приспособляемости видов самой группы к различным условиям. Достижение космополитического распространения в силу этого вовсе не является обязательным итогом расселения однажды возникшей группы живых существ.

Функцией указанных соотношений, характеризующих развитие органического мира в пространстве, является неравномерность развития флор и фаун земного шара также и во времени, имеющая первостепенное значение для исторической геологии, в частности для стратиграфии, опирающейся при периодизации истории Земли на различия в составе флор и фаун различных эпох и периодов.

Рассматриваемые в хронологической последовательности флоры и фауны представляются нам последовательно сменяющимися друг друга во времени. В идеальном случае, можно бы было представить себе, что эти смены флор и фаун протекают одновременно и единообразно на всей земной поверхности. Но в действительности это исключается тем, что в разных областях одновременно существуют разные флоры и фауны, и тем, что изменения условий, способствующие смене их, могут наступать в них не строго одновременно и проявляться с разной интенсивностью. Ввиду этого, даже если важнейшим двигателем процесса являются внешние силы, одновременно воздействующие на всю Землю (например, в случае общеземного изменения климатов под влиянием изменения интенсивности солнечной радиации), сами процессы преобразования флор и фаун будут происходить лишь примерно одновременно, будут осуществляться

различным темпом, и конечный эффект их (степень преобразованности флоры и фауны) может быть в разной мере значителен.

Неравномерность хода преобразований флор и фаун может проявляться тем резче, если в основе ее в той или иной области лежат местные причины (например, установление новых связей между частями суши или морями, разрушение имевшихся связей и т. п.), и еще более, если основной причиной преобразования являются изменения биотических отношений между элементами определенной флоры и фауны, вызванные развитием в ее недрах какой-либо новой систематической группы.

Основными критериями неравномерности развития флор и фаун являются: неодновременное появление и расселение в различных областях прогрессивных групп животных и растений; разная степень и разновременность оттеснения ими на задний план более древних элементов соответствующих флор и фаун; более или менее длительное сохранение в составе флоры (фауны) различных архаических элементов, в качестве реликтов флоры (фауны) минувших эпох; разновременность вымирания последних представителей вымирающих групп.

Проявлениям неравномерности развития флор и фаун способствует географическая изоляция. Она не только обеспечивает обособленность развития любых местных новообразований, затрудняя проникновение их в другие области, но способствует и сохранению консервативных черт данной флоры или фауны тем, что закрывает доступ в области их развития не местных по своему происхождению прогрессивных элементов. В силу этого неравномерность развития более резко проявляется в истории флор и фаун суши, вод суши и вообще замкнутых водоемов, по сравнению с развитием флор и фаун Мирового океана.

Это наряду с мобильностью водной среды, обеспечивающей большие темпы расселения морских организмов по сравнению с наземными и возможность очень быстрых значительных преобразований состава морских фаун и флор, объясняет более широкую приложимость и вообще относительно большую правильность геохронологических построений, опирающихся на изучение последовательных смен морских фаун, по сравнению с построениями, основывающимися на изучении изменений в составе флор и фаун суши. Вместе с тем не следует упускать из виду, что одной из предпосылок большей пригодности морских фаун в качестве стратиграфических эталонов является целостность Мирового океана, как хотя и дифференцированной, но все же слитной области их развития. Ход развития фаун (и флор) обособленных водоемов (хотя бы и весьма обширных) может не воспроизводить тех особенностей, которые характерны собственно для океанических фаун (флор).

В пределах земной суши неравномерность развития флор и фаун может быть весьма значительной. Так, показателями неодновременности развития и неодновременности вымирания определенных групп в различных областях могут служить: существование единственного вида *Rhynchocephalia* — группы в основном мезозойской — в современной фауне Новой Зеландии; отсутствие плацентарных млекопитающих в Австралии, несмотря на их развитие в северном полушарии, очевидно уже в позднем мезозое; сохранение в ряде стран южного полушария разных видов рода *Araucaria*, по своему строению мало отличающихся от юрских и меловых форм, произраставших в северном полушарии. Если бы мы пытались дать оценку возраста отложений, заключающих остатки определенных групп животных и растений в разных странах, основываясь именно на наличии этих остатков, ошибки в наших оценках могли бы измеряться несколькими десятками миллионов лет по меньшей мере.

Для наземных флор и фаун современной эпохи и всей кайнозойской эры характерно, как общая закономерность, преимущественное развитие прогрессивных новообразований в странах северного полушария, при преимущественном более длительном сохранении архаических элементов

в областях южнее экватора. Эта закономерность должна нами учитываться при интерпретации ископаемых флор и фаун как показателей геологического времени. Надо помнить при этом, что отдельные группы, ныне характерные для южного полушария, могут быть не связаны с ним своим происхождением: часть их первоначально развивалась в северном полушарии, затем мигрировала в южное, и, исчезнув или почти исчезнув в северном, сохранилась на юге земного шара (сумчатые в Австралии — плуобезьяны на Мадагаскаре и т. п.).

Указанная выше закономерность прослеживается на протяжении всего кайнозоя и мелового периода — по меньшей мере позднейшей его половины. Но она не сохраняет своего значения применительно к более отдаленному прошлому Земли. Иные соотношения между морями и суши в более ранние периоды истории Земли обусловливали, в частности, в позднем палеозое развитие части заведомо прогрессивных групп в странах южного полушария. Автохтонными (для своего времени прогрессивными) элементами гондванской флоры были такие растения, как *Glossopteris* и другие элементы так называемых глоссоптерисовых флор. Вероятно южное происхождение ближайших предков динозавров, а может быть и самой этой группы животных. Часть форм южного происхождения в позднем палеозое с успехом внедрилась в состав флор северного полушария, что свидетельствует о их биологической прогрессивности. Таким образом, констатация определенных конкретных закономерностей, в которых проявляется неравномерность развития флор и фаун, для некоторого определенного периода, не должна приводить к распространению представлений о действии таких закономерностей в другие периоды, при других конкретных условиях.

Возможные при сопоставлении в разной степени прогрессивных или архаических по своему составу, но в действительности синхроничных, флор и фаун ошибки (в направлении признания их несинхроничными), не являются неустраняемыми. Одним из источников более значительных ошибок вообще может быть переоценка значения так называемых руководящих ископаемых. В особенности это возможно в тех случаях, когда некоторая форма или группа, вымершая почти повсеместно, длительно сохраняется где-либо в изолированной области (по типу *Sphenodon* в Новой Зеландии). Но надо помнить, что сохраняются в качестве реликтов лишь отдельные (хотя бы и довольно многочисленные) архаичные формы животных и растений, а не флоры и фауны, как комплексы. Развитие последних продолжается непрерывно, на всей поверхности земного шара. Поэтому архаичные типы — реликты — всегда оказываются в окружении более прогрессивных различного рода новообразований, характеризующих новейший этап развития соответствующей флоры и фауны. Неравномерность развития проявляется, следовательно, не только как нечто «внешнее» по отношению к каждой отдельно взятой фауне и флоре, характеризующее ее отношение к другим фаунам и флорам, но и как «внутренняя» закономерность. В рамках данной фауны (флоры) она сводится к более или менее длительному сосуществованию разновозрастных по времени своего возникновения и различных по степени прогрессивности своего строения элементов.

В связи с этим особо важное значение приобретает полнота наших знаний о составе флор и фаун прошлого. Располагая более полными сведениями о составе той или иной флоры (фауны), мы, по существу, лишь в малой мере рискуем ошибиться в оценке ее возраста из-за наличия в этом составе некоторого количества заведомо реликтовых форм. Вместе с тем большое значение имеет непредвзятость оценки стратиграфического значения отдельных видов ископаемых растений или животных. Так, нахождение кости динозавра в окружении остатков фаунистического или флористического комплекса палеогенового типа не должно приниматься безоговорочно, как свидетельство ошибочного определения возраста фло-

ры и фауны: возможно и противоположное, что неверно наше представление «о дате смерти последнего динозавра». Естественно, однако, что длительное переживание в качестве реликтов более вероятно для хотя бы малочисленных популяций более мелких животных, а тем более для растений, даже единичные особи которых могут подолгу поддерживать существование вымирающего вида где-либо в особо благоприятных для их сохранения условиях.

Архаизм состава отдельных флор и фаун, как частное выражение принципа неравномерности их развития, не должен истолковываться как показатель остановки процесса развития флоры (фауны) на определенной части земной поверхности. Отставание в развитии данной флоры (фауны) — лишь относительное распознаваемое в сравнении с развитием других флор (фаун), но не имеющие абсолютного значения. Следует учитывать, в частности, что флоры и фауны некоторых изолированных областей, обнаруживая в основном архаичность своего состава (преобладание представителей древних групп, отсутствие ряда прогрессивных групп и т. п.), вовсе не характеризуются общей замедленностью формообразовательных процессов. Напротив, бурное развитие прогрессивного эндемизма наблюдается нередко как раз в таких областях, для которых в связи с их изолированностью вообще характерен относительный архаизм состава флоры и фауны. Примером этого может служить хотя бы быстрое развитие прогрессивных форм сумчатых в Австралии в неогене и антропогене, бурное формообразование эвкалиптов и ряда других (отчасти весьма древних вообще) родов растений в той же области в геологически новейшее время и т. п.

В соответствии с этим повышенное значение для геохронологии приобретают уточненная разработка систематики ископаемых животных и растений, постепенное преодоление практики массовых приближенных определений и доведение возможно большего количества определений до вида. Принимая во внимание, что даже при отсутствии коренных преобразований состава флоры и фауны и при большей устойчивости внешней среды формообразовательные процессы не приостанавливаются, что новообразование видов продолжает совершаться (и нередко со значительной скоростью), уточнение видового состава флоры (фауны) каждого отдельного горизонта может устранить те трудности, которые возникают при оценке возраста флористических (фаунистических) комплексов, элементы которых определены лишь с некоторой долей приближения к точным видовым определениям.

Трудности стратиграфической интерпретации палеофлористических и палеофаунистических данных, порождаемые неравномерностью развития флор и фаун, таким образом, преодолимы. Но само наличие закона неравномерности развития флор и фаун всегда должно учитываться нами при критическом анализе ископаемого материала, особенно же в тех случаях, когда в основу оценки возраста определенной толщи кладется вынужденно ограниченный (как в отношении видового состава флоры или фауны, так и в отношении возможной точности определений) материал. Вместе с тем при установлении соотношений между близкими по возрасту флорами и фаунами необходимо учитывать, что отставание или опережение в развитии отдельных флористических (фаунистических) комплексов зависит от строго закономерного сочетания условий, что позволяет нам для каждой эпохи истории Земли и для каждой конкретной области намечать, где именно можно ожидать большей архаичности, где большей прогрессивности состава синхроничных фаун и флор.

Часть 2. ВОПРОСЫ ГЕНЕЗИСА АРКТИЧЕСКИХ ФЛОР

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В АРКТИКЕ

Работая в 1923—1924 гг. на Новой Земле, в районе, примыкающем к восточной части пролива Маточкин Шар, я обратил внимание на наличие тесной зависимости распределения растительных сообществ от рельефа страны. При этом, сопоставляя свои летние наблюдения над растительностью с наблюдениями над соответствующими местами в течение зимы, я пришел к выводу, что влияние рельефа на характер и распределение растительных сообществ заключается не только в обычно фиксируемых, обуславливаемых им, различиях в экспозиции местообитаний, защищенности их от ветров, дренажа, но также и прежде всего в обусловлении им основных особенностей снегового покрова, на исключительное значение которого исследователи растительности Севера в то время не обращали должного внимания. Многие явления, не поддававшиеся объяснению при учете совокупности факторов, воздействующих на растительность в течение вегетационного периода (например, сосредоточение не только наиболее богатых по своей растительности, но и наиболее бедных в отношении ее участков на южных склонах возвышенностей), оказывались понятными, коль скоро мы начинали искать причины ботанических явлений, проявляющихся и наблюдаемых нами в течение краткого полярного лета, в условиях, господствующих в зимнее время. Даже в столь очевидном по своему экологическому значению факторе, как экспозиция по отношению к различным странам света, обычно фиксируемые моменты оказывались второстепенными по сравнению с тем, как эта экспозиция отражается на распределении снегов. Рельеф, в соединении с зимним ветровым режимом, выявился как фактор, оказывающий на особенности растительного покрова первостепенное по своему значению воздействие, определяя распределение снегов, от которого собственно соответствующие особенности растительности стояли в прямой зависимости.

Выявлению соотношений между снеговым покровом и растительностью и влияния рельефа на последнюю через посредство первого, безусловно, весьма способствовала местная обстановка, а именно исключительная правильность форм террасированных склонов примыкающих к Маточкину Шару и побережью Карского моря возвышенностей, обуславливающая как большую простоту и яркость наблюдаемых изменений растительности, стоящих в зависимости от рельефа, так и многократную повторяемость соответствующих рядов растительных сообществ, облегчающую установление основных закономерностей их чередования, в противовес отдельным, чисто локальным деталям.

Основные черты растительности обследованного района в свое время уже были описаны [Tolmatschew, 1929] и едва ли требуют повторной характеристики. Зависимость распределения отдельных растительных сообществ от рельефа была тогда же характеризована графически на примере южных склонов террасированных возвышенностей, где она проявляется с наибольшей отчетливостью.

Участки первого типа представляют полосы, непосредственно примыкающие к верхнему изгибу террасы, подвергающиеся в наибольшей степени обдуванию зимними ветрами и почти совершенно оголенные во

всякое время года. Снеговой покров на них никогда не достигает такой мощности, при которой почва нацело скрывалась бы от глаза, и в большинстве случаев превращается в тонкую оледенелую корку, сквозь которую в течение всей зимы просвечивает темный каменистый грунт. Эту полосу мы можем обозначить как зону снегового минимума. Определяющими особенностями ее растительности факторами является, с одной стороны, почти полное отсутствие защиты в виде снегового покрова в зимнее время, а значит, наибольшая подверженность растений вымораживанию и иссушению ветрами, с другой — именно ничтожная мощность снегового покрова обуславливает наиболее раннее освобождение от него, а следовательно, и наиболее раннее, мыслимое в соответствующих широтах, наступление начала вегетации. Будучи доступной, в силу первого условия, для заселения лишь наиболее стойкими по отношению к холоду и сухости представителями растительного мира высокой Арктики, эта зона представляет им в то же время наиболее длительный период времени для их ежегодного развития.

Полной противоположностью ей является полоса, которую можно обозначить как зону снегового максимума. В условиях средней части карского побережья Новой Земли (район Маточкина Шара), где наибольшая аккумуляция снегов происходит на юго-западных и южных склонах (вследствие выпадения основной массы зимних осадков при сильных СВ и ССВ ветрах), последняя оказывается настолько значительной, что снежники залеживаются здесь нередко в течение всего лета, не успевая растаять нацело, или, пролежав большую часть лета, исчезают лишь незадолго до установления устойчивых отрицательных температур и начала новой аккумуляции снегов. В зимнее время снеговой покров может достигать здесь очень большой мощности (несколько метров). Таким образом, защита возможных обитателей соответствующих пространств снежным покровом от холода и ветра осуществляется в избыточных масштабах. Но в то же время период, когда их вегетация могла бы иметь место, сводится до слишком краткого промежутка времени или исключается вовсе. Результатом последних обстоятельств и является совершенное отсутствие растительности в данной зоне.

Таким образом, противоположные по своему существу физические условия приводят в данном случае к ботаническому эффекту, подобному наблюдавшемуся в зоне снегового минимума, где имело место почти полное подавление развития растительности. Обе крайние по условиям зоны (снегового минимума и снегового максимума) объединяют пространства, наименее благоприятные для развития растительности. Определяющим их неблагоприятность является в каждом случае тот из необходимых для жизни растений факторов, который имеется в минимуме: в первом случае недостаточность защиты со стороны слишком слабо развитого снежного покрова, во втором — краткость потенциального вегетационного периода, обусловленная его (снежного покрова) избыточной мощностью и соответственно растянутым периодом таяния.

Более благоприятными для развития растительности оказываются промежуточные между характеризованными крайними членами нашей схемы пространства, отличающиеся постепенным нарастанием мощности снежного покрова по мере продвижения от зоны снегового минимума к зоне снегового максимума, при параллельном сокращении длительности бесснежного периода. Прослеживая наблюдаемые при этом переходе изменения растительности, мы убеждаемся, что в начале движения от линии к линии более резко сказывается благоприятствующее развитию растительности усиление защищающей роли снежного покрова, при отсутствии видимых отрицательных последствий некоторого сокращения бесснежного периода. Выражением этого является увеличение степени покрытия грунта растениями и разнообразия состава растительности. Конкретные особенности его оказываются при этом различными в зависимости

от того, прослеживаем ли мы его изменения вниз по склону террасы или вверх по отлогой плоской поверхности. Эти различия обусловлены тем, что в первом случае мы имеем дело с благоприятными условиями дренажа, при умеренном притоке влаги, во втором — постепенно ухудшающиеся условия дренажа, при относительно большем притоке влаги.

Однако возрастающая мощность снегового покрова, обуславливая постепенно все более значительное оттягивание сроков начала вегетации, в обоих случаях превращает этот фактор из благоприятного в неблагоприятный, и продолжающееся увеличение защищенности местообитаний оказывается уже не в состоянии уравновесить его отрицательное значение, а следовательно, и оказать свое положительное влияние на растительный покров.

Поэтому после некоторого предела мы начинаем наблюдать (наряду с изменениями, обусловленными в основном изменениями степени увлажненности почвы) постепенное угнетение и оскудение растительности, приводящее к полной деградации растительного покрова при достижении границ зоны снегового максимума.

Описанные закономерности изменения растительности, наблюдаемые в районе Маточкина Шара и вскрывающие наличие теснейшей зависимости растительных группировок от рельефа местности и обуславливаемых им особенностей снегового покрова, представляют, вне всякого сомнения, лишь частное проявление имеющих более широкое значение закономерностей распределения растительных сообществ Арктики. Фиксируя их первоначально [Tolmatschew, 1929], я уже обращал внимание на вероятный характер изменения их проявлений при перемещении в более высокие или в более низкие широты. Представить себе существо этих изменений нетрудно.

Рассмотрим для начала, какими изменениями растительности должно сопровождаться наше перемещение из района Маточкина Шара в северном направлении.

В условиях открытого и не равнинного ландшафта, при наличии достаточной снежности зимы, с одной стороны (что для европейской Арктики является правилом), и значительной ветренности ее — с другой (что характерно вообще для очень значительной части Арктической области), наличие контрастного снегового покрова, с мощной аккумуляцией снегов в защищенных от господствующих ветров местах и почти полной бесснежности наиболее обдуваемых ими, является неизбежным. Поэтому наличие участков, соответствующих нашим зонам снегового минимума и снегового максимума, так же как и определенной гаммы переходов между ними, будет во всех таких районах повторяться, хотя во многих случаях, конечно, и не с той яркостью, как в изученном нами районе. Но каковы же будут изменения зонального порядка, наблюдаемые в растительном покрове как отражение этих условий при переходе в более высокие широты?

Суровость зоны снегового минимума в зимнее время уже в районе Маточкина Шара весьма велика. И соответственно этому растительность развивается на типичных ее участках в весьма ограниченных размерах. Мы можем допустить, что изменение климата в сторону еще большей суровости приведет к еще большему оскудению растительности подобных мест, главным образом, однако, вследствие сокращения количества тепла, получаемого растениями в летние месяцы. В то же время все свойственные этой зоне в районе Маточкина Шара растения успевают здесь завершить свою вегетацию задолго до конца местного лета; следовательно, длительность бесснежного периода обеспечивает здесь их существование с большим избытком. Поэтому сокращение бесснежного периода за счет более позднего начала таяния и более раннего выпадения снега осенью может на участках зоны снегового минимума идти довольно далеко, не пресекая возможности развития тех растений, которые выдерживают зим-

ние условия данного типа местообитаний. Вследствие этого и в условиях суровейших районов высокой Арктики зона снегового минимума будет обладать, хотя бы и крайне скудной, но по-своему нормально развитой растительностью. Характер ее может в основном оставаться сходным с наблюдаемым у Маточкина Шара, как и подбор основных компонентов[^] принадлежащих к числу растений, наиболее далеко распространяющихся на север.

Зона снегового максимума (собственно) уже в условиях Маточкина Шара характеризуется полным отсутствием растительности. Следовательно, говорить о каких-либо ботанических изменениях, могущих происходить в ее пределах в более высоких широтах, не приходится. Однако общее сокращение летнего тепла и соответственное сужение сезона, в течение которого снеговой покров подвергается таянию, должно обусловить распространение условий, характерных для зоны снегового максимума, на более широкие пространства. Перелетовывающие снежники займут относительно большую площадь, а смежные с ними участки со столь кратким бесснежным периодом, что развитие растительности на них исключается, соответственно раздвинутся за счет участков, обитаемых растениями. В результате промежуточные между зонами снегового минимума и максимума пространства («зоны ботанического оптимума») подвергнутся сокращению, а критический предел, разграничивающий отрезки их, характеризующиеся преимущественным проявлением положительной защищающей роли увеличивающейся мощности снегового покрова и отрицательной роли сокращающегося бесснежного периода, сместится по направлению к границе зоны снегового минимума.

Каково же будет отражение этих изменений растительностью? Оно будет сводиться к постепенному (параллельно увеличивающейся суровости климата) сокращению гаммы переходов от почти пустынь зоны снегового минимума к абсолютным пустыням зоны снегового максимума, за счет общего сжатия участков с промежуточными условиями и выпадения наиболее богатых по своему составу растительных ассоциаций. В пространственном отношении участки, характеризующие зоны ботанического оптимума, будут с переходом в более высокие широты сокращаться и абсолютно, и относительно за счет постепенной экспансии зоны снегового максимума; участки же зоны снегового минимума, оставаясь абсолютно примерно стабильными, будут в ряду пространств, вообще заселяемых растениями, занимать относительно больше места, поскольку расширение зоны снегового максимума (и абсолютное, и относительное) равносильно общему сокращению пространства, могущего иметь растительность.

В конечном итоге мы можем представить себе такие условия, когда сокращение бесснежного периода вне зоны снегового минимума обусловит почти полную невозможность развития растений в сколько-нибудь значительно прикрываемых снегом зимой местах земной поверхности. В таком случае границы пространств, где развитие растительности нацело подавляется краткостью бесснежного периода и где оно до крайности ущемляется ничтожностью защиты со стороны почти отсутствующего снегового покрова, практически совпадут: зоны ботанического оптимума в таком случае перестанут существовать, и единственным местом средоточия какой-либо растительности останется зона снегового минимума. Участки, в определенных условиях являющиеся одними из наименее благоприятных для развития растительности, окажутся единственными, допускающими его в каких-либо пределах, хотя абсолютные условия их будут здесь значительно худшими, чем там, где соответствующие местообитания выделялись относительной бедностью своей растительности.

То, что известно нам о растительности высокой Арктики (крайний север Новой Земли, Земля Франца-Иосифа и т. п.), показывает, что реально наблюдаемые изменения в характере и распределении раститель-

ных сообществ, сопутствующие изменению климатических условий в сторону большей суровости (т. е. зональные изменения, прослеживаемые при продвижении к северу от Маточкина Шара и ему подобных районов), в общих чертах соотносятся с нарисованной схемой и, следовательно, подкрепляют ее теоретическое обоснование. Анализ соответствующих конкретных соотношений представляет, однако, задачу будущих исследований.

Перейдем теперь к рассмотрению изменений растительности, долженствующих сопровождать наше перемещение в противоположном направлении, т. е. в более умеренные части Арктики.

Оставляя в стороне изменения в распределении растительности, сопровождающие изменения в направлении ветров, отметим прежде всего, что при малой изменчивости силы ветров при продвижении на юг от Маточкина Шара контрастность снегового покрова должна вообще оставаться весьма значительной, изменяясь лишь под влиянием большей или меньшей выраженности рельефа отдельных районов. Поэтому на всем протяжении Южного острова Новой Земли, на о. Байгаче, в Пай-Хое, прибрежных частях Большеземельской и Малоземельской тундр мы должны будем встретить при благоприятных условиях рельефа особенности распределения снегового покрова, в принципе сходные с характеризованными нами для района Маточкина Шара.

На наиболее обдуваемых местах, в частности, должны складываться условия, характерные для зоны снегового минимума. Степень защищенности снежным покровом обитающих на них растений будет оставаться практически неизменной; следовательно, и требования в отношении стойкости растений по отношению к неблагоприятным зимним условиям, если и будут изменяться, то лишь ничтожно. Однако существование растений будет здесь поддерживаться более длительным теплым периодом, с более высокими температурами в середине его. Отсюда возможность некоторого, постепенного обогащения растительности зоны снегового минимума с понижением широты, за счет более мощного развития свойственных ей растений и некоторого увеличения количества компонентов ее растительности. В целом же малая изменчивость и условий существования, и самой растительности будет характерна для зоны снегового минимума.

Иначе будет обстоять дело с зоной снегового максимума. При сходных условиях аккумуляции снегов в зимнее время решающее значение будет иметь здесь общая длительность теплого времени года (период таяния) и интенсивность тепла, определяющие быстроту таяния снегов. Именно эти условия значительно изменяются при продвижении на юг в благоприятную для растительности сторону. Изменение их приведет прежде всего к выпадению перелетовывающих снежников, как наиболее яркого проявления зоны снегового максимума. Одновременно будут сокращаться и пределы пространств, где длительность сохранения их сводит бесснежный период к тому минимуму, при котором развитие растительности вообще невозможно. В конечном итоге вся зона снегового максимума окажется доступной для заселения растениями и будет отличаться лишь сокращенностью периода их вегетации; констатируемое же в высокой Арктике значение зоны, как объединяющей абсолютно пустынные, наименее благоприятные для развития растительности пространства, будет ею утрачено.

В условиях о. Вайгача, т. е. в районе, расположенном примерно на $3\frac{1}{2}$ градуса южнее Маточкина Шара, эти изменения уже осуществляются: сохранения снежников в течение всего лета здесь, за редкими исключениями, не наблюдается, а залеживание их в местах наибольшей аккумуляции снегов обычно лишь ограничивает возможности развития здесь растительности, но не исключает его. Эти места оказываются заселенными рассеянными дерновинками таких растений, как *Oxyria digyna*,

Ranunculus pygmaeus, *Minuartia biflora*, *Cerastium regelii* (часто стерильная форма), в известной степени уподобляясь примыкающим к зоне снегового максимума более северных районов участкам переходной зоны.

Дальнейшие зональные изменения растительности орографически соответствующих участков будут заключаться в постепенном ее обогащении, благоприятствуемом удлинением бесснежного периода. При этом сильная защищенность местообитаний мощным снежным покровом в зимнее время будет благоприятствовать использованию удлинения бесснежного периода растениями.

Следовательно, изменения, претерпеваемые с продвижением на юг зоной снегового максимума, в смысле условий существования растительности в ее пределах, более резки, чем наблюдаемые в зоне снегового минимума. Более резки соответственно и изменения самой растительности. Можно сказать, что частично зона снегового максимума утрачивает свое значение как зона подавления растительной жизни, а положительная экологическая роль снеговой защиты восстанавливается при условиях, обеспечивающих достаточную длительность бесснежного периода.

Указанные изменения, претерпеваемые крайними членами рассматриваемого нами ряда местообитаний, являются отражением общего изменения соотношений между термическим режимом и аккумуляцией зимних осадков, определяемого в Арктике более значительной зональной дифференцировкой температур (летних прежде всего) по сравнению с количеством зимних осадков, подвергающихся ежегодному таянью. Очевидно, что изменения эти должны найти свое отражение и на остальных (промежуточных) членах нашего экологического ряда. Сущность этих изменений представить нетрудно, утя выявленное раньше положение, что мощность снегового покрова при зональных перемещениях (в условиях Арктики) в большей мере сохраняет свое значение как фактор защиты растений от зимних невзгод, нежели как фактор сужения вегетационного периода.

На примере района Маточкина Шара мы видели, что увеличение мощности снегового покрова по мере удаления от окраины зоны снегового минимума сперва отражается на развитии растительности благоприятно и сохраняет это благоприятное значение до тех пор, пока сокращение бесснежного периода вследствие затягивания сроков таяния не лишит растения возможности использования преимуществ, предоставляемых им усиленной защищенностью их местообитаний. Чем дальше мы будем продвигаться к югу, тем большая мощность снегового покрова будет необходима для того, чтобы воздействие ее на растительность проявлялось как отрицательное. Следовательно, тем больше будет удаляться от окраины зоны снегового минимума тот предел, до достижения которого нарастание мощности снегового покрова будет восприниматься растительностью всецело как фактор, благоприятный для ее развития. Мыслимо и достижение такого положения, когда различия в мощности снегового покрова будут восприниматься растительностью полностью как различия в защищенности местообитаний, критического перелома в изменениях растительности при приближении к участкам наибольшей аккумуляции снегов наступать не будет, а следовательно, и вообще зона снегового максимума утратит свое характерное ботаническое выражение: она не будет принципиально отличной от зоны ботанического оптимума, или просто совместится с ней.

Практически изменения растительности, наблюдаемые в пределах подзон моховых и кустарниковых тундр, представляют реальное осуществление намеченных положений. На очевидную зависимость распределения растительных сообществ от различий в мощности снегового покрова, обусловленных рельефом, я обратил внимание летом 1930 г. при работах в районе р. Юшиной, в низовьях Печоры (подзона кустарниковых тундр, Большеземельская тундра). Очень сходные с наблюдаемыми мною

соотношения описывает В. Н. Андреев [1932] для района Оленьей гряды, фиксируя, однако, лишь наличие зависимости определенных растительных сообществ от рельефа местности. Значение снегового покрова как фактора, определяющего изменения растительности, сопутствующие определенным элементам рельефа, с исключительной убедительностью вскрыто Л. А. Братцевым, установившим для района р. Воркуты (приуральская часть Большеземельской тундры, подзона кустарниковых тундр) тесную связь между рельефом, характером и мощностью снегового покрова, распределением растительных группировок и уровнем залегания горизонта вечной мерзлоты. Давая интереснейшую картину этих соотношений, Братцев одновременно подкрепляет своими пока, к сожалению, еще не опубликованными данными те выводы, которые были намечены нами для запада Большеземельской тундры.

Последовательные изменения растительности, подчиняющиеся рельефу и непосредственно зависимые от изменения мощности снегового покрова и длительности бесснежного периода, мы можем проследить на примере северных склонов больших тундровых холмов района р. Юшиной.

Занимающая вершину холма пятнистая тундра обязана своим существованием крайне слабому развитию снегового покрова, не обеспечивающего необходимой защиты, в частности для кустарников, приподнимающих свои ветви над землей. С переходом на склон мощность снегового покрова сразу начинает увеличиваться, и это обуславливает массовое развитие образующей заросли карликовой березки. Рослость кустов ее увеличивается вниз по склону и отражает постепенное увеличение мощности снегового покрова. Дальнейшее увеличение последней создает условия, допускающие развитие более крупных кустарников, и на смену *Betula nana* приходит в качестве господствующего кустарника *Salix lanata*. Высота кустов и у нее увеличивается по мере продвижения вниз по склону, пока мы не достигаем предела. Здесь заросль крупного ивняка внезапно обрывается (так что издали мы видим ее как бы в разрезе), сменяясь влажным травяником. Дальнейшее изменение растительности вниз по склону сводится к некоторому изменению в составе травостая и прежде всего к значительному отставанию сроков развития растений. Во время моих наблюдений (во второй половине июля), как показывает схема, развитие растительности здесь только еще начиналось, в то время как выше по склону *Trollius europaeus* и другие виды уже зацвели; бурая окраска покрова выдавала совсем недавнее исчезновение снежника. Таким образом, некоторое затухание растительной жизни в зоне снегового максимума здесь проявляется отчетливо, хотя поверхность земли и остается (в противоположность пятнистой тундре зоны снегового минимума) нацело одетой растительностью.

Наиболее интересной чертой приведенного профиля является наличие внезапных изменений растительности наряду с постепенными, хотя обуславливающее их нарастание мощности снегового покрова совершается постепенно по всему склону. Причиной этого противоречия является смена преимущественного значения противоположных проявлений воздействия снегового покрова на растительность. При продвижении по склону нарастающая мощность снегового покрова воспринимается растительностью как увеличение защиты от зимних невзгод. Наиболее ярким проявлением этого положительного ее влияния является мощное развитие зарослей *Salix lanata*, достигающих в местах скопления снега наибольшей высоты и настолько сомкнутых, что травянистая растительность под пологом ивняка заметно подавляется. Благоприятно реагируя на увеличение мощности снегового покрова, *Salix lanata* требует, однако, для своего развития некоторого минимума длительности бесснежного периода. И стоит нам перейти предел, где залеживание снегов в начале лета сокращает потенциальный вегетационный период ниже этого минимума»

существование *Salix lanata*, независимо от сохранения (и даже усиления) других благоприятных для нее условий сразу оказывается невозможным. Результат этого мы и наблюдаем в виде резкой нижней границы ее зарослей, как бы срезающей их именно по краю полосы наиболее интенсивного их развития. В пределах лишенной кустарников части склона различная длительность сохранения снегового покрова находит свое отражение в частичной смене компонентов травяного покрова. Так, *Trollius* и *Geranium* развиваются преимущественно в полосе, более близкой к опушке ивняков, *Sibbaldia procumbens* и некоторые другие низкорослые растения, напротив, в полосе наиболее длительного залеживания снежников.

Весьма сходна с нашей схема В. Н. Андреева [1932], даваемая им для Оленьей гряды. Багульникова тундра соответствует здесь несколько менее резко выраженной зоне снегового минимума; березнячковая и ивняковая тундра — характеризованным нами кустарниковым зарослем и занимает то же положение на склоне; они характеризуют постепенное обогащение растительного покрова, сопутствующее увеличению мощности снегового; переход в зону снегового максимума отмечается сменой еры (ивняка) луговинной тундрой, как и у нас — без каких-либо промежуточных по своему характеру сообществ. Из этого можно заключить, что обе приведенные схемы (повторяющие друг друга в основных по значению чертах) имеют более или менее широкое значение для соответствующей подзоны европейских тундр.

Рассматривая приведенные схемы и учитывая, что оптимальные условия для развития крупнорослой растительности складываются, с одной стороны, в средней части склонов холмов (наиболее крупнорослые заросли *Salix lanata*) и, с другой — у дренируемых потоками окраек равнинной тундры, мы можем примерно наметить и те орографические (и снеговые) условия, где при дальнейшем продвижении на юг можно ожидать появления древесной растительности. Оставляя в стороне долинные условия, где первенствующее значение имеет дренаж, прогрев почвы на глубину и пр., мы для внедолинных участков должны ожидать появления первых деревьев в зоне зарослей ивняка, совмещающей в себе и относительную длительность бесснежного периода, и значительность снеговой защиты. Наблюдения в природе, по-видимому, не противоречат этому предположению, хотя они и недостаточны для более определенных заключений. Во всяком случае представляется вероятным, что роль рельефа и обусловливаемых им особенностей снегового покрова как могущественнейшего фактора, влияющего на распределение растительных сообществ тундры, сохраняет свое значение и в определении некоторых соотношений между тундровой растительностью и древесными формациями.

Но если появление пионеров древесной растительности и подчиняется интересующим нас закономерностям, характерным для Арктики, то сохраняют ли они свою значимость и в пределах лесной зоны? Не располагая исчерпывающим материалом для разбора соответствующих соотношений, мы можем во всяком случае отчасти ответить на поставленный вопрос отрицательно. Причиной такого ответа является специфика самой древесной растительности. В отличие от кустарников, высота которых нивелируется в тундре мощностью снегового покрова, над поверхностью коего ветви их не выдаются (отмирание выдающихся над снегом ветвей и является непосредственно регулирующим высоту кустов фактором), деревьям свойственен рост в высоту, неизбежно выводящий их из-под сплошной защиты снегом. Там, где древесные породы без сплошного укрытия зимой существовать не могут, они либо образуют кустарниковые формы (например, *Betula tortuosa*) и тогда могут не приниматься нами во внимание, либо просто исчезают. Способность сохранения древовидной формы равносильна способности существовать в условиях данной местности без полного покрытия снегом. Но если дерево возвышается над снеговым покровом значительной своей частью, то роль снеговой защиты

в обеспечении его благополучия этим снижается, в то время как непосредственная защищенность местообитаний от ветра приобретает тем большее значение. Поэтому, однажды появившись, деревья распределяются по склонам в более прямой зависимости от экспозиции и других моментов, обуславливающих большую или меньшую защищенность от ветра, нежели от снегового режима. Вместе с тем само наличие растительности, выдающейся над снеговым покровом, не только ограничивает определяющую роль последнего, но и начинает со своей стороны оказывать сильное влияние на распределение снегов. Из явления, определяемого характером снегового покрова, растительность по мере развития древесных формаций становится все более фактором, определяющим особенности его. В условиях развитой лесной растительности мы уже бесспорно имеем дело с преобладающим влиянием леса на распределение снегов, по сравнению с проявляющимся лишь местами влиянием особенностей последнего на распределение растительных сообществ. Тем самым, если те или иные проявления закономерностей, рассматриваемых в настоящей работе, могут быть констатированы и в условиях лесной зоны, то ни нарисованная нами схема в целом, ни многие частные, связываемые с нею соображения не могут быть применяемыми к объяснению особенностей ее растительности. Изменения в основных чертах растительного покрова, выражающиеся в смене тундр лесами, порожденные изменениями физико-географических условий, порождают сами перераспределение значения отдельных физических факторов, изменяют условия воздействия физико-географической среды на растительность. Снеговой покров, утратив присущую ему в тундре роль фактора, безоговорочно нивелирующего достигаемый растительностью уровень, сам в условиях лесной зоны становится в зависимое положение от древесной растительности. Взаимная связь снегового и растительного покровов приобретает здесь совершенно иное содержание, чем в Арктике.

Насколько намеченная нами картина приложима к Арктической области в целом, или в большей или меньшей степени она специфична для определенного сектора Арктики?

Наличие сходных с наблюдаемыми нами на Новой Земле соотношений, в смысле чередования растительных сообществ в зависимости от рельефа и связанного с ним снегового покрова, с очевидностью выявляется данными Зейденфадена [Seidenfaden, 1931] и Бекера [Bocher, 1933] о растительности восточного побережья Гренландии. Нам кажется, однако, что оба названные автора не уделили должного внимания определяющей характер растительности роли снегового покрова, хотя в сопоставлении с нашими данными некоторые их схемы с очевидностью указывают на ее исключительное значение. Эти схемы, по-видимому, отражают большое сходство Восточной Гренландии с Новой Землей в отношении общей снежности, при несколько меньших проявлениях сильной ветренности. За это говорит большая отчетливость фиксируемых схемами Зейденфадена и Бекера зон снегового максимума, при менее яркой выраженности зон снегового минимума. Отчасти, впрочем (это относится к схемам Бекера), последняя может отражать и приуроченность анализируемых местообитаний к районам, по зональному положению более умеренным, чем район Маточкина Шара.

Отличные от Новой Земли особенности распределения растительности в сибирской Арктике в некоторой мере вскрываются нашими наблюдениями в центральной части Таймырского полуострова [Толмачев, 1932]. Определяющими интересующие нас отличия растительности таймырских тундр с новоземельской обстоятельствами являются, с одной стороны, меньшая ветренность таймырских зим, обуславливающая меньшую контрастность снегового покрова, и, с другой — общая малоснежность, приводящая к относительно быстрому схождению снега на всех участках тундры, в том числе и в местах, относительно благоприятных для обра-

зования более мощных снежников. Эти места располагаются в изученной нами части Таймыра на склонах западной экспозиции, поскольку, очевидно, выпадение большей части зимних осадков сопровождается восточными ветрами.

Как видим, относительно меньшая обдуваемость открытых пространств приводит к менее резкой выраженности зоны снегового минимума и соответственно к образованию в ее пределах полигональных тундр с достаточно обильной растительностью. Однако с переходом на склон увеличение мощности снегового покрова сразу дает себя знать, благоприятствуя как постепенному смыканию растительного покрова, так, в частности, и развитию менее приземистых форм кустарников. Но изменение мощности снегового покрова по мере спуска вниз по склону оказывается столь незначительным, что вплоть до подножия его мы не наблюдаем проявлений вредного влияния сокращения длительности бесснежного периода. Мы можем, правда, фиксировать некоторые запаздывание развития тех же растительных форм в нижней части склона по сравнению с верхней, но оно недостаточно для того, чтобы исключить возможность развития какой-либо из них. В результате на первый план выдвигаются изменения в увлажнении почвы, с которыми мы встречаемся, в частности, у подножия склона с переходом к равнинной тундре. Переход к болотистым тундрам равнины от рассеянно-кустарниковой тундры склонов совершается здесь без разграничения их какой-либо полосой, отличающейся общими затуханием растительной жизни. Иными словами, зона снегового максимума оказывается лишенной своей ботанической специфичности. В этом отношении таймырская тундра напоминает некоторые варианты (ближе нами не рассматривавшиеся) гораздо более умеренных по своему положению тундр Припечорья, где отмеченный нами внезапный «обрыв» зарослей ивняка не всегда имеет место. Зональная природа Таймыра проявляется здесь в других особенностях, обуславливаемых прежде всего ограниченной длительностью всего теплого периода (а не большей или меньшей краткостью бесснежной части его), т. е. общим подбором компонентов растительности, общей приземистостью слагающих ее форм и т. д. Быть может, малая вообще снежность сказывается при этом как фактор, ограничивающий развитие более высокорослых форм наличных видов кустарников.

Очевидно, что и в более высоких, как и в более умеренных по сравнению с районом Яму-тарида широтах мы встретились бы на Таймыре с формами чередования растительных сообществ, отличными от тех, которые фиксированы нами с большей детальностью для европейской Арктики, хотя отмечаемые там с такой яркостью закономерности и проявляются на Таймыре в известной степени, как бы в несколько затушеванном виде. Важнейшей отличительной чертой таймырской растительности, а вероятно, и вообще растительности малоснежных и относительно маловетренных частей Арктики, является менее выраженная зависимость распределения растительных сообществ от распределения снегов и обуславливаемых им местных изменений длительности бесснежного периода. В этих условиях зональные изменения растительности должны более непосредственно отражать особенности температурного режима соответствующих районов, и первенствующее значение таких факторов, как общая длительность теплого сезона и сумма тепла, получаемого поверхностью земли в течение этого сезона, должно отражаться растительностью континентальной Арктики наиболее резко.

Изложенными фактами и мыслями мы пытались осветить лишь некоторые закономерности изменений растительности Арктики, совершающиеся в тесной зависимости от ее физико-географических условий. Мы пытались вскрыть при этом существование довольно сложных взаимных связей, обуславливающих различное воздействие на жизнь растений одних и тех же физических факторов, в зависимости от изменяющихся в

пространстве их сочетаний; возможности сходного отражения растительностью противоположных по своей физической природе условий; наличие то постепенного, то скачкообразного изменения воздействия на растительность определенных физических факторов, в зависимости от особенностей самих растительных организмов, реагирующих по преимуществу то на одни, то на другие физические воздействия; наличие определенных закономерных связей между наблюдаемыми на больших пространствах зональными изменениями растительности и сменами растительных сообществ, происходящими на ограниченном протяжении, в зависимости от чисто локальных изменений среды; наконец, наличие в самом развитии растительности закономерностей, ограничивающих действенность имеющих весьма широкое значение в определенной зоне воздействий физико-географической среды, при переходе в другую зону.

Кроме того, сосредоточив основное внимание на выявлении значения в определении особенностей растительности Арктики факторов, действующих вне того периода, когда разворачиваются непосредственные проявления растительной жизни, мы стремились еще раз оттенить, сколь важно для понимания ее учитывать особенности обуславливающей ее географическую специфику физико-географической среды во всей ее совокупности, не пытаясь подменять широкое изучение условий существования растений в Арктике более легким технически, но не обеспечивающим действительного разрешения стоящих в этой области вопросов, изучением условий краткого арктического лета.

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ФЛОР СОВЕТСКОЙ АРКТИКИ

Основной вопрос, подлежащий разрешению в первую очередь, когда мы стремимся познать историю развития флор любой флористической области, где и когда первоначально сформировались флоры того типа, которым характеризуется данная флористическая область. Естественно поэтому, что, приступая к детализированному рассмотрению истории арктических флор, мы сосредоточиваем свое внимание прежде всего на освещении тех растений, которые с наибольшей долей вероятности могут рассматриваться как первичные, древнейшие их элементы, участвующие в сложении флор арктического типа со времени первоначального их становления.

Под флорами арктического типа (в широком смысле) мы понимаем флоры, включающие ряд элементов, специфичных для Арктической области, сочетающихся с элементами, общими для Арктики со смежными областями умеренного севера или с отдаленными высокогорными районами; при этом элементы арктические собственно и арктоальпийские занимают в типично выраженных арктических флорах преобладающее положение по сравнению с видами, общими для Арктики и смежных лесных областей.

Разумеется, мы не должны представлять себе древнейшие типы арктических флор как полностью воспроизводящие соотношения, характерные для современных флор этого типа. Однако признание той или иной флоры прошлого флорой арктического типа не может, конечно, не опираться на констатацию известного сходства ее композиции с теми флорами, которые мы обозначаем соответствующим термином в настоящее время. Было бы нелепо пытаться рассматривать в качестве арктических флор какие-либо древние флоры, не разделяющие с современными основных черт их сложения, в частности, наличия некоторого ядра собственно арктических элементов. Ошибку подобного рода допустил Стеффен [Steffen, 1937], когда, исходя из правильной констатации факта, что современные арктические флоры представляют различные сочетания арктических

элементов с элементами, общими для Арктики и смежных областей, в частности бореальными и гипоарктическими, он пытался утверждать, что последние столь же характерны для арктических флор, как -и собственно арктические. Он упустил при этом из виду, что для арктических флор (особенно для флор умеренной Арктики) характерно вообще наличие некоторой (часто обильной) прослойки гипоарктических и бореальных элементов, но последние никогда не являются определяющими их характер как флор арктических; они становятся компонентами флор арктического типа лишь с того момента, когда устанавливается их сочетание с арктическими элементами. Представить себе арктическую флору без арктических элементов, только как освобожденную из-под полога леса серию более мелкорослых бореальных видов, равносильно обесмыслению самого флористического представления об Арктике, подмене представления о сложном процессе становления арктических флор упрощенным представлением об обезлесении некогда одетых лесами пространств Севера и сопутствовавшем обеднении флор бореального типа.

Итак, наше внимание естественно сосредоточивается прежде всего на тех элементах, которыми обуславливается флористическая специфика Арктической области, — области, занятой флорами весьма своеобразного характера, глубоко отличными от флор других областей, не повторимыми за ее пределами.

Вопрос о времени формирования древнейших арктических флор решается различными авторами неодинаково. Господствовавшая еще недавно точка зрения, при которой арктические флоры рассматривались как результат послеледниковых миграций, приведших к заселению опустошенных великим оледенением пространств Крайнего Севера выходцами главным образом из высокогорных областей умеренного пояса, и отрицавшая тем самым всякую преемственность в развитии флор Арктики, существовавших до и после оледенения, в настоящее время признается большинством исследователей несостоятельной. Более или менее твердо установившимся можно считать теперь взгляд, что формирование арктических флор, стоя в причинной связи с климатическими изменениями, вызвавшими оледенение Севера, связано территориально с теми областями его, где явления оледенения или вовсе не имели места, или оледенение носило локализованный характер. Эта концепция, не отрицающая громадного значения проникновения на Север растений, развившихся первоначально в условиях высокогорья, в более умеренных широтах, предполагает признание преемственного хода развития флор в пределах самой Арктики от доледниковых времен до современной эпохи, а следовательно, и участия древнейших флор Крайнего Севера в формировании первичных элементов современной арктической флоры. Однако признавая в той или иной форме эти общие, принципиальные положения, разные авторы по-разному представляют себе время и место формирования древнейших арктических флор. Одни вместе с автором этих строк, не отрицая возможности существования в составе современных арктических флор отдельных видов, уже сложившихся в третичное время, приписывают арктическим флорам, как определенного характера комбинациям видов, четвертичный возраст и приурочивают первоначальное формирование их к не подвергавшимся сплошному оледенению областям Крайнего Севера, Азии и Америки, лежащим в пределах современной Арктики. Напротив, Стеффен, исходя из представлений Вегенера о перемещении полюсов, считает, что флоры арктического типа должны были сложиться еще в плиоцене в пределах Берингии, занимавшей в то время (по схеме Вегенера) околополярное положение.

Выбор объектов, которые должны бы были в наибольшей степени отвечать представлениям о первичных элементах арктической флоры, должен опираться прежде всего на данные систематики. Такие моменты, как степень морфологической обособленности определенных, характерных

для Арктики, растений от обитающих в других областях видов, являющаяся критерием относительной древности обособления данного вида или их группы, представляются особенно важными. В географическом отношении мы, при прочих равных условиях, отдаем предпочтение арктическим эндемам перед арктоальпийскими видами, поскольку арктическое (а не альпийское) происхождение первых можно заранее признать более вероятным. Из видов арктоальпийских более отвечают целям нашего исследования растения, обладающие в горах умеренного пояса узко локализованным распространением при широком распространении в Арктике, сообразно с чем альпийские их местонахождения с большой долей вероятности могут рассматриваться как вторичные в противовес первичной арктической части ареала.

Указанным требованиям особенно соответствует ряд северных злаков, в частности представители олиготипных и монотипных родов *Phippsia*, *Dupontia*, *Arctophila*, *Pleuropogon*, *Vahlodea*, распространение которых, как и ряда представителей других родов того же семейства, освещено Р. Ю. Рожевицем [1952]. Три первых рода, как и типичнейший представитель четвертого (*Pleuropogon sabinii*), вообще связаны в своем распространении с Арктикой, хотя отдельные местонахождения части видов известны и за пределами ее. В географическом отношении мы можем рассматривать оба вида *Phippsia*, *Arctophila*, *Dupontia* и *Pleuropogon sabinii* как более или менее целостную группу, хотя в деталях распространение их и различно. Все они широко распространены в Арктике, проникают в очень высокие широты, а порой даже преимущественно приурочены к ним. Присутствие в составе флор арктической Сибири, в меру их изученности, на всем протяжении от Югорского Шара до Чукотской Земли характерно для всех этих видов.

Совершенно иные черты распространения обнаруживает пятый из названных родов — *Vahlodea*. Это род берингийско-американский, один из двух тесно связанных друг с другом видов которого лишь крайними частями своего ареала заходит в Арктическую область. При этом, если представители четырех остальных родов большей частью выступают в качестве обычных растений, местами весьма характерных для определенных растительных группировок, и при соответствующих условиях местобитания порой становятся массовыми, в основном распространенная вне Арктики *Vahlodea atropurpurea* в Арктике собственно выступает как растение редкое, не характерное для ее растительных сообществ.

К таким растениям, как *Phippsia* и *Dupontia*, примыкают два четко обособленных вида рода *Poa* — *P. abbreviata* и *P. arctica* и два вида рода *Hierochloa* — *H. alpina* и *H. pauciflora*. По своему распространению они различны: *P. arctica* и *H. alpina* распространены очень широко в Арктике и проникают значительно за ее пределы; напротив, *H. pauciflora* и *P. abbreviata* (особенно последний) обладают более узкими ареалами, и лишь первый вид выходит за пределы Арктики, притом незначительно. Второй же, будучи растением исключительно арктическим, в большей степени, чем какой-либо другой представитель семейства злаков, обнаруживает в своем распространении преимущественную приуроченность к высокоарктическим районам.

К перечисленным злакам близко примыкает по характеру распространения группа близко родственных друг другу видов рода *Draba* (серия *Pilosae*), освещаемая в статье А. И. Толмачева [1952]. В данном случае мы имеем дело с четырьмя арктическими видами, из которых лишь один имеет изолированное местонахождение вне Арктики; но два из видов этой группы распространены вообще значительно уже, чем рассмотренные злаки. Относительно тесная связь между отдельными видами группы позволяет видеть в них, быть может, образования несколько более молодые, чем рассмотренные виды злаков, но серия *Pilosae*, взятая в целом, должна рассматриваться как выделившаяся достаточно давно.

Все рассматриваемые злаки (за исключением *Vahlodea*) и *Draba*, будучи характерными компонентами арктической флоры, отвечают представлению Толмачева [1932, 1935] об зоарктических ее элементах, т. е. о части древнего ядра арктической флоры, выработавшегося в пределах неоледеневавших пространств Арктики, в результате приспособительного — применительно к изменившимся условиям существования — изменения потомков растений, входивших в состав тех или иных флор Арктики третичного времени. Географически их объединяет преимущественная приуроченность к неоледеневавшим пространствам Крайнего Севера Азии и Америки, хотя многим из этих видов и свойственно более или менее значительное проникновение в области, подвергавшиеся сплошному оледенению. Характерно, что, встречаясь как в арктической Азии, так и в Америке, эти виды в массе не характерны для Берингии, а в районах, тяготеющих непосредственно к Берингову проливу и Берингову морю, часто отсутствуют. Их азиатские и американские местонахождения часто представляются оторванными друг от друга, однако в меру наличия связующих высокоарктические пространства Азии и Америки участков суши, подвергавшихся достаточно тщательному ботаническому исследованию; (например, о. Врангеля), находятся и некоторые связующие звенья между изолированными частями их ареалов.

Распространение преимущественно или всецело в Арктике, при значительной систематической обособленности, заставляет считать эти виды сложившимися в пределах Арктики, притом в довольно отдаленном прошлом, очевидно, не позднее первой половины ледникового периода. Возможно, что происхождение части видов относится даже к переходному времени от третичного к четвертичному периоду; что же касается ближайших предков этих видов, то мы вправе предполагать существование их в составе плиоценовых флор Арктики.

Отдельные виды этой группы успели приобрести в Арктике после оледенения циркумполярное или почти циркумполярное распространение. Однако более детальный анализ их ареалов приводит к убеждению, что это произошло лишь на относительно позднем этапе развития последних. Причем превращение распространения в циркумполярное должно рассматриваться как первичный процесс, а не как «восстановление» прежнего (доледникового) циркумполярного ареала. В этом убеждают следующие факты. Из всей серии рассматриваемых зоарктических видов ни один не обнаруживает таких черт распространения в Европе, которые могли бы подсказать предположение о наличии его на европейском севере до оледенения. В частности, проникновение за пределы Арктики, в высокогорные области, у видов данной группы имеет место только на востоке Азии или на западе Америки, т. е. в пределах горных стран, непосредственно примыкающих с юга к той области, крайний север которой соответствует представлению об Эоарктике. В горы Средней Европы, напротив, не проник ни один из видов группы, хотя широкое распространение части их в горах Скандинавии свидетельствует, что «европейские» условия не представляют никаких специфических препятствий для их расселения.

Еще более разительно отсутствие наших видов или лишь ничтожное продвижение к югу на Урале. В то время как множество арктических растений различных экологических типов широко распространилось по Уралу (примерами такого распространения могут служить, в частности, многие осоки, разобранные в статье В. И. Кречетовича [1952]), условия которого исключительно благоприятны для миграций растений арктического и высокогорного типа в меридиональном направлении, наши виды «не воспользовались» этим путем для расселения к югу. Едва ли это может быть объяснено иначе, как тем, что проникновение их в пространства, примыкающие к северной оконечности Урала, совершилось лишь относительно недавно. Отдельные виды (*Hierochloe pauciflora*, *Draba pilosa*) обладают к тому же такими западными и восточными пределам!!

распространения, которые объясняются лишь тем, что более узкая (приуроченная к Эоарктике собственно) область их распространения постепенно расширялась до последнего времени в результате их расселения к западу и востоку, определенный этап которого только и фиксируется современной западной и восточной границами их ареалов.

Приведенные до сих пор данные полностью согласуются с теми сообщениями, которые были изложены при первоначальном обосновании понятия об эоарктическом ядре арктической флоры [Толмачев, 1932—1935]. Но в некоторых отношениях нам приходится теперь дополнить и исправить нарисованную тогда картину. Это относится прежде всего к экологической характеристике эоарктических элементов. При первоначальном установлении представления о них мы фиксировали, что эоарктическая флора слагалась прежде всего из элементов, приспособленных к обитанию либо на наиболее обдуваемых, зимой почти бесснежных, участках, либо, напротив, способных выдерживать особенно длительное залеживание снежного покрова. Мы имели в виду, следовательно, в основном представителей местообитаний крайних звеньев экологического ряда, каковые в ледниковое время должны были получить особенное развитие. Этот взгляд позволял видеть в эоарктических элементах прежде всего потомков высокогорных растений третичной Арктики, спустившихся в низины и ставших в новых условиях компонентами плакорных растительных группировок. Из рассматриваемых растений таковы бесспорно: *Poa abbreviata*, *Draba subcapitata*, *Dr. barbata*, *Hierochloe alpina* (растения обдуваемых участков), виды *Phippisia*, отчасти *Pleuropogon sabinii* (растения, выносящие долгое залеживание снежников). Но наряду с ними мы видим и целый ряд видов, приуроченных к местообитаниям «среднего» типа. Таковы: *Dupontia fisheri*, *Poa arctica*, *Hierochloe pauciflora* — растения плоских сырых тундр, *Arctophila fulva* — обитатель поемных формаций по преимуществу. Их участие в сложении первичных арктических флор, т. е. их принадлежность к эоарктическим элементам флоры, не вызывает сомнений. Но было бы едва ли правильно представлять себе эти растения в качестве потомков горных растений третичной Арктики. Если правилен взгляд, что *H. pauciflora* представляет вид, отщепившийся от бореальной *H. odorata*, то, очевидно, мы должны допустить, что в плиоценовое время последняя встречалась в Арктике в сходных с теми условиями, в которых она обитает теперь в более низких широтах, т. е. на влажных луговинах, в кустарниках и т. п. Наличие подобных местообитаний в доледниковой Арктике сомнений не вызывает. Процесс становления *H. pauciflora* нам представляется как сопутствующий обезлесению Арктики и превращению прежних луговин в плоские, влажные моховые участки низинных тундр. В сходных условиях могло протекать и развитие *Poa arctica*, которая, однако, может быть и потомком горного растения. Что касается *Dupontia fisheri*, то из характерных для нее типов местообитаний первичными являются, быть может, приморские луговины. Она могла сложиться в качестве прибрежного растения у берегов Полярного бассейна еще в конце третичного периода, а позже, по мере развития тундровых формаций, распространиться широко, став компонентом болотисто-тундровых растительных группировок. Что касается, наконец, *Arctophila fulva*, то этот злак, по облику своему отнюдь не могущий считаться характерным арктическим растением, вероятно всего, является представителем растительности безлесных пойм, сложившимся еще до общего обезлесения Арктики, а затем распространившимся и по внепойменным пространствам, продолжая, однако, и по сие время оставаться характерным компонентом растительности речных долин.

Таким образом, древнее эоарктическое ядро арктической флоры представляется нам теперь более разнообразным в смысле экологической природы слагающих его видов, чем это казалось первоначально. А это, в свою очередь, заставляет сделать вывод о большей глубине и многообра-

зии связей современной арктической флоры с флорами третичной Арктики, давшими начало столь разнохарактерным ее элементам.

Нельзя не отметить, что не все виды, которые мы признаем теперь зоарктическими, проникают в высокоарктические районы нашей области. Условия современной Арктики не повсеместно благоприятны для части их. Мы знаем в то же время, что в эпоху наибольшего распространения ледников преемственное развитие флор арктического типа было обеспечено как раз в высокоарктических районах. И, очевидно, такие виды, как *Hierochloe pauciflora* или *Arctophila fulva* должны были находить в них необходимые условия для поддержания своего существования. Это подсказывает нам, с одной стороны, что растительность Арктики того времени включала и группировки, к которым приурочены такие виды, и, с другой — что общая климатическая обстановка высокой Арктики в эпоху максимального оледенения едва ли была намного более суровой, чем современная.

Большое значение для познания ранних этапов истории развития арктических флор имеет освещение элементов, специфически характерных для областей, примыкающих к северной части Тихого океана, т. е. так называемых берингийцев. Древность многих из видов этой группы вообще не вызывает сомнений. Напротив, спорным является вопрос об относительной древности их как элементов арктической флоры. Г. Стеффен [Steffen, 1937] склоняется к признанию их компонентами древнейших флор арктического типа, в то время как В. Б. Сочава [1933] и А. И. Толмачев [1932—1935] считают, что их развитие протекало в основном вне связи с арктическими флорами, в состав которых они вошли лишь в геологически новейшее время.

Берингийским элементам арктической флоры посвящена статья Н. А. Буша [1952] о видах секции *Cardaminella* рода *Cardamine*. Представители рода *Cardamine* произрастают на местообитаниях, защищенных зимой обильным снежным покровом и часто значительно увлажненных в летние месяцы. В отношении распространения все эти растения, кроме *Cardamine bellidifolia*, обладающей циркумполярным ареалом и широко распространенной и в высокоарктических районах, характеризуются более или менее узколокализованным распространением в пределах Арктики.

Нельзя не согласиться с утверждением Н. А. Буша, что берингийские *Cardaminella* представляют древнюю группу видов, развитие которой связано с условиями, довольно часто встречающимися в области северной части Тихого океана. Возраст отдельных видов группы установить труднее, но ясно, что в отличие от типично арктической *C. bellidifolia*, все эти виды в настоящее время не процветают, став редкими, реликтовыми растениями. В условиях Арктики, в частности, они чувствуют себя, очевидно, не в привычной обстановке, и их ареалы скорее можно рассматривать как деградирующие, нежели как прогрессивно развивающиеся. Местообитания берингийских видов *Cardamine* в Арктике не пользуются значительным распространением.

Учитывая эти обстоятельства, едва ли можно прийти к иному выводу, как к тому, что берингийская группа видов *Cardamine* складывалась в условиях, отличных от господствующих в современной арктической Берингии. Но этот вывод было бы трудно согласовать с представлением о Берингии как о древнейшей области формирования флор арктического типа, в которой условия для спокойного, преемственного развития потомков древних их элементов должны были бы быть налицо. Напротив, эти данные хорошо увязываются с представлением, что берингийские флоры длительно развивались в ином направлении, чем арктические, и флоры Северной Берингии приобрели арктический характер лишь недавно, в результате смешения уцелевших от прошлых эпох элементов берингийских

флор бореального типа с надвинувшейся с севера волной арктических элементов. При этом, естественно, древние берингийцы, будучи, по существу, бореальными растениями, в значительной части утратили свои прежние позиции, но еще удержались на отдельных местообитаниях (где «ни не были вытеснены более соответствующими новой климатической обстановке арктическими растениями») в ограниченном количестве особей. Такими именно растениями представляются нам берингийские *Cardamine*.

Широкое распространение *C. bellidifolia* позволяет противопоставить этот вид всем остальным северным представителям секции *Cardaminella*. Морфологические отличия также склоняют к признанию относительно древнего обособления его. По-видимому, в противовес собственно берингийской группе, *C. bellidifolia* — вид эоарктический, все развитие которого протекало под знаком приспособления к условиям сперва, быть может, безлесных возвышенностей, а позже — открытых растительных группировок обильно или умеренно (но не минимально) заснеженных пространств вполне обезлесенной Арктики. Вне всякого сомнения, вид этот давно широко расселился в пределах Арктики, что подчеркивается местами преимущественной приуроченностью его местонахождений к неоледеневавшим участкам, смежным с областями сплошного оледенения. Заселение последних этим видом не встречало, однако, препятствий в других случаях; предпосылкой же возможности его было, очевидно, давнишнее обитание *C. bellidifolia* на смежных неоледеневавших (или ранее освободившихся из-под льда) участках. Широкое распространение *C. bellidifolia* в горах юга Сибири должно отражать раннее расселение ее за пределы Арктики. По-видимому, в пределы Западной Евразии этот вид распространился раньше рассмотренных нами высокоарктических видов. За это говорит, в частности, широкое его распространение по Уралу, а также наличие близкого вида (вероятно, деривата *C. bellidifolia*) — *C. alpina* — в горах Средней Европы, куда предок его мог проникнуть либо с севера, либо с востока, мигрируя вдоль окраины ледникового щита рисского (или более раннего) времени.

Современные ареалы арктических растений не только обнаруживают различные особенности, обусловленные различным географическим и разновременным происхождением отдельных видов, разновременностью их распространения в пределах той или иной части области, влиянием различных топографических и экологических преград на расселение растений, но в ряде случаев отражают и те нарушения обстановки, благоприятной для существования растений, приспособленных к условиям Арктики, которые имели место в прошлом или существуют и в настоящее время. Следствием таких нарушений являются разрывы ареалов, наблюдаемые у большого количества видов в определенных частях циркумполярной области. Разрывы эти представляют большой интерес как отражение тех вторичных изменений, которые претерпело распространение многих растений арктической флоры отчасти в геологически весьма недавнем прошлом.

Прерывистое распространение обнаруживает в Арктике, в частности, целый ряд осок, анализу ареалов которых посвящена статья В. И. Кречетовича [1952]. Рассматриваемые им виды принадлежат к различным географическим типам. Но общим для них является отсутствие (в отдельных случаях неполное) на пространствах между Уралом и Енисеем, с одной стороны, Уралом и Скандинавией — с другой, т. е. изолированность уральской части ареала, охватывающей у некоторых видов также и Новую Землю.

Критерием значительной древности большинства рассматриваемых видов может служить, помимо чисто систематических данных, их широкое распространение в заенисейской Сибири и Америке, а часто и в пределах Арктики, где некоторые виды (например, *Carex misandra*, *C. saxatilis*) обнаруживают черты распространения, наиболее сходные с уже знакомы-

ми нам по примеру *Cardamine bellidifolia*. В экологическом отношении общая для рассматриваемых видов связь с каменистыми грунтами, в отношении же увлажненности местообитаний и защищенности их снежным покровом в зимнее время они не представляют единообразной картины.

То что современные условия арктической Западной Сибири и припечорских тундр для большинства этих видов мало благоприятны (слишком мало подходящих местообитаний), сомнений не вызывает, как и относительно большая благоприятность для них условий Урала и Новой Земли. Но этим можно объяснить лишь невозможность однажды утраченной связи между основной частью их ареалов и приуроченными к Уралу и Новой Земле местонахождениями. Каковы же те причины, которые могли способствовать проникновению наших видов на Урал в одну из прошедших эпох, сохранение их на Урале до наших дней и исчезновение в низинных пространствах по одну или по обе стороны от Урала?

Для некоторых видов, распространенных, кроме Урала, исключительно в заенисейской Сибири (с Алтаем) или также и в Северной Америке (но в Европе отсутствующих), а в Арктике ограниченных преимущественно относительно умеренными широтами (*C. sabyensis*, *C. amblyorhyncha*, *C. williamsii* и др.), отсутствие в тундрах Западной Сибири может быть и первичным явлением, ибо можно допустить распространение их на Урал со стороны Алтая или Среднесибирского нагорья вдоль окраины ледникового щита, покрывавшего север Западной Сибири во время максимального оледенения. Проникнув на Урал первоначально вблизи 60-й параллели, виды эти могли затем расселиться вдоль него к северу. Для их же расселения к востоку и к западу от Урала не было экологических предпосылок, а вымирание в зоне 60-й параллели в пределах Западно-Сибирской низменности оказалось предрешенным изменениями зональных соотношений после оледенения.

Едва ли правильно было бы распространить это толкование полностью и на такие виды, как *C. saxatilis*, *C. rupestris*, *C. misandra*, для которых естественно допустить, что они некогда произрастали в области между Енисеем и Полярным Уралом. Пока нам трудно, однако, указать конкретную причину, которая могла вызвать их исчезновение здесь. Возможно (если распространение на Урал совершилось до оледенения), оледенение, может быть, сужение тундровой зоны, вследствие затопления морем окраин материка или — что может быть более вероятно — под влиянием временного надвигания северной окраины лесов на тундру, при котором и характер самих тундр должен был измениться в сторону максимального сокращения открытых группировок, с коими связаны в основном наши виды. Условия Урала не могли не быть во всех этих отношениях гораздо более благоприятными для их сохранения.

Одна из интереснейших черт ареалов многих рассматриваемых видов, указывающая на древность присутствия их на Урале, — это локализованность их местонахождений в пределах последнего. Назовем в качестве примеров *C. sabinensis*, *C. melanocarpa*, *C. williamsii*, *C. fuscidula*. С одной стороны, мы видим, что многие из рассматриваемых видов встречаются на Урале под 60-й параллелью и к югу от нее, т. е. в районах, вовсе не подвергавшихся оледенению, но ныне не связанных с более северными высокогорными участками, что заставляет считать вероятным, что в эпоху максимального оледенения Русской равнины и Западной Сибири они уже встречались на Урале. Но наряду с этим внимание наше привлекает и участок от горы Сабли на юге примерно до Полярного круга на севере. Именно здесь наши осоки представлены наиболее полно, причем некоторые виды обнаружены лишь в единичных местонахождениях. Данная часть Уральского хребта подвергалась весьма интенсивному и притом повторному оледенению. Но характер его, в частности в эпоху последнего оледенения, еще не выяснен с исчерпывающей полнотой. И то, что здесь мы имеем как бы очаг сосредоточения арктоальпийских видов, причем

многие из них обнаруживают прерывистое распространение и в пределах самого Урала (одни местонахождения примерно под 60°, другие — между 65 и 66°30' с. ш.), заставляет нас поставить вопрос: не было ли последнее оледенение Приполярного Урала неполным и не имелось ли в его пределах «убежища», обеспечившего переживание арктоальпийских элементов, расселившихся вдоль хребта после более раннего (сплошного) оледенения?

Разрывы ареалов видов, встречающихся, кроме Урала, и в Северо-Западной Европе, отделяющие уральские местонахождения от фенноскандинавских, образовались, вероятно, относительно недавно. За это говорит, в частности, наличие разрозненных местонахождений отдельных видов осок в промежуточной области, притом в районах, подвергавшихся последнему оледенению и позднечетвертичному затоплению морем. Быть может, решающую роль в разрушении целостности их ареалов сыграло здесь недавнее продвижение лесов на тундру (с неизбежно сопутствовавшим ему изменением характера и самих тундровых формаций), признаки которого повсюду отмечаются у нас.

Что касается времени проникновения на Урал видов, характерных для приатлантического севера (отсутствующих и в Сибири, и в западных частях Америки) — *C. atrata*, *C. grahamii*, *C. adelostoma*, то отсутствие их в умеренной части Северного Урала, вовсе не подвергавшейся оледенению, может, по-видимому, истолковываться как показатель проникновения на Урал в относительно более позднее время, чем время появления на нем видов восточного происхождения. С другой стороны, локализация уральских местонахождений всех трех названных видов между 65-й параллелью и Полярным кругом подсказывает нам, что они, вероятно, уже были здесь в последнюю ледниковую эпоху и ареалы их испытали на себе те же воздействия последнего оледенения, как и ареалы более древних обитателей хребта.

Интересно, что на Новой Земле представлены виды только одной из рассматриваемых В. И. Кречетовичем географических групп, причем, не обнаруживая никакой специфической приуроченности к определенным частям ее, эти виды (*C. misandra*, *C. saxatilis*, *C. rupestris*) обладают и наиболее универсальным распространением на Урале. Эти черты можно рассматривать как показатели наибольших, по сравнению с остальными видами, потенциалов к расселению в современных условиях, т. е. высокой мобильности их ареалов. Таким образом, присутствие этих видов на Новой Земле легко объясняется недавним (последледниковым в широком смысле) проникновением их с юга, со стороны Приполярного Урала. В то же время стоит подчеркнуть, что близость к Уралу была тем важным обстоятельством, благодаря которому волна переселенцев, заселивших Новую Землю с юга, сыгравшая основную роль в формировании ее флоры, могла включать, наряду с широко и непрерывно распространенными в ближайших частях северной Евразии видами, и формы, локализовавшиеся в свое время в пределах Уральского хребта. Поэтому появление на Новой Земле видов, как бы оторванных от основных областей своего распространения, могло быть следствием связанности ее (через Вайгач и Пай-хой) с Уралом, служившим для них убежищем в менее благоприятные для их распространения эпохи.

На примере распространения сборного вида *Arenaria graminifolia*, изученного Е. А. Селивановой-Городковой [1952], мы видим отражение позднейших процессов обогащения арктической флоры за счет элементов бореальных флор, приуроченных к таким местообитаниям, которые имеются налицо и в тундровой зоне; при этом, как мы видим, специфические условия, Арктики, несмотря на, очевидно, недавнее проникновение в нее исследуемых растений, успели наложить свой отпечаток на морфологию тундровой формы цикла — *A. polaris*, еще связанной переходами с родоначальной борезельной формой.

ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ АРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ И ИСТОРИЯ ЕЕ РАЗВИТИЯ

Арктическая флора представляет своеобразный, исторически сложившийся комплекс видов, экологически близких друг к другу, главным образом по способности довольствоваться минимальным количеством тепла при малой продолжительности теплого времени года. По составу слагающих ее элементов (генетических) и по соотношениям между ними она представляет комплекс, не повторяющийся где-либо за пределами Арктики, отличный от всех других флористических комплексов, существующих на Земле.

Представление об арктической флоре неотделимо от представления об арктической флористической области. Выделение последней, как одного из основных подразделений Голарктического флористического царства, вполне оправдано, поскольку решающее значение для оценки значимости определенной единицы флористического районирования имеет не степень обособленности состава данной флоры от других флор (количество эндемичных форм и групп, их таксономический ранг), а своеобразная направленность развития данной флоры, ставящая ее особняком в ряду других флор. Относительная же молодость арктической флоры отражается умеренной систематической обособленностью ее компонентов, ясностью их связей с компонентами других флор. Но это не понижает значения своеобразия их сочетаний, определяющего самобытное «лицо» флоры.

Многие характерные компоненты арктической флоры широко распространены за пределами Арктики, отражая своим распространением генетические связи арктической флоры с другими флористическими комплексами. Подобие их состава составу арктической флоры может быть значительным. Но наличие в них иных соотношений менаду генетическими элементами флоры, различных специфических связей с другими флорами исключает возможность рассматривать их как какие-либо «варианты» арктической флоры, территориально оторванные от Арктической области. Так, гольцовые флоры Восточной Сибири и Дальнего Востока являются неотъемлемой частью комплексов флор Бореальной и Восточно-Азиатской флористических областей, высокогорная флора Судет — флоры Средне-Европейской области и т. п.

Возраст арктической флоры (как флористического комплекса) не может быть старше возраста Арктики как области, характеризующейся определенными условиями среды, определяющими общий характер растительного покрова и направленность развития флоры. Возраст флоры может (и должен) не совпадать с возрастом отдельных генетических элементов флоры, отчасти, несомненно, более древних, чем то сочетание их, которое характеризует арктическую флору.

Характер палеогеновых флор северной полярной области при очевидности того, что они произрастали именно под теми широтами, под которыми погребены их остатки, исключает предположения о существовании где-либо на Земле в течение палеогена флоры арктического типа. Но этим не исключается возможность очень древнего формирования некоторых исходных элементов современной арктической флоры, как компонентов интразональных растительных группировок раннетретичного времени, и особенно — как компонентов горных флор, которые могли, начиная с очень отдаленного прошлого, формироваться в разных частях Голарктики, не исключая и высокоширотных ее окраин.

Совершенная недостаточность данных о характере и составе флоры Северной полярной области в течение неогена не позволяет опереться на них в суждениях о времени первоначального развития высокоширотной безлесной области, которая могла стать местом развития древнейшей

флоры арктического типа. Гипотеза Кеппена — Вегенера о перемещении полюсов, приурочивавшая положение Северного полюса в плиоцене к области, близкой к Берингову проливу, не принимается современной геологией. Развивавшие ее гипотезы Стеффена и др. [Steffen, 1937] о первоначальном формировании флоры арктического типа в плиоцене в Берингийской области лишаются своей теоретической базы. Имеющиеся данные о развитии флоры Берингии, доказывая относительно длительное сохранение в ее пределах флоры более умеренного типа, также не позволяют предполагать, что эта область служила местом первоначального формирования арктической флоры в геологически отдаленное время.

Вывод об относительной древности ряда элементов современной арктической флоры не требует признания соответствующей древности самой арктической флоры, в состав которой они входят наряду с другими более молодыми элементами. Как и любая другая флора, арктическая флора гетерогенна по своему составу, объединяя элементы, разновозрастные по времени своего развития, различные по географическому происхождению, по своим флорогенетическим и биоценологическим связям.

Арктика как ландшафтная область современного типа (безлесная область с очень прохладным летом и продолжительной зимой, значительно выраженной ролью снега и льда в комплексе физико-географических факторов) оформилась в геологически новейшее время — на грани между плиоценом и антропогеном, или в начале последнего. Это время и надо признать временем первоначального развития арктической флоры современного типа.

Флора арктического типа складывалась первоначально в более высокоширотной части современной арктической области. Развитию ее благоприятствовала большая, чем в настоящее время, целостность суши под высокими широтами в ранчетвертичное время.

Конкретизация представления о том, какие участки современной арктической суши входили в состав области первоначального развития флоры арктического типа, затруднена преобразованиями, которые претерпел лик Земли в четвертичное время, в частности, в связи и под прямым влиянием мощных оледенений. Но мы можем во всяком случае утверждать, что значительные высокоширотные пространства азиатской и американской Арктики входили в состав территории, на которой формировалась древнейшая флора арктического типа. Территория эта не была резко обособлена от горных стран северо-востока Азии и северо-запада Америки. Вопрос о вхождении в состав древнейшей области развития арктической флоры высокоширотных районов приатлантической Арктики пока остается открытым. Теоретически оно вероятно.

Узловое значение имеет вывод об автохтонном развитии арктической флоры. В своей основе эта флора сложилась на месте, а не заселила Арктику извне, будучи в большей или меньшей степени уже сформировавшимся комплексом.

Четвертичные оледенения сыграли выдающуюся роль в формировании арктической флоры как целого и в развитии флор отдельных частей Арктики. Но роль их, в частности, как фактора прямого уничтожения флоры, применительно к Арктике не должна переоцениваться. Твердо установлено, что значительные пространства арктической суши не покрывались льдами в течение всего ледникового периода. Нет прямых доказательств и того, что климатические условия не покрывавшихся льдами высокоширотных пространств были во времена оледенений значительно суровее, чем современные.

Воздействие оледенений и синхронных им изменений климата на развитие арктической флоры было в большей степени преобразующим, чем разрушительным. В определенной степени оледенения способствовали развитию арктической флоры, оформлению целостности ее как эколого-географического комплекса. Они значительно способствовали обогащению

состава арктической флоры за счет иммиграции элементов инорайонного происхождения.

Отдельные части Арктики (и Субарктики) подвергались полному или почти полному опустошению оледенениями. Это поставило области сплошного (и почти сплошного) оледенения в условия, противоположные условиям неоледеневавших пространств Арктики в отношении дальнейшего развития их флоры.

Тезис об узловом значении неоледеневавших пространств Арктики как области непрерывного развития флоры арктического типа в течение всего четвертичного времени ни в какой степени не поколеблен критикой так называемой теории переживания на нунатаках. Чем бы ни было обусловлено произрастание определенных арктоальпийских растений на локализованных участках земной поверхности в окружении или по смежеству с областями сплошного оледенения, в отношении Арктики остается твердо установленным, что: а) обширные пространства высокоширотной суши не подвергались оледенению; б) пространства эти не могли оставаться не заселенными растениями; в) флора, существовавшая на них во время оледенения смежных (в значительной части несколько южнее расположенных) пространств, могла быть только флорой арктического типа.

Автохтонное ядро (эоарктический элемент) арктической флоры объединяет растения, разнохарактерные по своим биоценотическим и экологическим связям. Значительная часть их генетически связана с горными условиями. В их ряду выделяется группа видов, приспособленных к перенесению зимних холодов в условиях минимального укрытия снегом и поэтому могущих в наиболее полной мере использовать непродолжительный теплый сезон, что благоприятно для произрастания под наиболее высокими широтами (*Poa abbreviata*, некоторые *Draba*, *Sieversia glacialis*, возможно, *Papaver radicum*, некоторые *Potentilla*, *Carex*, *Luzula*); другая группа связана с противоположными условиями наиболее снежных местообитаний и приспособленностью к предельному сокращению используемого для вегетации времени даже в пределах короткого арктического лета (*Phippsia algida*, *Ph. concinna*, *Cardamine bellidifolia*, *Ranunculus pygmaeus*, *JR. sabinii*, *Saxifraga rivularis*, в меньшей степени *Pedicularis hirsuta* и др.). Предки обеих групп должны уже были существовать в неогеновой Арктике, в качестве растений скал, каменистых россыпей, мест снежных забоев по горным склонам и т. п.

К числу древнейших компонентов арктической флоры относятся некоторые растения «промежуточных» по условиям снежности местообитаний — дериваты лугово-болотных формаций (*Poa arctica*, *Pleuropogon sabinii*, *Arctophila fulva*, некоторые осоки, *Hierochloe pauciflora*, *Ranunculus hyperboreum* и его сородичи), сухих прогалин и кустарниковых зарослей (различные ивы, особенно *Salix polaris*, *Cassiope tetragona*, *C. hypnoides*, *Pedicularis capitata* и пр.). В условиях постепенного охлаждения морских побережий, в связи с установлением ледовитости Полярного бассейна, на основе компонентов древних солонцеватых лугов, сформировались, вероятно, немногочисленные типы собственно арктических (облигатных и факультативных) галофитов (*Puccinellia angustata*, *Carex ursina*, *Dupontia fisheri* и немногие др.).

Эоарктические виды растений представляют полностью продукт развития на месте — в пределах Арктики. Но этим не пренебрегается вопрос об арктическом происхождении родов и секций, к которым они относятся. Несмотря на свою относительную древность, эоарктические виды не являются реликтами, представляя продукт формообразования в условиях, сходных с современными, и процветая в современную эпоху. Будучи производными неогеновой флоры высокоширотной области, они не являются ее пережитками.

Количество имеющихся в составе арктической флоры третичных реликтов очень невелико. В сложении растительных группировок, харак-

терных для Арктики, они не играют никакой роли. Неизменными пережитками флоры, существовавшей в Арктике до ее обезлесения, могут, по-видимому, считаться некоторые виды папоротников (*Cystopteris fragilis*, *Dryopteris fragrans*), может быть немногочисленные другие растения. Часть относительно древних лесных элементов (например, *Linnaea borealis*) должна рассматриваться в условиях современной Арктики как молодые компоненты ее флоры.

Состав арктической флоры, уже сформировавшейся в своей основе, подвергся с течением времени значительному обогащению. Оно шло отчасти за счет дифференциации некоторых автохтонных элементов, отчасти (в большем количестве) за счет иммиграции видов внеарктического происхождения, часть которых, в свою очередь, дала начало в пределах Арктики новым производным. Миграционными (не автохтонными) элементами флоры Арктики являются все альпигенные арктоальпийские элементы (многочисленные виды *Saxifraga*, *Trisetum spicatum* и некоторые другие злаки, *Oxyria*, большинство *Gentiana*, *Primula*, *Androsace*, частично *Astragalus* и *Oxytropis*, некоторые *Ranunculus*, виды *Anemone* и пр.). По своему происхождению они связаны с горными странами различных частей северного полушария, в наиболее значительной части — с горами Азии.

К собственно арктоальпийским растениям тяготеют элементы, генетически связанные с нагорно-степными ландшафтами Азии, внедрившиеся в состав арктической флоры в неизменном или почти неизменном состоянии (виды *Cobresia*, некоторые *Oxytropis*, *Festuca*, *Potentilla*, *Artemisia*). К этой группе, в свою очередь, примыкают некоторые скально-степные и лугово-степные элементы азиатского происхождения (*Oxytropis* типа *uzalensis*, некоторые *Potentilla*, *Cerastium arvense*, *C. maximum*, *Lychnis sibirica* s. l., некоторые другие гвоздичные, *Thlaspi cochleariforme*, *Myosotis* типа *alpestris*, *Papaver* типа *nudicaule*).

Большое влияние на формирование современной арктической флоры оказали некоторые колебания полярного предела лесов и связанные с этим изменения в географическом распространении растений, генетически связанных с лесной средой. Часть этих растений, внедрившись в пределы Арктики относительно давно (возможно, в одну из межледниковых эпох), дала здесь начало своеобразно преобразованным формам (*Ledum decumbens*, *Pyrola grandiflora*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *Lycopodium apr&essum*). Другие, продвинувшиеся к северу в более позднюю фазу экспансии лесной растительности, с тех пор не изменились, а распространение их приурочено к пространствам, относительно близко примыкающим к современной границе леса (многие осоки, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, *Lycopodium clavatum* и др.).

Климатические колебания, нашедшие наиболее яркое выражение в изменении положения полярной границы лесов, наложили и иной отпечаток на развитие арктической флоры. В частности, экспансия лесных (л сопутствующих им) формаций привела к большому сокращению пригодных для произрастания части собственно арктических растений местобитаний в умеренных частях Арктики. Там, где суша простирается недалеко к северу, это привело к «разрыву» ряда ареалов. Флора прибрежных формаций в более теплые эпохи обогащалась галофильными растениями неарктического происхождения, а в более холодные эпохи ареалы их расчленились и т. д.

Констатируя в составе арктической флоры элементы, различные по своим экологическим и флорогенетическим (географическим) связям, мы не должны представлять себе каждый характеризуемый по таюш связям генетический элемент флоры Арктики образованием одновозрастным как в отношении возраста самих видов, так и времени первоначального их (или их предков) появления на территории Арктики. Несомненно, сходные по своему характеру процессы миграций и дифференциации ареалов растений осуществлялись в течение четвертичного периода повторно. И в соста-

ве современной арктической флоры мы наряду с ее автохтонным ядром и его прямыми производными имеем несколько «волн» элементов инорайонного происхождения, повторно внедрявшихся в Арктику в благоприятствовавшие своими условиями их расселению эпохи. Разновременность появления в Арктике подобных по своим флорогенетическим связям растений отражается весьма различным характером их распространения в пределах Арктики, разной степенью их систематической дифференциации и многими другими признаками.

Наметив некоторые основные вехи процесса формирования и развития арктической флоры, мы должны в заключение остановиться на нерешенных проблемах ее генезиса и примерно наметить направление дальнейших исследований, призванных решить их. Сосредоточиваем внимание на нескольких вопросах первостепенной важности.

а. Изучение позднечетвертичной истории флоры и растительности Северной полярной области. Как происходила постепенная деградация арктической лесной растительности и флоры под высокими широтами? Какие преобразования претерпел растительный покров Арктики за время от разрушения арктических лесов до установления повсеместного господства тундр и арктических пустынь?

Восстановить эту историю, опираясь только на косвенные доказательства, едва ли возможно. Нужны палеоботанические факты. Наиболее вероятно, что прямые свидетельства того, какие фазы прошло развитие растительного покрова приполярной области на пути от распада арктических лесов до полного обезлесения, будут получены в результате палинологических исследований.

б. Тщательное изучение ареалов всех видов современной арктической флоры с картированием их. В связи с этим необходимо заполнение некоторых наиболее существенных пробелов в наших знаниях о составе флоры определенных частей Арктики. В пределах СССР наиболее перспективно изучение следующих районов: восточное побережье Таймыра, район бухты Нордкин и хр. Прончищева, Яно-Индигирское междуречье, северо-запад Чукотской земли. Надо разобраться и в закономерностях распространения растений в Арктике на обновленной фактической основе; установить наличие подлинных дизъюнкций ареалов, отграничив их от кажущихся разрывов, обусловленных неполнотой знаний.

в. Углубление знаний о флорогенетических связях арктической флоры, в частности, о ее связях с высокогорными флорами умеренного пояса. Изучение этих связей предполагает существенное уточнение знаний о современном распространении арктоальпийских растений и тщательное изучение филогенетических отношений между видами и группами видов. При реконструкции миграционных связей необходимо конкретизировать представления о времени и месте их, не ограничиваясь общими соображениями о направленности миграций.

Особенного внимания заслуживает вопрос о параллелизме формообразования в Арктике и в высокогорных районах, как возможном пути образования очень сходных производных от общих невысокогорных (и не арктических) предков без участия арктоальпийских миграций (арктоальпийская дифференциация).

г. В связи с вопросом о взаимоотношениях арктической флоры и высокогорных флор Сибири и Центральной Азии особенное значение приобретает изучение флоры высокогорий субарктической Сибири, в особенности северо-западной части Среднесибирского плато и Верхоянско-Кодымской горной страны. До тех пор, пока флора этих районов не изучена сколько-нибудь удовлетворительно, некоторые исторические связи арктической флоры не получают должного освещения.

д. Быть может решающее значение для углубления знаний об истории арктической флоры имеет на данном этапе изучение экологии растений Арктики. Работы, проведенные в связи с обоснованием и критикой так

называемой теории переживания на нунатаках, показали, какое исключительное значение для понимания современного распространения растений на Крайнем Севере имеет всесторонний учет экологических данных. В дальнейших исследованиях необходимо, наряду с освещением климатических и эдафических связей растений, обратить внимание и на их биотические связи, знание которых может объяснить некоторые явления распространения растений в Арктике.

Необходимо подчеркнуть порочность часто практикуемого при анализе истории флор противопоставления друг другу экологических и исторических факторов распространения растений. История вида на любом ее этапе не может быть понята без учета его экологии. Но и экологические факторы приобретают различное значение в зависимости от исторической обстановки, от изменений общеклиматических условий и иных предпосылок расселения и натурализации видов. Сами же экологические связи каждого вида представляют нечто сложившееся исторически. Только соединение экологического подхода к истории флоры и развития ее элементов с историческим подходом к экологии растений может обеспечить понимание сложных явлений географического распространения растений и флорогенеза.

АВТОХТОННОЕ ЯДРО АРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ И ЕЕ СВЯЗИ С ВЫСОКОГОРНЫМИ ФЛОРАМИ СЕВЕРНОЙ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

Арктическая флора современного типа представляет сравнительно молодое образование. В палеогене вся современная северная полярная область была заселена богатой лесной флорой, ведущие компоненты которой были относительно теплолюбивы. Это так называемая аркто-третичная флора, или лучше арктотретичный флористический комплекс. Существование во время его процветания в пределах Арктики хотя бы фрагментов флоры, преобразовавшейся в дальнейшем в современную арктическую флору, мало вероятно.

Заманчивое с первого взгляда допущение, что существование аркто-третичных флор было обусловлено иным, чем современное, расположением Северного полюса, отпадает, поскольку ископаемые остатки флор однородного типа размещены во всех секторах высокоширотной области, образуя как бы кольцо вокруг полюса. Значительное общее изменение термических условий внутритропических областей северного полушария после раннетретичного времени нельзя отрицать. Условий, соответствующих современным условиям существования арктической флоры, в раннетретичное время нигде не было. Они сложились только в более позднее время геологической истории Земли.

Большинство характерных для современной арктической флоры групп растений более высокого таксономического ранга не арктогенно по своему происхождению. Крупные роды представлены в Арктике большей частью обособленно стоящими видами или тесными группами ближайше родственных видов. Арктический эндемизм — явление довольно молодое. Он представлен таксономическими единицами невысокого ранга (виды и подвиды, серии близкородственных видов, самое большое и редко — молодые олиготипные роды).

Предположение о первоначальном формировании арктической флоры в плиоцене в области современного Берингова моря, отстаивавшееся, в частности, Г. Стеффеном [Steffen, 1937], не дает удовлетворительного решения вопроса о ее происхождении. С отказом от постулата о расположении Северного полюса в соответствующее время в Берингийской области

гипотеза Стеффена лишается своей основной теоретической базы. Но она не объясняет и характера распространения многих древнейших компонентов арктической флоры, значительная часть которых чужда или почти чужда собственно Берингии, а относительно далекое проникновение к югу других именно в притихоокеанских частях северной суши легко объясняется мощным развитием у побережий Тихого океана горных хребтов, представляющих почти непрерывные системы поднятий. Область Берингова моря отнюдь не выделяется особым богатством арктическими видами. Довольно высокий уровень богатства ее флор обусловлен смешением арктических элементов со значительным числом пережитков флор умеренного типа (в том числе несомненных третичных реликтов), сохранение которых в течение особо длительного времени в собственно арктических условиях мало вероятно и скорее указывает на то, что пространства, непосредственно тяготеющие к Берингову морю, приобрели арктический характер лишь относительно недавно.

В течение неогена имело место общее изменение климатов внетропических областей северного полушария в сторону похолодания. В области, близкой к полюсу, охлаждение достигло к концу третичного периода такой степени, что неизбежным стало не только полное вымирание аркто-третичной флоры, но и вообще продолжение развития каких-либо лесных флор стало невозможным. Условия, исключающие возможность их существования, установились, надо думать, ранее всего на наиболее выдающихся к северу участках суши и на расположенных в приполярной области возвышенностях.

Возникновение отдельных элементов автохтонной арктической флоры должно было произойти уже в позднем неогене. Но это не является свидетельством неогенового возраста арктической флоры. Ее возникновение предполагает в качестве условия образование целостного, достаточно обширного безлесного пространства, на котором возникшие в разных местах и на различного типа местообитаниях криофильные виды могли бы перемешаться друг с другом и, распределившись по разным местообитаниям и образовав различные растительные группировки, создать целостный флористический комплекс нового типа.

Соответствующие условия едва ли могли сложиться раньше конца плиоцена — начала плейстоцена, чем и определяется вероятный возраст арктической флоры как комплекса элементов. Дальнейшее развитие арктической флоры падает на четвертичный период. Хотя его продолжительность (около 1 млн. лет) и выглядит незначительной в плане геологического летоисчисления, абсолютно она не настолько мала, чтобы преобразования флоры за послетретичное время (дальнейшее развитие арктических групп растений, формирование новых видов, расширение и сужение ареалов) были необъяснимы, тем более, что в обширной части Арктической области развитие флор в течение всего четвертичного периода протекало непрерывно.

Древнее автохтонное ядро арктической флоры (эоарктические элементы флоры) было образовано видами, непосредственно или в лице своих ближайших предков уже существовавшими в Арктике в конце третичного периода, но игравшими в составе флор и растительности того времени лишь подчиненную роль. Это были, в частности, растения безлесных горных вершин; растения крутых, лишенных как лесной растительности, так и сомкнутого ковра трав горных склонов; сырых и холодных, лишенных древесной растительности болотных местообитаний; открытых, более или менее засоленных прибрежных равнин.

Генетически связаны с безлесными горными ландшафтами прежде всего представители двух в некоторых отношениях противоположных друг другу экологических групп растений: произраставших на открытых, ветреных, зимой почти лишенных снежного покрова вершинах гор и холмов (виды типа *Poa abbreviata*, *Draba subcapitata*, *D. macrocarpa*, *Luzula*

confusa и т. д.); обитатели наиболее снежных, поздно оттаивающих участков, хорошо защищенных зимой, но лишь на краткий срок свободных от снега и постоянно охлаждаемых талыми водами (оба вида *Phippsia*, *Ranunculus pygmaeus*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga rivularis* s. l. и др.).

К древним арктогенным горным элементам относятся и некоторые другие растения, занимающие по их отношению к мощности снежного покрова промежуточное положение (*Salix polaris*, *Sieversia glacialis*, *Pedicularis hirsuta*, *P. capitata*, *P. lanata* s. l., *Draba oblongata*, *D. micropetala*, *D. pilosa*, *Cassiope tetragona*, *C. hypnoides*, *Potentilla emarginata*, *Ranunculus nivalis*, *R. sabinii* и многие др.).

С безлесными, но не обязательно лежавшими выгае климатического предела древесной растительности каменистыми склонами, вероятно, искони были связаны некоторые виды *Draba* (в частности, из родства *D. hirta*, *D. cinerea*), *Saxifraga* и др.

Первоначально связанными с болотами или болотистыми лугами растениями могли быть *Poa arctica*, *Hierochloe pauciflora*, *Arctophila fulva*, некоторые осоки, вероятно, некоторые карликовые ивы (например, *Salix reptans*, возможно *Dupontia fisheri* (s. l.)). В качестве эоарктических прибрежных галофитов следует рассматривать прежде всего *Puccinellia angustata*, *Carex ursina*, *Potentilla pulchella*, *Cochlearia groenlandica*.

Видовой состав эоарктической флоры был первоначально относительно беден. Вследствие этого любое расширение безлесного околополярного пространства создавало благоприятные предпосылки для широкого расселения имевшихся в Арктике видов. И многие эоарктические виды в результате этого достигли циркумполярного распространения. Климатическая дифференциация Арктической области, как и пестрота эдафических условий, могла в ряде случаев ограничивать, замедлять расселение растений, но едва ли делала его невозможным.

Несмотря на то, что Арктика никогда не представляла территории, топографически обособленной от смежных областей, развитие ее флоры протекало в обстановке относительной изоляции. Последняя была обусловлена биоценотическими условиями — сплошным характером северной лесной зоны. Чем интенсивней была развита лесная растительность умеренного пояса, тем резче проявлялась изоляция арктической флоры. Более активные флористические взаимоотношения с умеренно северными областями могли создаваться лишь там, где настоящая тайга (в частности, темнохвойная тайга) замещалась более разреженными лесами (на севере Азии представленными* широко распространившимися в четвертичное время лиственничниками), а в особенности там, где безлесная Арктическая область находилась в непосредственном контакте с безлесными же горами.

Позднейшее развитие арктической флоры тесно связано с многообразными явлениями ледникового периода. Обширное пространство в пределах Арктики оставалось в течение всего этого времени не затронутым оледенением или покрывалось льдами лишь частично, в силу чего условия, благоприятные для развития флоры арктического типа, сохранялись непрерывно. Но значительные пространства циркумполярной высокоширотной области были начисто опустошены мощным развитием ледниковых покровов. Понижение летних температур в непосредственной близости к окраинам ледниковых щитов и значительное снижение высотного предела лесов в горах создавали при этом условия, благоприятствовавшие широкому распространению криофильных растений в умеренных широтах.

Благоприятные условия для обмена элементами флор между Арктикой и горами умеренного пояса установились особенно в Сибири (между Енисеем и Охотским морем). Они сводились к следующему: 1) наличие с лавних пор существующих горных стран в Центральной Азии и на юге Сибири, обладавших развитой, относительно богатой высокогорной флорой еще до начала четвертичного периода; 2) почти непрерывный характер горных поднятий на протяжении от окраины Центральной Азии до границ

Арктики при лишь частичном покрытии высших частей этих гор ледниками; 3) соприкосновение субарктической части высокогорий как раз с неоледеневавшими пространствами арктической Восточной Сибири; 4) по меньшей мере временами неполная облесенность части равнин и предгорных пространств в течение ледниковых эпох в сочетании с суровыми, благоприятными для криофильных растений климатическими условиями.

Миграции арктогенных видов в южном направлении имели существенное значение для развития только относительно высокоширотных высокогорных флор Азии (флоры гор Северо-Восточной Якутии и крайнего северо-востока Азии, очевидно, также почти не изученного до сих пор плато между Енисеем и Хатангой). В развитии высокогорных флор Южной Сибири и Центральной Азии обогащение их арктогенными элементами играло совершенно второстепенную роль. Напротив, направленные в общем с юга на север миграции альпигенных элементов азиатского происхождения очень способствовали обогащению состава арктической флоры.

Растения южно-сибирского и центрально-азиатского происхождения (ангарские элементы) проникали в Арктику не в течение какой-то одной, ограниченной по продолжительности эпохи, но в форме целого ряда «волн», последовательно следовавших друг за другом. Наиболее рано проникшие в Арктику азиатские альпигенные элементы очень широко распространились в пределах Арктики и дали в ней начало многочисленным местным производным («вторично арктогенным» видам и разновидностям). Сюда относятся арктические *Cobresia*, *Parrya*, *Melandrium* subg. *Gastrolychnis*, *Saxifraga flagellaris* s. l. и др. Но некоторые очень давно проникшие в Арктику виды, несмотря на широкое распространение, сохранили свою целостность (*Oxyria digyna*, *Hierochloe alpina*, *Melandrium apetalum* и др.).

Позднейшей миграционной волне соответствуют такие более ограниченно распространенные в Арктике виды, как *Lloydia serotina*, *Senecio resedifolius*, *Androsace bungeana* и др. (к западу распространившиеся большей частью до Урала, к востоку — примерно до дельты р. Мекензи). Еще более поздними вторженцами в Арктику являются *Gentiana algida*, *Potentilla elegans*, *P. gelida*, *Corydalis pauciflora* s. l., *Primula algida*, *P. nivalis* и т. п., распространение которых в Арктике еще более локализовано и сохраняет непосредственную связь с их основными высокогорно-азиатскими ареалами.

Некоторые преимущественно азиатские группы растений, могущие рассматриваться в широком плане как арктоальпийские, по своему происхождению не являются ни арктогенными, ни альпигенными. Их первичные представители существовали в континентальных областях под умеренными широтами как обитатели редколесий, сухих лугов, степей и подобных им формаций. При отмирании лесной растительности на Крайнем Севере и при поднятии гор в умеренных широтах на основе этих предковых форм возникали вторичные образования — типично арктические растения и типичные же ореофиты, во многом более сходные друг с другом, чем с менее специализированными предковыми формами. В случае, если последние после возникновения их производных вымирали, перед нами возникает картина дизъюнктивно распространенной «арктоальпийской» серии видов, между арктическими и высокогорными представителями которой мы склонны искать прямые связи, выяснять пути переселения между Арктикой и высокогорными пространствами горных стран.

Секция *Scapiflora* рода *Paraueg* представляет хороший пример группы растений рассматриваемого типа. Она содержит многочисленные (в общем не меньше 30) арктические (*P. radiculatum* s. str., *P. lapponicum*, *P. keelei*, *P. angustifolium*, *P. pulvinatum*, *P. szekanowskii* и др.) и высокогорные (*P. alpinum*, *P. pyrenaicum*, *P. involucratum*, *P. canescens*, *P. pseudocanescens*, *P. nivale* и многие др.) виды и представляется в целом довольно типичной арктоальпийской группой. Менее многочисленные представители

секции чужды как Арктике, так и высокогорьям. Это прежде всего южно-сибирские *P. nudicaule* s. str., *P. amurense*, *P. rubro-aurantiacum*, *P. chinense*, *P. stubendorffii*, *P. tenellum*, отчасти *P. croceum* (s. str.) и *P. alboroseum* представляют либо субальпийские формы, либо растения горных долин.

Тщательный систематический анализ секции *Scapiflora* приводит к выводу, что именно степные или лугово-степные ее представители (*P. nudicaule*, *P. amurense*) наиболее близки к исходному типу секции. Напротив, арктические и высокогорные виды представляют образования вторичные, производные от невысокогорных форм. Они развились параллельно, в процессе приспособления к крайним условиям существования, и в силу подобия этих условий приобрели признаки, сближающие их друг с другом.

Сходно выглядит история развития некоторых групп видов рода *Oxytropis*. В разреженных перелесках, на сухих луговинах и в луговых степях от Урала до Центральной Якутии распространена *O. uralensis*. В высокогорных районах Южной Сибири она замещается *O. strobilacea*. В арктической Якутии встречается другой близкий вид — *O. adamsiana*, первоначально описанный как разновидность *O. strobilacea*. В филогенетическом отношении первичной формой этого ряда является *O. uralensis*, оба остальных вида — ее производные, сходные друг с другом, но не связанные прямым непосредственным родством.

В составе секции *Baicalia* того же рода *Oxytropis* мы имеем серию высокогорных центральноазиатско-алтайских видов (*Hirsutae*), ряд серий южно-сибирских (преимущественно невысокогорных) видов и серию *Sibiricae*, представленную тремя видами в Забайкалье (на сухих луговинах, галечниках, каменистых склонах вне высокогорий) и одним видом (*O. bel-III* = *O. sverdrupii*) — в восточно-сибирской и американской Арктике. В филогенетическом отношении невысокогорные южно-сибирские виды следует признать более первичными, высокогорные и арктические — вторичными образованиями.

Арктический *Senecio tundricola* и южно-сибирский *S. sumnieviczii* очень сходные друг с другом, по-видимому, связаны своим происхождением с широко распространенным невысокогорным *S. integrifolius*, представляя параллельные новообразования.

Серия видов рода *Astragalus*, наиболее известными представителями которой являются *A. australis* и *A. aboriginorum*, представлена на юге Сибири и на западе Северной Америки преимущественно степными (прерийными) растениями. Наиболее продвинутыми членами этой серии являются чисто арктические сибирско-канадский *A. richardsonii* и растущий на высокогорье Саяна *A. atratus*.

Развитие серии незабудок *Myosotis alpestris* — *M. suaveolens* протекало, по-видимому, сходно с историей названных выше *Oxytropis*. И положение *M. suaveolens* как степного растения в Забайкалье, очевидно, ближе к первичному, чем *M. alpestris* в высокогорье Центральной Европы или *M. asiatica* на севере Сибири.

Ряд видов *Artemisia*, весьма характерных для арктической Восточной Сибири, генетически связан с центрально-азиатскими видами, произрастающими не в высокогорье собственно, а в возвышенных степях. В горах субарктической Сибири и сами эти арктоальпийские виды произрастают в подгольцовом поясе, не проникая на привершинные части возвышенностей.

Возникновение арктических и альпийских (в широком смысле) форм на основе преобразования континентальных полуксерофитных, светолюбивых, умеренно северных исходных форм, в случае приумножения численности крайне северных и высокогорных видов приводящее к образованию в основном арктоальпийских групп (а в случае вымирания исходных форм — к возникновению прерывистого арктоальпийского распространения), мы называем арктоальпийской дифференциацией, подчеркивая ~этпл обозначением как внешнее сходство результатов процесса с результатами

арктоальпийских миграций, так и его принципиальное отличие от них.

Так же как и в случае с арктоальпийскими миграциями, надо учитывать, что арктоальпийская дифференциация не была приурочена к какой-то единственной, непродолжительной эпохе.

Возможно, что наиболее древние явления этого рода относятся еще к доледниковому времени. Так, кажется вероятным, что исходная форма группы *Papaver radicum*, видимо *Erysimum pallasii*, *Androsace triflora* (хотя и многолетник, но, очевидно, не относящийся к родству *A. chamaejasme*, а тяготеющий к полуэфемерным *A. septentrionalis*, *A. lactiflora* и др.), возможно, какая-то форма, близкая к *Astragalus aboriginorum*, уже были представлены в раннеледниковой эоарктической флоре. Ареалы части таких видов подверглись значительным изменениям за время оледенений. Виды типа *Oxytropis adamsiana*, *Papaver pulvinatum* и другие, в целом несомненно большинство видов, генетически связанных со степными и лесостепными ландшафтами, представляют более молодой элемент арктической флоры. Одним из следствий этого являются и более ограниченное распространение их в пределах Арктики, приуроченное в основном к арктической Восточной Сибири, и меньшая систематическая обособленность. Многие из них, несомненно, представляют вообще относительно молодые новообразования.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ФЛОРЫ АРКТИКИ

Арктическая флора давно приобрела известность как комплекс в отношении видового состава сравнительно бедный, весьма однородный на всем протяжении Арктической области, а в отношении родового состава малосамобытный. Размеры арктических растений невелики, как и масса растительного вещества, развивающаяся в Арктике на единице площади. Лишь немногие арктические растения, как показывает опыт жителей Крайнего Севера, представляют собой ценность как объекты практического использования самим человеком, да и то лишь в меру того, насколько при низком уровне экономического развития человек в Арктике был вынужден довольствоваться тем, что он мог найти на месте.

Единственной отраслью народного хозяйства, для которой растительные ресурсы Арктики представляют существеннейшую основу, является оленеводство — одна из экстенсивнейших форм животноводства. С его запросами связываются определенные, широко поставленные в нашей стране геоботанические и фитобиологические исследования.

Некоторое значение имеют кормовые ресурсы, которые могут быть использованы для нужд молочного животноводства. Но изучение растительного мира Арктики в практическом плане этими работами почти исчерпывается. Поиски и изучение других объектов практического использования в его составе не лишены значения, но в общем комплексе ботанических и уже ботанико-ресурсоведческих исследований будут играть ограниченную роль.

Чем же объяснить в таком случае тот устойчивый, повышенный интерес, который проявляют ботаники ряда стран, в частности мы — советские ботаники, к изучению арктической флоры?

Это, безусловно, не простая дань нашей любознательности. При ограниченной по сравнению с флорами многих других областей значимости флоры Арктики как объекта практического использования изучение ее имеет выдающееся значение для решения некоторых более общих научно-теоретических и методологических вопросов. Решение же их, в свою очередь, имеет большое значение для прогресса науки о растениях — бота-

ники, важность гармоничного развития которой как одной из основных отраслей науки о жизни ни у кого не вызывает сомнений. И сейчас, когда забота о развитии научно-теоретических работ на всех участках фронта науки, борьба за передовую роль советской науки в мировом содружестве ученых становится одной из наших главнейших и неотложных задач, уместно сосредоточить наше внимание на вопросах теории, выдвигающихся и решаемых в ходе изучения арктической флоры.

Одним из них является, безусловно, вопрос о растительной жизни в крайних условиях существования. Впервые он был остро поставлен именно в нашей стране, первым исследователем флоры Новой Земли — К. Бэрром, стремившимся в Арктику, чтобы выяснить «*wass die lebendige Natur in diesen sparlichen Bedingungen leisten kann*». Вопрос о том, как уживаются, в частности, высшие растения в условиях минимальной обеспеченности теплом, может решаться в Арктике под различными широтами и соответственно в различных (в деталях) термических и световых условиях, на богатом ассортименте объектов — видов растений, часть которых может быть использована в естественных условиях практически на всем протяжении Арктики — от полярного предела лесов до крайних форпостов арктической суши. Что мешает распространению растений в высокие широты? Снижение уровня собственно вегетативных процессов, подавление репродуктивных функций, необеспеченность вызревания семян в отдельные годы и ряд последовательных лет? Где экологический предел возможности развития современных арктических растений (ведь географического предела в Арктике не найдено!)?

Все эти вопросы и многие другие заслуживают пристального внимания биологов-экспериментаторов. Практически перед нами вопрос: где лежит предел осуществимости растительной жизни в тех или иных ее формах при сегодняшнем состоянии растительного мира, чем этот предел устанавливается и что нужно будет сделать при необходимости изменить его. А то, что мы можем столкнуться с перспективой насаждения растительной жизни в условиях более суровых, чем условия высокой Арктики, сейчас едва ли может расцениваться как беспочвенная фантазия. В порядке приближения к этой задаче я предложил бы постановку небольшого интродукционного эксперимента на антарктической суше. Мы знаем, что собственно Антарктида лишена растений того уровня развития, которые изучаются при флористических исследованиях классического типа. На островах около материковой суши зарегистрировано три вида цветковых растений. Но надо помнить, что этот состав «флоры» сложился в результате стихийного проникновения зачатков высших растений с крайнего юга Южной Америки, суровые условия которого неизмеримо более «мягки», чем условия собственно Антарктиды. Контакта же с арктической флорой у Антарктиды нет. Что если попробовать (это недорого и несложный эксперимент) завезти на один из наиболее «теплых» участков антарктической суши семена нескольких наименее притязательных в отношении условий видов откуда-нибудь с Земли Франца-Иосифа или Северной Земли и проследить в течение ряда лет, что из этого выйдет? Кстати, такой эксперимент мог бы послужить и для дополнительного освещения вопроса о том, в какой степени экологические и в какой «исторические» причины обуславливают бедность состава флор различных районов Земли, выделяющихся крайней степенью суровости условий.

Говоря об экспериментальном изучении жизни растений в условиях Арктики, надо подчеркнуть, что оно имеет свою особую специфику, отличную от подобных по постановке работ в высокогорьях. В частности, в Арктике эти работы будут ставиться на малых высотах, при совершенно иных световых условиях, при относительной выровненностиTM условий среды в течение суток. На конкретных задачах, стоящих перед нами в этой области, мы не останавливаемся — им посвящены специальные статьи.

Каковы бы ни были специальные задачи ботанических исследований в любой части земного шара, они всегда связаны с изучением определенных видов растений. Поэтому изучение видового состава флоры, проведение ее научной инвентаризации является одной из важнейших предпосылок осуществления всей совокупности ботанических исследований на должном научном уровне.

Применительно к флоре арктической части СССР задача ее научной инвентаризации представляется тем более существенной, что такая (критическая!) инвентаризация ее в прошлом никогда не проводилась, а материалы, накопившиеся в изобилии в течение последних десятилетий, в своей большей части подвергались лишь предварительной обработке и не публиковались. Сейчас эта работа находится в процессе осуществления: два выпуска «Арктической флоры СССР» опубликованы, один сдан в печать, ведется работа еще над одним и отдельными частями последующих выпусков. В ходе этой работы не только подводятся итоги накопленным знаниям о составе арктической флоры, о географическом распространении растений в пределах Арктики, о связях растений с конкретными условиями существования, но неизбежно затрагиваются и некоторые более общие вопросы.

Представления о молодости арктической флоры как комплекса видов, глубоко самобытного по их сочетаниям друг с другом, об автохтонности основного ядра флоры, о теснейших флорогенетических связях с горными странами умеренного пояса северного полушария находят убедительные подтверждения в изучаемом нами фактическом материале.

Достоин внимания, например, что подавляющая масса видов, входящих в состав арктической флоры, но широко распространенных в умеренном поясе вне высокогорий, в Арктике приурочена только к наиболее умеренным ее частям. Если относительно многие виды, особенно из числа гидро- и гидрофитов, оказываются в состоянии произрастать на протяжении от Северного тропика до Полярного круга, а то и несколько дальше (для примера можно назвать *Juncus bufonius*, *Potamogeton natans*, *P. pectinatus*, *Phragmites communis*, *Triglochin palustre* др.), то совмещение произрастания в высокой Арктике с широким распространением в умеренных широтах (кроме высокогорий, по многим условиям сходных с Арктикой) отмечается только как редкое исключение. В этом отражается, очевидно, что природа давно сложившихся и широко распространившихся видов умеренных флор не могла включить адаптации к условиям, впервые появившимся на Земле в недавнем геологическом прошлом. Арктика с условиями современного типа не могла быть заселена заранее подготовленными к этим условиям видами, и ее флора складывалась целиком за счет новообразований, адаптировавшихся по отношению к принципиально новым, арктическим в современном смысле условиям. Но эти виды, естественно, приспособляясь к крайним условиям существования, не могли выработать параллельных адаптаций, способствующих широкому расселению в странах с более умеренным климатом.

Молодость арктической флоры проявляется и в особо рельефно выступающей адаптивной природе всех тех морфологических приобретений, которыми арктические растения отличаются от их ближайших сородичей. И в ряду всех адаптаций с особой ясностью выявляются те, которые отражают приспособление к суровым климатическим условиям, т. е. к тому именно, что в геологическом смысле ново в высокоширотной области северного полушария и что так мощно воздействует на жизнь в современной Арктике. Между прочим эти соотношения делают арктическую флору благодарным объектом для изучения на ее примере эволюции на видовом и «довидовом» уровне.

Задача исследователя-эволюциониста несколько облегчается здесь тем, что давление климатических условий,— а именно с ним связано не только основное направление сегодняшних адаптивных изменений, но и

само становление арктической флоры — явственно превалирует над другими воздействиями среды, отодвигая на задний план конкурентные отношения и другие биотические связи, нередко имеющие определяющее значение для хода эволюции в других условиях. Благоприятно, конечно, и то, что именно климатогенные адаптации в общем легче улавливаются как наблюдениями над первобытной природой, так и поставленными до сих пор экспериментальными исследованиями.

Существенно, что зональная дифференцированность климатических условий в пределах Арктики при широком распространении многих из характернейших растений ее флоры позволяет изучать развитие их свойств при разной интенсивности давления суровых в целом условий среды.

Затронув общие проблемы эволюции, мы не можем обойти молчанием вопрос о темпах и конкретных формах видообразования. Обилие в Арктике видов, широко распространенных при практическом отсутствии узкоэндемичных (описываемые в качестве таковых по единичным находкам в дальнейшем обычно оказываются распространенными более широко), говорит в пользу предположения, что виды растений, приобретшие в ходе своего становления комплекс свойств, достаточно обеспечивающий их процветание в условиях Арктики, в дальнейшем оказываются относительно устойчивыми. Способствует этой устойчивости, вероятно, и значительное единообразие условий существования растений в различных секторах Арктики, благоприятствующее широкому расселению вообще приспособленных к арктическим условиям видов без преобразования их природы и ограничивающее расовую дифференциацию широко распространенных видов.

Многочисленные наблюдения над арктическими растениями подсказывают, что необеспеченность условий для перекрестного опыления вызвала повышение удельного веса самоопыления у многих видов, а в ряде случаев и образование приспособлений, направленных на осуществление самоопыления как факультативного (а подчас и единственного) средства воспроизводства семян. У целого ряда арктических растений наблюдается и вивипария.

Нельзя не заметить в связи с этим, что снятие (или ограничение роли) скрещиваний как средства воспроизводства потомства может играть определенную роль тормоза формообразовательных процессов, известного ограничителя возможности приумножения численности видов. И это должно способствовать тому, что пополнение состава флор отдельных частей Арктики происходит преимущественно за счет расселения уже сложившихся видов, а не за счет увеличения их численности путем видообразования. Косвенным подтверждением этого тезиса может служить и то, что у некоторых групп растений, у которых перекрестное опыление и в Арктике является облигатным (бобовые, ивы), формообразование происходит, как кажется, не менее интенсивно, чем вне Арктики, а развивающиеся новообразования быстро достигают видового уровня.

В условиях Арктики (как, впрочем, и многих других областей) весьма ярко выявляется, что географическая расовая дифференциация, вопреки стихийно сложившемуся убеждению многих систематиков-практиков, не является единственной формой осуществления дивергенции и видообразования вообще. Симпатрический характер некоторых близкородственных видов едва ли совместим с представлением об их первоначальном формировании как взаимоисключающих географических рас, возникших в результате дифференциации широко распространенного предкового типа. Явление расообразования мы наблюдаем в Арктике у ряда видов *Papaver*, *Cerastium*, *Melandrium*, *Oxytropis*, *Senecio* и др. Но наряду с этим оно не характерно для такого эволюционно мобильного рода, как *Draba*, не характерно для ряда родов злаков, для *Caltha*, *Ranunculus*, части секций *Saxifraga*, *Taraxacum* и ряда других родов. Близкородственные виды *Draba* серии *Cinerea*., например, едва ли можно себе представить как ког-

да-либо существовавшие в форме замещавших друг друга в пространстве образований. Еще более это невероятно в отношении таких «пар» видов, как *Draba* серии *Oblongatae* (очень близкие, но хорошо разграничимте виды *D. oblongata* и *D. micropetala* с ареалами, перекрывающимися на громадном протяжении) или камнеломок *Saxifraga nivalis* и *S. tenuis*. Не сомневаясь в общности происхождения таких видов, мы не можем не обратить внимания, что они нисколько не похожи на продукты когда-либо сошедшей географической дифференциации.

И следует еще раз напомнить, что явления видообразования, очевидно, не сводимы к какому-то единому, общеобязательному модусу. А раз так, то изучение их во всем их многообразии должно проводиться всеми доступными средствами. В связи с этим достойны особого внимания работы по кариосистематическому изучению растений арктической флоры, увязанные с аналогичными работами по флорам высокогорий. Ими уже на сегодня вскрыты широкое распространение в арктической флоре явления полиплоидии и, возможно, значительная роль ее в приумножении численности видов определенных родов растений, хорошо представленных в Арктике.

Не могу не заметить, что видообразование на основе межвидовой гибридизации едва ли имеет существенное значение в развитии арктической флоры. Межвидовые гибриды, как таковые, известны в целом ряде представленных в ней родов (не говоря о таком «классическом» в этом отношении роде, как *Salix*, назовем *Luzula*, *Draba*, *Potentilla*, *Papaver*, *Poa*, *Carex*, *Eriophorum*). Что же касается видов гибридогенного (предположительно гибридогенного) происхождения, то мы их знаем немного. И, что особенно характерно, они всегда выступают как явления единичные. Образование на основе гибридизации целых «кустов» близких гибридогенных форм («Hybridenschaaren») в Арктике не отмечается. Каковы причины этого мы не знаем. Но значение явления этим не умаляется.

Внимание, уделяемое флористами и фитогеографами арктической флоре, отчасти оправдывается и методическими соображениями. Простота родового состава флоры, немногочисленность видов, значительное единообразие структуры флор отдельных частей области облегчают проведение детальных сравнительно-флористических сопоставлений, прослеживание флорогенетических связей, выяснение вероятных путей, а отчасти и времени миграций. Большое значение для решения последних вопросов имеет ограниченность того времени, к которому приурочено существование арктической флоры современного типа. Рассмотрение связей с другими флорами облегчается периферийным положением Арктики на полярной окраине северной суши: внешние по отношению к флоре области влияния возможны здесь только с одной стороны — с юга, со стороны умеренного пояса.

Исследования арктической флоры уже дали кое-что в смысле обогащения арсенала методических средств фитогеографии и, надо думать, послужат их усовершенствованию и в будущем.

Изучение каждой области предполагает выяснение ее отношений к смежным областям, обоснование ее отграничения от них, а также изучение внутренней дифференциации самой области, т. е. разработку вопроса о ее районировании.

Как обстоит дело с вопросом о границах Арктики как флористической области? Пытаясь решить его в самой общей форме, мы условно ставим знак равенства между Арктикой как единицей флористического районирования и зоной тундры (в широком понимании) как единицей геоботанического и ландшафтного районирования. Но возможность такого упрощенного решения не снимает вопроса о нахождении собственно флористических критериев для определения границ Арктической области. Сомне-

ния в том, насколько северная граница сомкнутых лесов может рассматриваться не только как зональный, но и как региональный флористический рубеж, возникали уже у ряда исследователей. С одной стороны, отмечалось, что флора южной окраины тундровой зоны в европейском секторе слишком бедна арктическими видами и что, может быть, правильнее относить эти пространства, несмотря на тундровый характер их растительности, к Бореальной флористической области. С другой стороны, исследователи субарктической Восточной Сибири обращали внимание на то, что по составу своей флоры полоса северных лиственничных редколесий в большей степени тяготеет к Арктике, чем к южнее расположенным таежным пространствам. И в связи с этим законна постановка вопроса — не проходит ли здесь флористическая граница Арктики южнее современного северного предела распространения лесов?

Одно из решений рассматриваемого вопроса может основываться на признаках типологии флор. Если исходить из нашей схемы зональной дифференциации флор Арктики (гипоарктические — собственно арктические — высокоарктические флоры), то можно бы принять, что начиная с пространств, флора которых приобретает отчетливо выраженный гипоарктический характер, мы вступаем в пределы Арктики (как флористической области). В отношении гористых районов Севера надо отметить, что если в Арктике любые горные элементы флоры могут практически быть встречены начиная с самых низких уровней и в своем высотном распределении подчиняются только размещению конкретных типов местообитаний, следовательно, флора гор и низин сливается здесь воедино и по мере подъема в горы мы имеем дело с односторонним процессом обеднения состава флоры в меру возрастания суровости условий, то вне Арктики соотношения принципиально иные. Здесь флора горных вершин, поднимающихся над высотным пределом лесов, обладает своей особой спецификой, характеризуясь наличием большего или меньшего количества видов, не встречающихся в низкорасположенных местах. Наличие односторонней (обеднение снизу вверх) высотной дифференциации единой флоры в Арктике и более сложной дифференциации флор в Бореальной области (выделение специфических по своему составу высокогорных флор на привершинных частях возвышенностей), на что недавно обратил внимание Б. А. Юрцев при изучении флор Северной Якутии, кажется многообещающим критерием для разграничения этих областей, хотя приложимым и не ко всем частным случаям. Заметим, что в некоторых случаях мы сталкиваемся с очевидными противоречиями между показателями, характеризующими местность как часть Арктики по разным признакам. Так, возможен случай, когда характер ландшафта тундровый, общий характер флоры типично гипоарктический, но выделение особых высокогорных флористических комплексов, притом не более «арктических», чем флора низких уровней, имеет место. С такой картиной мы сталкиваемся, в частности, на Коряцкой земле. Вероятно, это положение является указанием на очень недавние сдвиги в распределении основных типов растительности по соответствующую перестройку флоры низких уровней, т. е., в сущности, на почти рецентное смещение как зональных, так и флористических рубежей.

Что касается флористического подразделения Арктики, то, по-видимому, попытки разделения ее на несколько единиц относительно высокого ранга (порядка подобластей или провинций) обречены на неуспех: целостность арктической флоры, высокая степень общности состава флоры даже весьма отдаленных друг от друга частей области, отсутствие в ее пределах действительно резких рубежей, разграничивающих принципиально разнотипные флоры, говорят против этого. Более правильно, по-видимому, разделение Арктики на серию примерно равноценных флористических округов довольно ограниченной протяженности.

Оговорюсь, что рабочее районирование, принятое мною в «Арктической флоре СССР», хотя и имеет за собой определенные флористические

основания, не претендует на рассмотрение его как чего-то большего, чем предварительная схема такого районирования. В итоге общей обработки арктической флоры нашей страны и еще более в результате детального флористического изучения отдельных районов советской и зарубежной Арктики в него, несомненно, будут внесены существенные изменения. Заранее можно предвидеть, что в собственно флористическом районировании не сохранятся такие единицы, как Енисейский или Ленский районы, выделенные в значительной степени с учетом организационных обстоятельств. Вполне вероятно, что Землю Франца-Иосифа придется рассматривать не как особый флористический район, а в рамках одного флористического округа со Шпицбергом, что крайний северо-запад Гренландии объединится с Землей Эллесмира и смежными островами, а последние будут отделены от основной части Канадского архипелага и т. д. То, что оправдано сейчас как средство ориентировки в ходе обработки материала, не должно смешивать с районированием, могущим быть более глубоко обоснованным как итог этой обработки.

Для правильного обоснования флористического районирования Арктики исключительное значение имеет уточнение данных о пределах распространения видов растений в Арктике и нахождение тех «критических рубежей», к которым приурочено более или менее резкое преобразование состава флор. Как примеры таких рубежей можно назвать полосу по восточной окраине Большеземельской тундры (так называемая линия Рупрехта), где флора быстро обогащается в основном арктосибирскими видами, чуждыми собственно европейской Арктике; низовья Енисея или какая-то близкая к этой реке линия, у которой находят западный предел своего распространения некоторые восточно-сибирские и американо-сибирские арктические виды; низовья Лены, флора районов к западу и к востоку от которой обнаруживает существенные различия. Сложнее вопрос о возможном положении некоторых флористических рубежей на крайнем северо-востоке Азии — на востоке Якутии и в пределах Чукотской и Коряцкоп земель.

Детальное изучение распространения растений в названных мною и подобных им «пограничных» районах представляет очень большой интерес и послужит обоснованием некоторых существенных деталей флористического районирования Арктики.

Ботаническое (в широком смысле) изучение Арктики давно привлекало к ней внимание палеогеографов и палеоклиматологов. Особенное значение имели в этом отношении труды классиков палеоботаники О. Геера, А. Натгорста и их последователей, посвященные изучению так называемых арктотретичных флор и вскрывшие глубокое несоответствие их природы привычным для нас условиям Арктики. Именно в связи с изучением этих флор приобрел остроту раньше казавшийся абстрактным вопрос о перемещении полюсов и соответствующем общеземном изменении расположения климатических и растительных зон. И их же — арктотретичных флор — изучение, начиная с работ Э. Толля на Новосибирских островах, начало сперва расшатывать основы гипотезы перемещения полюсов, а затем привело и к почти единодушному отказу от нее как от опоры для решения палеоклиматологических проблем, по меньшей мере в приложении к позднемезозойскому и кайнозойскому времени.

То, что арктотретичные флоры действительно существовали в условиях теплоумеренного климата, но под теми же высокими широтами, под которыми погребены их остатки, — вывод, который имел мужество сделать А. Натгорст в своем последнем, посвященном их изучению выступлении, — сейчас почти общепризнанно. Но, как ни странно, иногда сомнения в самой возможности того, на что указывают факты, высказываются в довольно наивной форме. Нам говорят: допустим, что когда-то под 80-й параллелью

лелью было относительно тепло; но как могла мощная древесная растительность переживать целый сезон в условиях полярной ночи, которой не могло не быть под соответствующими широтами, независимо от термических условий эпохи?! И невдомек спрашивающим, что арктотретичные леса были образованы листопадными деревьями (это относится и к листовым породам, и к *Metasequoia* и *Taxodium*!), для которых недостаток солнечного света в холодное время года не мог иметь никакого жизненного значения! То же, что под пологом их росли и некоторые вечнозеленые растения, едва ли должно удивлять нас: они есть и в составе современной флоры Арктики.

На вопросе об условиях существования арктотретичных флор едва ли нужно сейчас останавливаться. Но упоминание о них было необходимо, чтобы показать, что сугубо теоретическая проблема условий существования давно исчезнувших растений в странах с весьма бедной современной растительностью, через участие в решении важнейших общих вопросов исторической геологии, приобретает жизненно важное значение для прогресса науки, а следовательно, в конечном счете, и для практики.

Надо подчеркнуть, что изучение арктотретичных флор отнюдь не может считаться законченным. Его необходимо продолжать, уделяя повышенное внимание уточнению представлений о пространственной их дифференциации, с одной стороны, и о их изменениях во времени — с другой. При этом следует учитывать, что общеземные изменения условий на протяжении позднего мела и палеогена, возможно, будут более четко улавливаться именно в изменениях природы высокоширотных, прибрежных флор, не испытывавших на себе дифференцирующего влияния различных региональных изменений условий, неизбежных на внутриконтинентальных пространствах суши.

Можно с удовлетворением отметить, что изучение арктотретичных флор у нас продолжается и что исследования палеоботаников охватили, в частности, такой малоизученный и сугубо важный участок Арктики, как Новосибирские острова. Надо думать, что новые поиски еще расширят сферу познаваемого за счет пополнения палеоботанических материалов, особенно из Восточно-Сибирской Арктики.

Один из наименее ясных вопросов арктической палеогеографии — через какие преобразования прошла арктическая суша на пути превращения из пространства с богатой древесной растительностью арктотретичного типа в суровую, безлесную тундру.

Прямых свидетельств того, какие фазы развития растительного покрова пережила Арктика (в частности, высокая Арктика) в течение неогена, мы пока не имеем. Ход деградации лесов арктотретичного типа и последующего обезлесения побережий Полярного бассейна приходится воссоздавать, опираясь на теоретические расчеты, на аналогии между изменениями растительности во времени и в пространстве, наконец, изучая те следы, которые могут быть отражением условий прошедших эпох в составе современных флор.

Простейшим с первого взгляда кажется допущение — по аналогии с современным распределением растительности различных природных зон, — что широколиственные или смешанные леса палеогена могли смениться тайгой, затем переживание ее и ослабление роста деревьев привело к образованию растительности типа лесотундры и, наконец, наступило господство полностью безлесной растительности — собственно тундры. Но, принимая такую схему, мы не только исходили бы из допущения, что сочетания видов растений и их элементарных ценоотических группировок, существующие ныне, уже были оформлены в неогене, но и из переноса явлений, наблюдаемых в типично континентальных условиях, на побережья в прошлом неледовитого Полярного бассейна с их циклоническим

режимом погоды, на зону неизбежного преобладания условий типично океанического климата.

Рассматривая вероятный ход преобразований климата, предшествовавших обезлесению полярных побережий северной суши, мы должны прежде всего напомнить, что лето полярных ее окраин и во времена господства арктотретичных флор едва ли могло быть особенно теплым. И, пытаясь представить себе ход постепенного охлаждения климата неогеновой Арктики, мы должны поставить вопрос: термические условия какого времени года изменились в первую очередь до того критического предела, достижение которого равнозначно невозможности существования древесной растительности?

В условиях типично океанического климата вполне возможно, что не возрастание суровости зим, а в первую очередь недостаток летнего тепла мог сыграть решающую роль в разрушении растительного покрова неморального (в широком смысле) типа. Напротив, условия зимнего сезона могли до поры до времени оставаться не столь суровыми и действовать скорее как фактор консервативный, способствующий сохранению не сугубо холодостойких растений, предъявляющих умеренные требования в отношении летнего тепла.

Если дело обстоит так, то для высокой Арктики (широты порядка 75—80°) смена арктотретичных лесов таежными представляется необязательной, даже маловероятной. Скорее они уступали свое место формациям такого типа, как разреженные березняки камчатско-курильского типа, как притихоокеанские крупнокустаршшовые ольшаники (*Alanstereta*), мелкодревесные и кустарниковые ивняки. Это формации, в сильно обедненном виде дошедшие до наших дней в более умеренных районах Арктики и в примыкающих к ней горных притихоокеанских странах, а в форме продуктов дальнейшего преобразования под давлением крайних условий (карликовые ивняки) не чуждые и современной высокой Арктике.

Ответ на поставленные здесь вопросы смогут дать, конечно, только палеоботанические (в том числе палинологические) исследования, выполненные на материале из собственно высокоарктических районов, расположенных в непосредственной близости к краю шельфа, т. е. близко к полярному побережью далекого прошлого, говоря образно — в зоне первоначального обезлесения Арктики. Но некоторые аргументы, имеющие значение косвенных доказательств, дает и изучение современной арктической флоры. В ее составе нет таких элементов, которые можно бы было уверенно истолковать как реликты отдаленного таежного прошлого Арктики. Климатические условия не исключают вообще возможности переживания в Арктике таежных реликтов. Именно таковы некоторые бореальные элементы ее флоры (*Binnaea borealis*, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea* и др.), но их присутствие в Арктике легко увязывается с гораздо более поздним продвижением таежных лесов на задолго до этого сложившуюся тундру. В арктической флоре они (хотя и реликты) являются недавними пришельцами. Из более древних компонентов арктической флоры разве что *Dryopteris jragrans* или *Pyrola grandiflora* могли обладать таежным прошлым. Такие растения, как вороника или арктическая форма голубики, генетически сближают арктическую флору с бореальными флорами, но не являются собственно таежными и о распространении хвойных лесов, как таковых, не говорят ничего определенного. В целом прохождение гипотетической «таежной фазы» не отразилось в составе современной арктической флоры. А вот перманентность развития различных форм ив от крупнорослых *Salix sachalinensis*, *S. speciosa*, *S. richardsonii* до среднерослых *S. lanata*, *S. pulciira*, *S. glauca* и многих других и до карликовых стелющихся форм — от типа *S. arcticajw* таких миниатюрных растений, как *S. polarisnnm* *S. herbacea*, — ярко отражена в богатстве арктической флоры видами рода *Salix*, в многообразии их форм и адаптации к различным частным условиям среды. И это указывает на длительный и непрерывный ход развития данной

группы растений и соответствующих растительных формаций в специфических условиях Арктики.

Косвенным указанием на то, что высокая Арктика не пережила до своего обезлесения «таежной фазы», является и отсутствие свидетельств существования в пей лесотундры как переходной стадии к развитию собственно тундры. Современная лесотундра — зона развития флор с подчеркнутой эдпфикаторной ролью многочисленных и в чисто количественном отношении гипоарктических элементов. Определенность облика гипоарктических флор вообще достаточно известна. Однако, констатируя их самобытность, мы должны учесть, что типичнейшие гипоарктические виды не являются специфически лесотундровыми, свойственными определенной зоне в отличие от других зон. Напротив, будучи в настоящее время наиболее характерны для пространств, переходных от таежной зоны к тундровой, все эти растения (назовем для примера *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Andromeda pollifolia*, *Salix lapponum*, *Eriophorum vaginatum*; сюда же относятся некоторые наиболее характерные северные лишайники) значительно распространены за пределами лесотундры — как в таежной, так и в южных частях тундровой зоны. И мы не можем утверждать, что они генетически связаны именно с условиями тех пространств, где сейчас произрастают наиболее массово. В отличие от тайги и тундры — собственно Арктики — Гипоарктика имеет «свое лицо» только в характерном сочетании флористических элементов при ведущем положении видов общих с обеими сопредельными флористическими областями (Арктической и Бореальной). Это и исключает возможность говорить о Гипоарктике как о провинции Арктической флористической области, заставляет рассматривать гипоарктический тип флор только как определенный зональный вариант флоры, повторяющийся во всех секторах северной суши. Все это — признаки сугубо молодого флористического комплекса, безусловно, более молодого, чем арктическая флора и флора бореальная. Но такое образование не может быть исторически «переходным звеном» на пути преобразования флоры одного типа во флору противоположного.

С точки зрения флористической лесотундра — молодое образование, возникшее в зоне контакта (кстати, достаточно мобильной в отношении широтного положения) между сложившимся арктическим растительным комплексом и давно сложившимся таежным, очевидно, после того, как Арктика пережила время относительной изоляции от ландшафтов умеренного севера в период наибольшего развития оледенений в субарктических широтах.

Задача геологов и палеоботаников-четвертичников — разобраться в том, насколько верны высказываемые сейчас соображения, как и где протекал процесс первичного формирования лесотундры и соответствующих ей гипоарктических флористических комплексов. Оговоримся, что следы соответствующих явлений могут быть обнаружены, очевидно, в пределах зоны, относительно близкой к современным рубежам леса и тундры.

Ботанко-географическое изучение Арктики давно уже зарекомендовало себя результатами, имеющими большое значение для познания новейших этапов геологической истории нашей планеты. История оледенений, соотношения между оледеневавшими и неоледеневавшими пространствами получали со стороны ботаников (начиная с классической работы М. Л. Фернальда [Fernald, 1925]) подчас более четкое освещение, чем дававшееся на скудной фактической основе геологами-теоретиками. Правда, некоторые построения ботаников (в том числе и самого Фернальда) не выдержали проверки временем: новейшие геологические исследования не подтвердили часть ботанико-географических гипотез, затрагивавших проб-

лему распространения оледенений. Кое-что изменилось и в наших представлениях о неоледеневавших пространствах Арктики. Но тут необходимо еще во избежание недопонимания друг друга исследователями различных специальностей, обратить внимание на некоторые специфические особенности подхода теолога-четвертичника и фитогеографа к освещению определенных явлений прошлого.

Геолог 'устанавливающий пределы распространения того или иного оледенения' иногда находит в определенной местности пусть фрагментарные но неоспоримые в отношении их достоверности следы оледенения. На этом основании изучаемая территория получает оценку как подвергавшаяся оледенению. Ботаник, изучая флору того же пространства, находит в ней черты, говорящие о непрерывном, по-видимому, ее развитии с доледниковых времен и выдвигает предположение, что он имеет дело с неоледеневавшим пространством. Как выйти и можно ли выйти из этого противоречия?

Во многих случаях выход имеется. Дело в том, что наличие достоверных признаков оледенения далеко не всегда требует истолкования их как показателя общего покрытия льдом соответствующей территории (а этот постулат часто скрывается за отнесением ее к числу оледеневавших пространств) В свою очередь, преемственность в развитии флор (особенно флор арктического или подобного им типа) вовсе не требует такого условия, как абсолютная неподверженность оледенению той же территории. Для ботаника в сущности, важно не то, было ли оледенение в определенное время в определенной стране, а подвергалась ли она сплошному оледенению. Если оледенение было, но покрывало поверхность страны частично, то оледеневавшая страна оставалась пристанищем жизни и такое пространство с ботанико-географической точки зрения сближается с неоледеневавшим. Преемственность в развитии флор возможна и тогда, когда в любой момент истории страны имеется некоторое свободное ото льда пространство хотя бы оно и не представляло одного постоянного участка. Иной раз ботанические данные могут подсказать геологу, что оледенение изучаемой им страны было перманентно не сплошным, хотя непосредственные следы оледенения и могут быть обнаружены на любом ее участке.

Применительно к условиям такой страны, как Арктика, надо еще особенно подчеркнуть, что связь распространения определенных видов с неоледеневавшими пространствами вовсе не обязательно должна выражаться в совпадении границ их ареалов с границами древнего оледенения. Последнее говорило бы о полной иммобильности растений в отношении расселения, что маловероятно в условиях, когда для него открываются совершенно не занятые пространства, освобождающиеся при таянии ледниковых покровов. Подсказывая геологу некоторые возможные решения вопросов ледниковой истории, фитогеограф должен поэтому остерегаться попыток решать их с той детальностью, которая возможна лишь в итоге тщательного геологического исследования.

Существенным с палеогеографической точки зрения является намечающийся со все большей определенностью вывод об относительном разнообразии (в частности, в экологическом отношении) компонентов арктической флоры, существовавшей в эпоху максимального оледенения. Флора эта была значительно беднее, чем современная арктическая флора, не будучи еще обогащена за счет повторной иммиграции альпигенных элементов. Но в ее составе были уже растения, достаточно разнообразные по своим требованиям в отношении частных условий местообитания, и не только такие которые способны произрастать в наиболее суровых высокоарктических климатических условиях. Из этого можно заключить, что климат высокоширотных частей Арктики эпох максимального распространения ледников в термическом отношении едва ли был много суровее современного.

Большое значение для понимания новейших преобразований ландшафтов Крайнего Севера имеет изучение распространения в Арктике растений, свидетельствующих своим присутствием о происшедших в относительно недавнем прошлом изменениях климатических условий и зависимых от них смещения ряда зональных рубежей. Показательны в этом отношении распространение некоторых бореальных элементов флоры не только в лесотундре, но и в тундре собственно, необъяснимая современными условиями отодвинутость к северу южных пределов распространения некоторых арктических видов, дизъюнкции в распространении ряда арктических галофитов. Изучение всех подобных ботанико-географических данных наряду с расширением палеоботанического освещения новейших отложений может принести немалую пользу делу освещения истории ландшафтов, в частности позднего плейстоцена и голоцена.

В заключение мне хотелось бы обратить внимание на научно-теоретическую сторону одной из живо обсуждаемых проблем развития растительного покрова Крайнего Севера — на проблему динамики северного предела распространения древесной растительности и взаимоотношений лес — тундра. Правильное освещение этой проблемы имеет непосредственное значение для решения таких практических вопросов, как возможности лесосаждения в окраинной части тундровой зоны, определение перспектив залужения тундры, а иными словами, замещения стихийно сложившихся растительных группировок арктического типа культурной растительностью бореального типа. Но возможно, что основное значение проблемы не связано непосредственно с решаемыми нами текущими вопросами освоения Крайнего Севера.

Изучая естественные тенденции смещения крайнего предела лесов на рубеже с тундрой и в высокогорьях на всем протяжении Советского Союза, мы можем косвенно судить о вековых колебаниях климата. Динамика предела лесов отражает не эпизодические, краткосрочные изменения погодных условий, а именно те тенденции в развитии климатов, которые характеризуют их эпохальные изменения, особенно в том случае, если данные, получаемые в разных природных зонах и на разных окраинах материков, указывают на более широкий характер единообразных в своей основе изменений.

Мне кажется, что изучение динамики полярного и высотного предела лесов, наряду с изучением ледового режима арктических и антарктических морей и динамики горных и полярных оледенений, может принести особенную пользу в решении вопроса о направленности изменения климатов внетропических широт в современную эпоху. А решение этого теоретического вопроса может иметь для практики, пожалуй, большее значение, чем решение любого частного вопроса, непосредственно связанного с освоением растительных ресурсов зоны, ныне пограничной между тайгой и тундрой.

ЛЕДНИКОВЫЙ ПЕРИОД И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПАМИРО-АЛАЯ

Значение ледникового периода как этапа истории Земли, имевшего громадное влияние на формирование основных черт современного растительного покрова внетропических областей северного полушария, со времени классических трудов Энглера в общей форме признается всеми исследователями, изучавшими историю развития их флоры и растительности. Но за этим общим признанием скрываются весьма различные представления о конкретных ботанико-географических условиях различных частей земной поверхности в течение четвертичного периода и о том, в чем именно и в каких количественных пределах выразилось влияние ледникового периода на развитие растительного мира определенных областей. Даже в отношении стран, история оледенения которых изучена с наибольшей полнотой, твердо обоснованные фактическими данными представления о некоторых основных чертах их растительности в ледниковое время нередко сочетаются с более или менее спекулятивными суждениями о характере не фиксируемых эмпирическими данными компонентов их ландшафта*. Тем более это относится к представлениям об одновременном состоянии растительности территорий, смежных с непосредственно изучаемыми.

При всем этом для таких областей, как Северная и Средняя Европа, восток Северной Америки, вся Арктика мы на сегодня уже располагаем, если и далеко не полными реконструкциями ботанико-географических условий ледникового времени, то во всяком случае более или менее разработанными гипотезами, их освещающими, а главное — обширными конкретными материалами, обосновывающими те или иные суждения о судьбах растительного мира этих областей, а следовательно, и о физико-географических условиях, их определявших.

Наличие этих данных в значительной мере освобождает соответствующие реконструкции от зависимости от априорных представлений об условиях ледникового периода, на которые нередко опираются суждения о вероятном отражении его в истории развития растительного мира других областей. К числу последних относится, безусловно, и Средняя Азия. Данные о древнем оледенении ее горных районов, имеющиеся в настоящее время, отнюдь не являются скудными. Однако обширность и сложный рельеф подвергавшейся оледенению горной страны и своеобразие картины ее оледенения обусловили почти исключительное сосредоточение внимания геологов и географов, изучавших признаки древнего оледенения в ее пределах, на собственно палеогляциологических данных, т. е. на фиксации размеров и очертаний отдельных ледников, характера оледенения определенных частей страны, отчасти на вопросах ледниковой хронологии. Напротив, вопрос о физико-географических условиях страны, определявших размеры и характер ее оледенения или ему сопутствовавших, имеющий для ботаника-географа основное значение, остается их исследованиями почти совершенно неосвещенным. В свою очередь, ботанико-географические данные, могущие быть использованными как база для суждений о физико-географических условиях минувших эпох, применительно к задаче восстановления местных условий ледникового времени почти не подвергались анализу, а если соответствующие суждения и име-

ли место, то лишь в крайне общей форме, в каковой они мало что могут дать в подкрепление геологических данных.

В пределах Памиро-Алайской горной системы признаки мощного древнего оледенения прослеживаются во всех районах, где наблюдаются современные ледники. Следы исчезнувших ледников имеются и во многих местах, где ныне ледники отсутствуют. Однако в общих чертах они тяготеют к тем же частям горной страны, к которым приурочено современное оледенение. Таким образом, если древнее оледенение Памиро-Алая и отличалось гораздо большим, нежели современное, развитием, оно было принципиально сходно с ним как явление локализованное, приуроченное к определенным высокогорным районам и не распространявшее, очевидно, своего влияния на всю страну в целом. В этом смысле оно несравнимо с оледенением Альп, не говоря уже об оледенениях гор Севера (Скандинавия, Полярный Урал и т. п.), практически неотделимых от одновременных оледенений смежных негорных пространств. Локализованность оледенения проявлялась не только по отношению к Памиро-Алайской горной стране как целому. И отдельные части ее, непосредственно подвергавшиеся интенсивному оледенению, кроме, может быть, наиболее высокой части Северо-Западного Памира, не принимали характера сплошь оледеневавших территорий, и чередование покрытых ледниками и свободных ото льда пространств сохранялось повсюду, исключая собственно нивальную область.

Положение это имеет для нас то основное значение, что изменения метеорологических условий, вызываемые наличием оледенения определенной области на смежных с покрытыми ледниками пространствах (т. е. метеорологические условия, являющиеся функцией, а не причиной оледенения), не могли быть на Памиро-Алае повсеместными, но должны были быть также локализованными, проявляясь лишь в более или менее непосредственном соседстве с основными охваченными оледенением участками страны. Напротив, те первичные общеклиматические изменения, которые, в конечном счете, являлись основной причиной развития и деградации оледенений, могут восприниматься нами здесь — в их отражении изменениями условий существования растительности и ее самой — более непосредственно, не будучи затемненными функциями самого оледенения. Выяснение именно этих метеорологических условий и представляет основной интерес для фитогеографа.

Вопрос о количестве оледенений применительно к Памиро-Алаю далек еще от окончательного разрешения. Во многих случаях мы встречаем указания на наличие следов древнего оледенения в общей форме, без анализа связи их с одним или несколькими оледенениями. Более категорические высказывания об однократности оледенения встречаются лишь редко и относятся к определенным, ограниченным районам (например, район оз. Ранг-куль на Памире). Н. Г. Баранов [1935], Д. И. Мушкетов [1915] и Н. Л. Корженевский [1930] в отношении Алайского хребта, К. К. Марков [1935, 1936] — Северо-Западного Памира считают возможным с уверенностью говорить об одном оледенении, допуская вероятность другого, более древнего. Большинство современных авторов отмечает в пределах Памиро-Алая признаки двух древних оледенений. Для бассейна Зеравшана мы находим соответствующие указания у Е. П. Коновалова [1932] и В. Е. Гордиенко [1936]. Двукратность оледенения Дарваза фиксирует Я. С. Эдельштейн [1906], Заалайского хребта — Н. Л. Корженевский [1930], Б. А. Борнеман и С. К. Овчинников [1936], района оз. Каракуль — Н. Л. Корженевский [1936], К. К. Марков [1936]. Н. Н. Дингелъптедт [1936], Памира в целом — Д. В. Наливкин [1932], района Сарезского озера — П. П. Чуенко [1936], различных частей Восточного и Юго-Восточного Памира — Г. А. Дуткевич [1935], Г. А. Дуткевич, М. А. Калмыкова [1936], С. И. Клунников, А. П. Недзвецкий и П. Д. Виноградов [1936], В. П. Ренгартен [1935], оспаривая конкретные соображе-

ния Д. В. Наливкина о размерах и характере более древнего из измирских оледенений, со своей стороны приводит также данные, говорящие в пользу признания двукратного оледенения Памира. Из иностранных авторов Рикмерс и Нет [Noth, 1932] придерживаются взгляда о двукратном оледенении Памиро-Алая, в то время как Клеббельберг считал следы древнейшего оледенения не вполне достоверными [Klebbelberg, 1922]. Указания на возможность трехкратного оледенения мы находим в отношении Памира у С. Н. Клунникова [1934], Г. А. Дуткевич, М. А. Калмыковой [1936]. Американские авторы [РширеПу, 1905; Wadeholse, 1935; и др.] предполагают для Заалайского хребта еще большее количество (5—10) оледенений (цит. по [Корженевский, 1930, 1936а, б; Марков, 1935, 1936]).

Из приведенных данных можно, мне кажется, вывести основное заключение, что повторное оледенение Памиро-Алая, т. е. наличие по меньшей мере двух ледниковых эпох, отграниченных друг от друга более или менее значительным интервалом, устанавливается с достаточной достоверностью, хотя может быть и не для всех оледеневавших районов страны. Вопрос о большем, чем два, количестве оледенений, напротив, пока приходится считать открытым.

Что касается до размеров оледенения в определенные эпохи, то наибольшее распространение следов позднейшего оледенения, по-видимому, не отвечает соотношениям между ним и оледенением более отдаленного прошлого. Во всяком случае для Заалайского хребта и для Каракульской котловины данные о более древнем оледенении фиксируют определенно большее развитие и распространение ледников по сравнению с позднейшей (более полно освещаемой фактическими данными) ледниковой эпохой. То же констатируется и в других местах, где отмечаются признаки двух древних оледенений.

Критерием размеров обоих оледенений могут служить вычисляемые для соответствующих эпох величины вертикального смещения снеговой линии. По Н. Л. Корженевскому, оно должно было составить для позднейшей ледниковой эпохи 400—500 м, для более древней — до 1000 м и даже больше. Наряду с этим большая интенсивность современной эрозии и продолжающееся поднятие страны в пределах Памиро-Алая должны предостеречь нас от преждевременных отрицательных заключений в отношении возможности наличия более древних оледенений, в частности, меньшего масштаба, чем позднейшие, поскольку предпосылки уничтожения их следов в нашей области весьма значительны.

Попытки хронологической параллелизации отдельных оледенений Памиро-Алая с таковыми других областей, в частности Средней Европы, едва ли могут претендовать сейчас на большее, как признание за ними роли рабочих гипотез, хотя, вопреки мнению К. К. Маркова [1935], отнюдь и не кажутся нам беспредметными или заранее обреченными на неуспех. Мы совершенно еще не можем также утверждать, что во всех случаях констатации признаков двух оледенений мы непременно встречаемся с отражением определенных двух ледниковых эпох. Напротив, наличие на Памире признаков дочетвертичного оледенения [Наливкин, 1932; Клунников, 1934] заставляет считать по меньшей мере возможным развитие оледенений в рамках четвертичного периода в любую из эпох, по своей общеметеорологической обстановке тому благоприятствовавших. Следовательно, констатируемые в разных частях страны признаки более древних оледенений могут представлять фрагментарные следы деятельности ледников, не приуроченной к какой-то одной ледниковой эпохе. Решение этих вопросов принадлежит, очевидно, будущим исследованиям.

Основания, которые дает изучение материалов, относящихся к древнему оледенению Памиро-Алая для суждения о его причинах и метеорологических условиях ледникового периода, весьма ограничены. Снижение снеговой линии, устанавливаемое на основании различий в высотном положении нижних пределов современного и древнего оледенений, давая из-

вестное представление о размерах несходства климатических условий сравниваемых эпох, менее всего пригодно как отправная база для суждений о сущности этого несходства, т. е. конкретных условий, определявших развитие ледников. Не говоря об известной условности самих вычислений, на которых основываются представления о депрессии снеговой линии, смещение ее может одинаково обуславливаться как понижением температур при относительном постоянстве количества осадков, так и увеличением суммы последних при относительном постоянстве летних температур, а также и одновременным (согласным либо несогласным) изменением обеих величин, сопровождающимся установлением перевеса накопления снегов над их таянием.

На возможность объяснения интенсивности древнего оледенения Средней Азии термическими причинами в свое время указывал Д. И. Мушкетов. Н. Л. Корженевский [1936б] считал, что депрессия снеговой линии в бассейне Кара-куля в последнюю ледниковую эпоху (400—450 м) может быть объяснена снижением средних температур на 2—2,5°. Не подлежит сомнению, что понижение летних температур (чем бы оно ни было вызвано) было бы благоприятно для расширения оледенения, и в отношении районов более обеспеченных осадками, быть может, явилось бы достаточным для воссоздания тех размеров ледников, которые констатированы для прошлого. Но принимая его как функцию общего снижения температур, т. е. допуская и большую холодность зим, мы едва ли смогли бы представить себе одновременное сохранение на теперешнем уровне количества осадков. Без этого же допущения гипотеза теряет свой смысл. Кроме того, объяснение древнего оледенения наиболее сухих районов Памиро-Алая (Восточный Памир) без предположения об увеличении абсолютного количества осадков, в них выпадавших, вообще мало правдоподобно.

Фактором, способствующим развитию оледенения, во многих случаях могло быть поднятие страны, достоверно фиксируемое в пределах ледникового времени в широком смысле слова для Заалайского хребта, хр. Петра I и ряда других районов. Указания К. К. Маркова [1935, 1936] на обусловленность именно тектоническими причинами интенсивного развития оледенения обоих склонов определенной части хр. Петра I, не совпадавшего во времени с прогрессивным развитием оледенения смежных районов, вполне убедительны. Подобные примеры не должны, однако, приводить к переоценке значения тектонических факторов, как причины оледенения. И утверждение того же автора, что «молодость и интенсивность тектонических движений и поднятий Памира заставляют считать тектонический фактор **основным** (подчеркнуто мною.— А. Т.), определявшим историю оледенения Памира» [Марков, 1935, с. 59], едва ли правильно отражает действительное соотношение сил, обуславливавших оледенение и в данной области. Заметим, в частности, что для позднего и послеледникового времени как раз на Памире и в смежных районах констатируются явные признаки продолжающегося поднятия страны, не обратившего, однако, вспять процесса общей деградации оледенения, сопровождавшей — как и всюду на Земле — изменение общеметеорологических условий при переходе от максимума последнего оледенения к современной эпохе.

Однако важность учета местной тектонической обстановки при анализе данных, относящихся к судьбам оледенений отдельных частей нашей области, сделанными замечаниями не умаляется. Большой интерес представляют, например, соображения Н. Н. Дингелынтета [1936] о возможном влиянии новейшего поднятия Заалайского хребта на изменение направления движения льдов на северо-востоке Памира. Вообще возможность значительных «коррективов», вносимых в общий ход развития оледенений изменениями высотных соотношений, применительно к истории оледенения Памиро-Алая, безусловно, не должна упускаться нами из виду.

Значение увеличения количества осадков как основной причины оле-

денения Памиро-Алая с большой резкостью оттеняется фон Фиккером [Ficker, 1933]¹, считающим, что для объяснения размеров древнего оледенения в бассейне Мук-су необходимо допустить, что количество осадков в области питания ледников превышало современное по крайней мере в 4—5 раз. Одного понижения температур, подчеркивает Фиккер, в условиях сухой страны мало для того, чтобы вызвать развитие ледников. И хотя снижение летних температур в районах интенсивного оледенения не вызывает сомнения, на него надо смотреть как на явление, сопутствующее оледенению, а не как на причину его.

Судить о правильности подсчетов Фиккера довольно трудно. Его представления о мощности ледника Мук-су, на основании которых сделан подсчет величины стока льда, по-видимому, преувеличены [Марков, 1935; Герасимов, Марков, 1939]. Однако гораздо большая, чем теперь, мощность ледников бассейна Сурхоба устанавливается для ледникового времени и другими авторами (ср. данные К. К. Маркова [1936] о мощности ледника Гармо и др.), так что самый факт значительно большей величины стока представляется установленным для ледниковой эпохи бесспорно. Вместе с тем едва ли может быть речь о том, что увеличение осадков не только в 4—5 раз, но и в 2—3 раза могло иметь в нашей области повсеместный характер. Подобное их усиление одинаково невероятно и для наиболее обеспеченной теперь осадками лесной области южных склонов Гиссарского хребта и для пустынных районов Южного Таджикистана и Узбекистана, очевидная преобладание в развитии пустынной растительности которых в течение четвертичного периода говорит об относительной устойчивости их режима в отношении осадков. Поэтому данные Фиккера не должны применяться без оговорок как о некоторой условности самых подсчетов, так и о неповсеместной (в рамках Памиро-Алая, а тем более вообще Средней Азии) приложимости тех коэффициентов, которые могут быть получены для отдельных ледниковых районов.

Важным моментом, вытекающим из гипотезы Фиккера, является необходимость допущения для ледникового периода большей интенсивности циркуляции атмосферы, как предпосылки увеличения количества осадков в нашей глубококонтинентальной области. Это, в свою очередь, намечает и возможность объяснения относительно очень мощного оледенения Восточного Памира, главным условием которого является перенос значительных запасов влаги через высокогорные районы Западного Памира и Бадахшана, представляющие при современной интенсивности циркуляции атмосферы почти непреодолимый барьер для их проникновения на восток.

Что касается до ботанических доказательств того или иного изменения климатических условий, могущего быть увязанным с оледенением, то еще В. Л. Комаров [1896] подчеркивал характерное для современной эпохи на Зеравшане увеличение сухости, налагающее явственный отпечаток на ход развития растительности. Очевидные признаки большей сухости современной эпохи по сравнению с предшествующей отмечаются Н. Ф. Гончаровым, П. Н. Овчинниковым [1935, 1936] в развитии растительности всего Западного Памиро-Алая; они отмечают преобразование растительности эфемеровых лугов в сторону все сильнейшей эфемеризации их компонентов, частичную деградацию лесных ценозов, прогрессивное развитие формации нагорных ксерофитов и т. д. В том же духе высказываются Е. П. Коровин [1941], Ю. С. Григорьев [1941]. Особенно вескими, не допускающими двойного толкования являются наблюдения Ф. Л. Запрягаева [1940] над возобновлением лесообразующих древесных пород на южных склонах Гиссарского хребта. Как оказывается, и в этом наиболее

¹ Косвенно необходимость увеличения количества осадков как предпосылка усиления оледенения намечается к высказываниям геологов [Ронгартен, 1933; и др.] об обусловленности крайней сухостью климата слабого развития современного оледенения и аномально высокого положения снеговой линии на Восточном Памире.

обеспеченном осадками районе показатели иссушения климата совершенно явственны, причем особенно выступает усиление летней засухи, как частное проявление его, характерное как показатель континентализации климата, долженствующей стоять в связи с ослаблением циркуляции атмосферы.

Таким образом, не вскрывая непосредственно климатической специфики ледникового времени, ботанические данные согласно говорят о далеко идущих процессах иссушения, характеризующих послеледниковую эпоху в Средней Азии, и очевидном существовании в относительно недавнем прошлом эпохи значительно более влажной, чем современная. отождествление ее с ледниковой эпохой [Коровин, 1941], а конкретнее с эпохой последнего оледенения, представляется вполне резонным. Была ли эта эпоха одновременно и более холодной, чем современная, и отвечает ли полностью действительному ходу изменения климатических условий выражение «ксеротермизация» остается невыясненным.

Пожалуй, наиболее важными для решения интересующего нас вопроса являются, как кажется, не привлечшие к себе внимания интересовавшихся условиями ледникового периода авторов, признаки значительных колебаний в обводнении страны, установленные для ряда частей нашей области независимо друг от друга, притом с полной определенностью. Д. И. Мушкетов [1915] приводит данные, свидетельствующие об уменьшении стока вод и прогрессирующем иссушении страны по северным склонам Алайского хребта и в прилегающей части Ферганской долины. Эти явления он ставит в связь с постепенной деградацией оледенения. В эпоху большего развития алайских ледников обводнение страны было значительно большим. Не подлежит сомнению, что это могло иметь место лишь при обусловленности оледенения большим, чем современное, количеством осадков, так как никакое понижение температур, какое бы отражение ни получило оно в виде депрессии снеговой линии, не могло бы вызвать усиления обводнения предгорий, размеры которого определяются величиной ежегодного таяния снегов, а не размерами запасов снега и льда, сосредоточенных выше определенной линии.

Еще более яркие данные приводит А. Р. Бурачек [1934] в отношении колебания водного режима Южно-Таджикской депрессии. Для четвертичного периода он фиксирует наличие двух фаз значительного увлажнения климата, отделенных друг от друга более сухой эпохой. И здесь показатели изменения интенсивности эрозионной деятельности рек таковы, что речь может быть только об абсолютном увеличении притока вод, а не о могущем быть обусловленным термическими причинами уменьшении расхода их через испарение и т. п. Тем более, что, в частности, для позднейшей влажной эпохи отмечается слабая выраженность увлажнения климата в пределах самой депрессии, при, очевидно, значительном повышении обводнения за счет усиленного притока вод из высокогорной области, что могло иметь место только при условии увеличения количества осадков в ее пределах, и уж подавно не при ослаблении таяния снегов вследствие понижения температур.

Эти данные в полном согласии с приведенными выше ботаническими склоняют нас в пользу принятия гипотезы Фиккера, рассматривающей ледниковый период Памиро-Алая как эпоху резко повышенного выпадения осадков. Принятием ее, однако, вопрос о термике ледниковой эпохи, имеющей немалое значение и с ботанико-географической точки зрения, не разрешается. Некоторые ботанические факты, по-видимому, могут помочь нам в разрешении его.

Критерием изменения температурных условий в особенности температур вегетационного периода могут служить смещения термически обусловленных пределов распространения отдельных типов растительности или их эдификаторов. Наиболее показательной в этом отношении является динамика высотных пределов распространения древесных пород и об-

разуемых ими ценозов. И можно лишь пожалеть, что исследователи растительности Средней Азии, уделяя немало внимания фиксации высотных пределов распространения как отдельных видов растений, так и типов растительности, не уделяли должного внимания выяснению характера изменения этих пределов во времени. Поэтому данные, на которые мы можем сейчас опереться при попытке решения поставленного выше вопроса, носят случайный характер.

В пределах более обеспеченной осадками части Памиро-Алая произрастание деревьев приурочено в основном к поясу древесно-кустарниковой растительности [Гончаров, 1937]. Однако отдельные древесные породы, в частности арча (*Juniperus seravschanica*), поднимаются значительно выше и могут быть встречены в подходящих местах (например, на крутых, благоприятно экспонированных скалистых склонах) почти на всем протяжении субальпийского пояса, вплоть до границы его с альпийским.

В более сухих районах, например, в бассейне Зеравшана, распространение арчи (*J. seravschanica*, *J. semiglobosa*, *J. turkestanica*) приурочено в основном к субальпийскому поясу. Отдельные деревья встречаются местами до высот 3500—3600 м, произрастая в непосредственном соседстве с ледниками [Киреев, 1936]. На северных склонах Гиссарского хребта, в более западном районе, арчевый лес немного не доходит до нижней линии снегов [Стулов, 1936]. На Туркестанском хребте арчевые заросли, наряду с луговыми формациями, приближаются к ледникам [Никитин, 1936].

Таким образом, весь субальпийский пояс наших гор оказывается лежащим в пределах возможного произрастания арчи. Взгляд на арчевые леса (как и вообще на древесную растительность), как на консервативную составляющую нашей растительности, находит при этом подтверждение в нередких указаниях на сокращение площади, а местами — исчезновение арчевников (и вообще арчи) и распространение за их счет субальпийских луговых или степных формаций. Никаких признаков расселения арчи или какой-либо другой древесной породы, экспансии области их распространения вверх по склонам гор не приводится. Во многих случаях оттеняется отрицательная роль человека, истреблявшего в течение столетий и истребляющего деревья на склонах гор и этим способствовавшего обезлесению многих мест. Но наряду с этим всегда отмечается легкость завоевания мест истребленной древесной растительности другими формациями и необратимость процесса ее вытеснения. Это свидетельствует о неблагоприятности современных природных условий для восстановления или поддержания ее. У верхнего предела своего распространения деревья часто приобретают угнетенный характер. На хр. Петра I, например, абсолютный высотный предел арчи лежит на уровне 3800 м, в то время как древовидная арча не поднимается выше 3000 м. В. И. Липский [1902] отмечает как большую неожиданность нахождение в пределах альпийского пояса, вдали от таких-либо лесов, у перевала Хшир в Гиссарском хребте (высота около 3600 м) «чахлых, ничтожных кустиков арчи, которые совершенно прилепились к скалам и не были видны издали» (с. 143). Подобные данные могут быть истолкованы только как показатель известного регресса ареала арчи у верхнего предела ее распространения и заставляя ставить вопрос о деградации древесной растительности Памиро-Алая не только в форме истреживания древесных насаждений в пределах пояса, где они развиты ныне, но и в форме снижения ее высотного предела. На такого же рода мысли наводят и указания С. И. Коржинского [1896] о рассеянных пятнами в ущельях Алая зарослях *Betula alba* и *Sorbus tianschanica*, представляющих «как бы случайно уцелевшие остатки какой-то иной флоры, игравшей некогда более важную роль в растительности Алая» (с. 65).

Приведенные данные, не противореча установившимся представлениям об иссушении Средней Азии, постепенно все более ограничивающем

роль древесных насаждений в сложении ее растительности, ставят под сомнение предположения о параллельном иссушении потеплении климата, так как общее повышение температур, или достаточной обеспеченности влагой почв горных склонов на грани между субальпийским и альпийским поясами, могло бы отразиться на развитии древесных пород у верхнего предела их распространения только положительно, т. е. должно бы было вызвать смещение этого предела кверху, а не книзу, каковое смещение, по-видимому, имеет место в действительности.

Особенный интерес в связи со сказанным приобретают указания Д. Н. Мушкетона [1915] о распространении насаждений из тянь-шанской ели (*Picea schrenkiana*) в долинах Алайского хребта. Не обнаруживая особенно тесной связи с определенным абсолютным уровнем, высотный предел распространения ельников оказывается здесь стоящим в определенной связи с распространением следов древнего оледенения. Еловые насаждения поднимаются по долинам до того уровня, до которого некогда спустились ледники, и не проникают в те части их, которые покрывались последними. Граница елового леса, совпадая с древнеледниковыми конечно-моренными валами, как бы оттеняет здесь грань между оледеневшими и неоледеневшими пространствами. Эти соотношения едва ли можно объяснить иначе, как допустив, что некогда распространение ели вверх по ломам горных долин встречало реальные препятствия в форме концов, заполнявших их верхние части ледников, до непосредственного соседства с которыми произрастание деревьев не исключалось другими причинами. Следовательно, лес не достигал тогда теоретически мыслимого при данных климатических условиях абсолютного высотного предела. В дальнейшем, очевидно, изменение метеорологических условий было таково, что по мере отступления ледника лес оказался не в состоянии распространиться на освобождавшиеся из-под него пространства и смог лишь сохраниться в пределах ранее занятой им территории. Таким образом, изменение условий, происшедшее со времени максимума последнего оледенения, рисуется здесь как неблагоприятное для развития древесной растительности у верхнего предела ее распространения. Положение, едва ли объяснимое иначе как при условии, что температуры эпохи последнего оледенения на Алае были по меньшей мере не ниже современных.

Что касается до другой климатически обусловленной ботанической границы — нижнего предела альпийского пояса, — то теоретически представляется очевидным, что во время интенсивного оледенения он должен был подвергнуться некоторому смещению вниз, согласно с депрессией снеговой линии. Поэтому некоторая часть пространства, ныне занятых растительностью субальпийского типа, должна была во время оледенения заниматься альпийской растительностью. Общая площадь, занимаемая ею, могла при этом увеличиваться не очень значительно, поскольку экспансия альпийского пояса книзу происходила согласно с сокращением занимаемых им пространств сверху, вследствие депрессии снеговой линии. Но большая слитность площадей с альпийской растительностью, приуроченных к отдельным возвышенностям, безусловно, должна была при этом установиться. И это благоприятствовало, конечно, более широкой миграции собственно альпийских растений. Напротив, смещение нижней границы альпийского пояса кверху, происшедшее позднее, должно было иметь обратный эффект — большее расчленение ареалов отдельных высокогорных видов, т. е. создать благоприятные предпосылки для развития изоляционного (как прогрессивного, так и реликтового) эндемизма в высокогорных флорах.

Основаниями для более обоснованного суждения о величине депрессии границ альпийского пояса в ледниковую эпоху мы не располагаем. Интересно отметить, однако, что во многих частях Памиро-Алая, в частности на южных склонах Гиссарского хребта, переход от субальпийского пояса к альпийскому имеет чрезвычайно резкий характер. Не только

общий облик растительности, но и состав ее изменяются при достижении верхнего предела субальпийского пояса весьма быстро. Большинство характерных представителей альпийского низкотравья и растительности россыпей и скал альпийского пояса обнаруживает весьма отчетливую приуроченность к нему и не спускается ниже его нижней границы даже там, где узко местные условия, казалось бы, вполне благоприятны для этого. Наличие обширных россыпей, лишь в малой степени покрытой растительностью, значительных перелетовывающих или исчезающих лишь к концу лета снежников, в соседстве которых развитие растительности ограничивается крайне сжатыми сроками, изолированных трещиноватых скал и т. п. участков в пределах субальпийского пояса наших гор открывает широкие возможности сосуществования в его пределах элементов собственно альпийской флоры с субальпийскими растениями. Особенно важно учитывать наличие этих условий как предпосылки сохранения альпийских форм там, где они однажды поселились, поскольку само появление их на разобщенных друг от друга и не связанных с альпийским поясом участках может, конечно, встречать различные препятствия. Но они, по существу, должны бы были сохраниться на этих участках в качестве реликтов, если бы в предшествующую эпоху граница альпийского пояса была снижена сколько-нибудь значительно. Между тем отсутствие альпийских реликтов в пределах пояса субальпийской растительности, по крайней мере на склонах Гиссарского хребта, при изобилии местообитаний, пригодных для их произрастания, является фактом. И его едва ли можно объяснить иначе, как тем, что возможности расселения этих растений вне высот, к которым они приурочены теперь, были и в прошлом весьма ограничены. Но допускать это можно лишь при условии, что нижняя граница альпийского пояса не смещалась в недавнем геологическом прошлом значительно ниже ее современного положения.

Насколько указанные соотношения характерны и для других частей Памиро-Алая, пока трудно сказать определенно. По-видимому, в некоторых более восточных районах отдельные типично высокогорные растения спускаются иногда и на более низкие уровни, но в целом четкость нижнего предела распространения собственно альпийских растений и тесная связанность их именно с альпийским поясом представляют, как кажется, явление, вообще характерное для нашей горной страны. Поскольку оно имеет место и при наличии в субальпийском поясе условий, локально благоприятных для произрастания альпийских форм, его приходится связывать с предположением об ограниченном и, возможно, неповсеместном снижении границы между альпийским и субальпийским поясами в прошлом. Вполне возможно, что оно было лишь отчасти обусловлено общеклиматическими, частично же местными (например, снижение летних температур в районах наиболее интенсивного оледенения) причинами. Признаков такого смещения нижней границы альпийского пояса, которое говорило бы в пользу предположения о всеобщем для Памиро-Алая ощутительном снижении температур, мы не усматриваем.

В итоге изложенного мы можем в общих чертах наметить основные особенности климатической обстановки Памиро-Алая, которые характеризовали ледниковую эпоху (или, конкретнее, эпоху последнего оледенения) в отличие от современной.

Для всех высокогорных районов, подвергавшихся оледенению, значительное увеличение количества осадков в эту эпоху представляется неизбежным. В бедных осадками припамирских районах и особенно в пределах Памира собственно это увеличение должно было быть особенно значительным и быть может достигало размеров, намечавшихся Фиккером. Напротив, в ныне более обеспеченных осадками районах западной части хр. Петра I, а особенно Гиссарского хребта, увеличение суммы осадков, безусловно, не могло быть так велико.

Источником влаги, осаждавшейся на горах в форме снега, должны

были быть и в то время так же, как и теперь массы влажного воздуха, приносимые с запада и юго-запада. Большая интенсивность их переноса требует, само собой разумеется, большей интенсивности циркуляции атмосферы в наших широтах. При этом условии понятно, что заключающиеся в более высоких слоях атмосферы дары легко могли оставаться не-растраченными при переносе их над низинами и предгорьями, вследствие чего общее увеличение количества осадков должно было затронуть пустынные районы Средней Азии в гораздо меньшей степени, чем высокогорные. Благодаря большей скорости движения масс воздуха и, вероятно, подъема относительно большей части водяных паров на большие высоты, влияние западных и юго-западных токов воздуха должно было более значительно сказываться и на восточных окраинах нашей страны (собственно Памир), где и находило выражение в выпадении значительных масс снега и интенсивном фирнообразовании на возвышенностях, ныне получающих лишь ничтожное количество осадков. Роль высочайших возвышенностей Северо-Западного Памира как барьера, не пропускающего влажные массы воздуха дальше на восток, должна была при этом несколько ослабиться. В то же время исключительно мощное развитие ледников именно в этом высокогорном узле, при относительно умеренном превышении размерами древнего оледенения таковых современного в западной части хр. Петра I, указывает, что роль последнего как барьера, на котором осаждалась очень значительная часть приносимых юго-западными и западными ветрами на восток Таджикистана осадков, была в значительной мере смазана. И, очевидно, уже в этом, близком к Памиру, районе соотношения между прежними и современными суммами осадков были иными (не столь резкими), чем на Памире и непосредственно у РГО окраины.

Картина изменения метеорологических условий в западной части Памиро-Алая была, по-видимому, более сложной. Здесь прежде всего обращает на себя внимание резкое несоответствие развития древнего, а равно и современного, оледенения современному распределению осадков. Оледенение и теперь, и в прошлом приурочено почти всецело к бассейну Зеравшана и рекам, имеющим сток в Ферганскую долину. Но их бассейны получают лишь ограниченное количество осадков, и цифра, полученная на основании показаний дождемера на Зеравшанском леднике (940 мм — среднее за три года; ср. [Коновалов, 1936]), являющаяся высшей для этих районов, занимает исключительное положение. В других частях бассейна Зеравшана мы имеем дело с показателями, примерно в 3 раза более низкими. Напротив, южные склоны Гиссарского хребта, вероятно, на большей части своего протяжения получают количества осадков более 1000 мм, и зарегистрировано выпадение их в количествах до 1800 мм в год [Гончаров, 1937]. Роль Гиссарского хребта как барьера, задерживающего осадки и обуславливающего сухость пространств к северу от него, выступает весьма резко. Поэтому даже значительное общее увеличение количества осадков на западе Памиро-Алая без некоторого перераспределения их в пространстве едва ли могло бы вызвать интенсивное оледенение к северу от гребня Гиссарского хребта, не отразившись соответственным развитием ледников в наиболее высоких частях его южных склонов. Другим обстоятельством, благоприятным для образования и поддержания ледников в современную эпоху, является распределение осадков по вертикали, и именно уменьшение количества их с переходом в собственно высокогорную область Ч Судя по глазным наблюдениям над таянием снежников, наиболее выдвинутые к югу массивы и цепи Гиссарского хребта должны испытывать это явление в значительно меньшей степени, чем водораздельная цепь, по отношению к которой они

Для высоты 3930 м (перевал Мура) констатировано выпадено лишь около 000 мм осадков в год [Гончаров; 1937], т. е. в 2—3 раза меньше, чем в лесном поясе юга Гиссарского хребта.

играют роль заслонов, задерживающих осадки. Но как раз именно эти, наиболее ими обеспеченные части хребта, лишены следов оледенения.

При большей интенсивности циркуляции атмосферы значение Гиссарского хребта и отдельных его цепей, как препятствий для переноса влажных масс воздуха на север и северо-восток, должно было заметно снизиться. Наряду с этим, очевидно, имело место смещение (или экспансия) кверху пояса максимума осадков, снятие того «перелома» в изменении количества их по мере подъема в горы, который приурочен сейчас по-видимому, к тому или иному уровню в пределах субальпийского пояса. Одно это, даже без общего увеличения массы осадков сверх выпадающей сейчас в наиболее обеспеченных ими частях Гиссарского хребта, должно было в корне изменить условия этой горной страны в смысле предпосылок ее оледенения. Вместе с тем, поскольку допущение экспансии пояса максимума осадков едва ли может быть исключено, отпадает надобность в предположении об особо значительном увеличении их количества в среднегорном поясе. Иными словами, общее увеличение количества осадков в определенную эпоху должно было выразиться не в равномерном повышении количества их на всех уровнях и на всем протяжении горной страны, но преимущественно в резком обогащении осадками высокогорья и в относительно большем обогащении ими более севернее расположенных горных цепей.

Нет, однако, никаких оснований для предположения, что различия между северными и южными частями Западного Памиро-Алая были при этом вовсе сnivelированы. Южные склоны Гиссарского хребта, очевидно, представляли и при тогдашней обстановке область наибольшего обилия осадков на всех уровнях. И в этой связи крайне слабое развитие следов древнего оледенения на Гиссарском хребте производит неожиданное впечатление. Едва ли можно, вслед за С. В. Калесником [1936], объяснить это почти повсеместным разрушением этих следов послеледниковой эрозией, идущей особенно интенсивно, в связи с продолжающимся поднятием хребта. Но мне кажется, что последнее обстоятельство подсказывает другое объяснение существующему положению вещей. Высоты водораздельной цепи более южных частей Гиссарского хребта сейчас таковы, что к собственно нивальному поясу относятся лишь его части, очень ограниченные по площади. При снижении снеговой линии на 400—500 м, вероятном для последней ледниковой эпохи, площадь нивального пояса заметно увеличилась бы и оледенение могло бы достигнуть значительного развития. Но если высоты Гиссарского хребта, продолжающего подниматься и ныне, были в названную эпоху хотя бы на несколько сотен метров меньше современных, возможность этого отпала бы. Это, вероятно, и имело место в действительности, почему и отсутствие или крайне слабое развитие следов древнего оледенения на южных склонах Гиссарского хребта едва ли является иллюзорным. Если в более древнюю ледниковую эпоху депрессия снеговой линии была значительнее, то соответственно и высоты Гиссарского хребта должны были уступать современным на более значительную величину.

Подчеркнутое нами выше отсутствие признаков снижения нижней границы пояса альпийской растительности именно на Гиссарском хребте может также объясняться указанным изменением высотных соотношений. Нижняя граница альпийского пояса во время оледенения должна была лежать здесь на уровне абсолютно более низком, чем современный, но альпийская растительность могла при этом не выходить за пределы тех конкретных участков поверхности отдельных цепей, к которым она теперь приурочена, ибо эти участки сами лежали тогда на более низком уровне.

Существенной чертой современного климата Памиро-Алая, бесспорно, сохранявшейся и в ледниковую эпоху, является резко выраженное преобладание зимних осадков, представляющее вообще характерную зональную особенность климатов соответствующих широт. Благодаря это-

му выпадение подавляющей массы осадков в форме снега имеет место не только в высших частях гор, но и во всем субальпийском поясе. Сообразно с этим, если средние температуры в высокогорной части страны были в ледниковое время умереннее современных, это едва ли могло отразиться сокращением выпадения твердых и увеличением жидких осадков, какое могло бы отрицательно отразиться на развитии ледников. Ограничивающим его фактором могли явиться лишь летние температуры. Однако в условиях менее континентального, чем современный, климата они едва ли могли быть выше теперешних, даже если среднегодовые температуры были повышены. В то же время увеличение облачности могло явиться немаловажным фактором, задерживающим таяние снега и льда, и отчасти нивелирующим столь резкие теперь различия в условиях снегонакопления в зависимости от экспозиции склонов.

Возможным, а по ботаническим соображениям и необходимым является допущение для более низких уровней всей Гиссаро-Зеравшанской горной страны менее резко выраженной летней засухи. Речь идет отнюдь не о снятии противоположности между избыточно влажным зимне-весенним и сухим летним сезонами, но о смягчении сухости последнего. И в настоящее время в отдельных наиболее богатых осадками частях Гиссарского хребта период полного бездождия сокращается до 2 месяцев. В эпоху, более богатую осадками, сумма их за летние месяцы могла оставаться весьма умеренной. Но, вероятно, засуха была более кратковременной, а главное — не непрерывной. Несколько средней силы дождей среди лета внесли бы в условия жизни растений наших гор весьма глубокие изменения, устранив те явления иссушения, которые в настоящее время наблюдаются среди лета так резко в поясе древесно-кустарниковой растительности и почти так же в субальпийском.

Незначительное увеличение годовой суммы осадков при смягчении более длительной здесь летней засухи несколькими дождями оказало бы большое влияние и на растительность предгорий Гиссарского хребта, придав ей менее резко выраженный эфемерный характер и поддержав существование более обильных, чем теперь, деревьев и кустарников.

Какое же состояние растительности страны должно было отвечать намеченным выше климатическим условиям последней ледниковой эпохи?

Растительность альпийского пояса, смещавшегося, как нам кажется, на несколько меньшие высоты, согласно с депрессией снеговой линии, была, очевидно, в своих основных чертах сходна с современной, как сходны были и определявшие ее существование условия среды. Мезофильный характер альпийской растительности в целом представляет вообще устойчивую ее черту, связанную с крайней краткостью бесснежного сезона, умеренностью летних температур и наличием практически непрерывного увлажнения почвы в течение вегетационного периода, как за счет таяния снежников и пределах самого альпийского пояса, так и за счет подтока вод из вышерасположенного нивального. Однако как уже отмечал П. Н. Овчинников [1941], процессы ксерофитизации охватывают в Средней и Центральной Азии и растения альпийского пояса, вырабатывающие в процессе ее целый ряд приспособлений, направленных либо к предохранению от иссушения вегетативных органов, либо (чаще) созревающих семян (вздутоплодность — физиокарпия). Приспособления эти наблюдаются и у форм, не связанных генетически с местными растениями более низких уровней, так что выработка их в определенных случаях именно в пределах альпийского пояса не вызывает никаких сомнений. Это относится, например, к вздутоплодным формам рода *Draba* (*D. physocarpa*, *D. oreades* и др.). Характерно и чрезвычайное усиление опушенности листьев у некоторых среднеазиатских видов рода, приуроченных всецело к альпийским высотам. Эти приспособления едва ли могут быть истолкованы как результаты преобразований, происшедших под влиянием увеличившейся сухости климата в послеледниковое время, и, по крайней мере,

ком случае возможность более северного распространения мезофильных лиственных лесов и утеснения ими степной растительности в среднегорном поясе не должна нами упускаться из виду. Относительное обилие мезофитных лесных реликтов в бассейне Зеравшана быть может является аргументом в пользу такого допущения, заставляя считать вероятной относительно недавнюю деградацию формаций, с которыми они генетически связаны в районах их произрастания.

Если сделанное предположение подтвердится, косвенным следствием этого явится вывод об относительно большей изолированности в эпоху оледенения безлесных формаций высокогорья Зеравшанского, Туркестанского и Алайского хребтов от таковых их подножия и предгорий.

Растительность субальпийского пояса в связи с большим развитием древесных насаждений не только в поясе лесов, но и в его пределах, несниженностью абсолютного высотного предела распространения древесных пород и очевидной депрессией нижней границы альпийского пояса, вероятно, была менее самобытной, чем в настоящее время. Луговые формации субальпийского пояса и теперь во многом сходны с таковыми нижележащего пояса древесно-кустарниковой растительности. В эпоху, более влажную, сходство это могло лишь усиливаться, роль же умеренно ксерофилизированных лугов в сложении субальпийской растительности, так же как и роль древесно-кустарниковых насаждений, должна была увеличиваться. Таким образом, будучи менее выражен пространственно (вследствие сближенности границ поясов альпийской и древесно-кустарниковой растительности), субальпийский пояс должен был и по самому существу своей растительности несколько «обезличиваться» прежде всего в смысле смягчения отличий, ныне существующих менаду нею и таковой нижележащего пояса. Развитие арчевников там, где они приурочены к субальпийскому поясу, должно было быть более интенсивным, в то время как чередующиеся с ними в северных частях Памиро-Алая степи, вероятно, в большей или меньшей степени замещались ксерофилизированными лугами. Некоторая ксерофилизованность лугов наших гор должна представлять, видимо, древнюю и устойчивую их черту, так как наличие более или менее выраженной летней засухи — в силу устойчивых особенностей распределения давления атмосферы и, следовательно, циркуляции ее в субтропических широтах — приходится рассматривать, как нечто искони определявшее некоторые черты растительности интересующей нас области.

Особенно интересным представляется вопрос о судьбах так называемых фриган или формаций нагорных ксерофитов, ныне особенно характерных для субальпийского пояса гор Памиро-Алая. Все исследователи единодушны в оценке этих формаций, как находящихся в процессе прогрессивного развития и процветающих в современную эпоху. Не подлежит сомнению, что условия ледникового периода, напротив, были именно для данного трша растительности отчетливо неблагоприятны. И предположение о становлении и развитии его в нашей области в послеледниковое время [Гончаров, Овчинников, 1935, 1936] с первого взгляда кажется поэтому обоснованным¹.

Однако против него говорит чрезвычайная флористическая самобытность фриган. При тесной связанности друг с другом нагорно-ксерофитных фракций флор различных частей Передней и Средней Азии, свидетельствующей об общности их генетических корней и сходстве исторических судеб, они проявляют весьма значительную дифференцированность элементов, слагающих их в каждом отдельном случае. Богатый вообще эндемизм флор Средней и Передней Азии находит в ряду входящих в их состав нагорных ксерофитов особенно яркое выражение. Памиро-Алай отнюдь

¹ Сходные взгляды в отношении фриган (*Dornpolsterformation*) Малой Азии высказывает К. Краузс [Krause, 1940]. Наши сомнения, обосновываемые ниже, в полной мере распространяются и на анализируемые им частные случаи становления фриган.

не представляет исключения из этого правила. Напротив, количество памиро-алайских эндемиков в ряду растений, характерных для наших фриган, весьма велико¹. Многие из них обладают узколокализированным распространением, что свидетельствует о значительной древности процесса дифференциации соответствующих групп растений в пределах нашей области. Все это трудно бы было понять при отказе от допущения, что и тип растительности, с которым связано существование их, также является относительно древним. Для меня лично необходимость допущения длительного существования нагорно-ксерофитных формаций в пределах Памиро-Алая представляется очевидным. Но условия ледниковых эпох не могли не наложить на их развитие своего отпечатка. Наиболее ярким их отражением явилась локализация фриган на участках, наименее благоприятных для развития формаций, слагаемых менее засухоустойчивыми растениями, и, вероятно, полное исчезновение в отдельных районах страны. Быть может именно с этим следует связывать узкую ограниченность одних и расчлененность ареалов других видов нагорных ксерофитов, не всегда объяснимую ныне действующими факторами, могущими рассматриваться как ограничители их распространения.

Особое положение в ряду современных типов растительности Памиро-Алая занимают высокогорные пустыни центрально-азиатского типа и сопутствующие им интразональные формации, приуроченные к Памирскому нагорью. Важным обстоятельством, установленным опытными работами Баранова, Райковой и их сотрудников, является большая чуткость как отдельных компонентов высокогорной пустыни, так и растительных ассоциаций ее как комплексов к изменениям в обводнении субстрата. Поэтому очевидно, что большее обилие осадков в ледниковую эпоху, в частности, большая заснеженность горных хребтов Памира, обеспечивавшая значительно лучшее обводнение его долин и котловин в летнее время, должно было отразиться существенными изменениями в их растительности. С одной стороны, можно думать, собственно нагорно-пустынные формации кое-где уступали место заболоченным лугам и лугоподобным сообществам, в настоящее время более узколокализированным. С другой стороны, сами пустыни могли обладать — по меньшей мере местами — более обильной растительностью, чем теперь. В частности, при комплексном характере их ассоциаций можно предполагать, что отдельные их фракции, требующие для своего развития несколько большего увлажнения субстрата, иногда приуроченные к местам скопления снега, занимали относительно большие площади, т. е. что соотношения между отдельными слагаемыми комплексных ассоциаций изменялись таким образом, что покрытие субстрата растениями в целом увеличилось. Ведущие компоненты растительности высокогорных пустынь вероятно были те же, что и теперь, и поэтому палеонтологические документы, если такие нашлись бы в отложениях ледникового времени, отразили бы, вероятно, лишь наличие определенного сходства между тогдашней и современной флорой, но не существование отличий в соотношениях между их элементами, а следовательно, и в общем характере растительности страны. Для предположения, что растительность Памирского нагорья носила во время оледенения черты принципиального несходства с современной, едва ли есть основания².

Подводя итог сказанному выше, мы приходим к общему выводу, что горная растительность Памиро-Алая во время четвертичного оледенения,

¹ Сравнить данные о распространении памиро-алайских видов р. *Cousinia* [Юзепчук, 1940].

² E. S. Deevoy [1937] на основании данных пылецевого анализа также приходит к выводу о сходстве растительности Падака в последнюю межледниковую эпоху с современной. На сходство условий этих эпох указывает и Wadeholse [1935] на основании изучения растительных остатков из четвертичных отложений Кашмира. Эти выводы косвенно подкрепляют наше мнение о характере растительности Памира.

и прежде всего — в последнюю ледниковую эпоху, отличалась от современной преимущественно количественными признаками. Все типы современной растительности во время последнего оледенения уже были налицо. В свою очередь, таких формаций, которые бы вовсе отсутствовали в настоящее время, тогда, по-видимому, уже не было. Напротив, соотношения между отдельными растительными группировками, играющими ту или иную роль и в современную эпоху, были в ледниковое время существенно иными, в силу чего общая картина растительности страны значительно отличалась от современной.

Мы не делаем сейчас попытки реконструировать картину растительности предгорий и низин Памиро-Алая в ледниковую эпоху. Ограничимся в отношении нее лишь указанием, что общие изменения климатических условий, вызывавшие развитие и деградацию оледенений, не могли, конечно, не находить того или иного отражения и внегорной страны собственно. Количественное выражение этих изменений (в частности, изменение суммы осадков) могло быть вне высокогорных районов менее значительным, сообразно с чем и изменения растительности пониженных частей страны, кроме разве непосредственно примыкающих к высокогорным районам, были, вероятно, менее существенны. Во всяком случае для предположения о нарушении преемственности в развитии пустынной растительности восточной части бассейна Амударьи, древность исторических корней которой работами М. Г. Попова [1923, 1927] выяснена в достаточной мере, мы не имеем оснований.

Сущность изменений растительности, происшедших после максимума (последнего) оледенения, в общем получила уже правильное отражение в высказываниях В. Л. Комарова, Н. Ф. Гончарова, П. Н. Овчинникова, Е. П. Коровина. Представление о них легко составить, сопоставив данные о современной растительности Памиро-Алая со сделанными выше реконструкциями. Пожалуй, основным по своему значению является процесс общей деградации мезофильной лесной растительности, как в смысле изреживания древесных насаждений, так и сокращения площадей, ими занимаемых. Последнее имело место как в рамках высотных и горизонтальных пределов, к которым ныне приурочено развитие древесной растительности, так, очевидно, и вне их, поскольку, по-видимому, в ледниковое время имела место некоторая экспансия лесов как в вертикальном направлении, так и в горизонтальном, т. е. лесная растительность пользовалась вообще более широким распространением.

Деградация лесов у верхнего предела их распространения в горах, при одновременном поднятии вверх нижнего предела альпийской растительности, должна была способствовать широкому развитию растительных формаций, характерных для пояса субальпийской растительности, и более отчетливому оформлению его. Безлесие субальпийского пояса, наилучше выраженное в пределах Гиссаро-Дарвазского района, где оно особо оттеняется относительно интенсивным развитием лесов в среднегорном поясе, по-видимому, представляет недавно определившуюся его черту. Наряду с полным (или почти полным) освобождением его от древесных насаждений, в послеледниковое время имело место значительное распространение в пределах субальпийского пояса нагорно-ксерофитной растительности, за счет сокращения площадей, занимаемых луговыми формациями, безусловно, игравшими очень видную роль и в период частичной облесенности субальпийских высот. Однако явно прогрессируя в настоящее время, нагорно-ксерофитная растительность и сегодня еще не достигла в пределах Памиро-Алая такого распространения, которое объяснимо бы в полной мере ее богатство самобытными элементами и положительно повсеместную встречаемость при наличии подходящих внешних условий. Развитие ее в послеледниковую эпоху характеризуется прежде всего завоеванием ею все новых и новых участков. Указанные же обстоя-

10*

тельства требуют для своего объяснения предположения о некогда большем, чем теперь, распространении и данного типа растительности. Мы отмечали также, что особенности характерных ее компонентов заставляют предполагать относительную древность ее существования не только вообще, но и в частности в пределах Памиро-Алая. Выходом из создавшегося положения может быть только допущение, что ледниковому периоду вообще, или более поздним фазам оледенения у нас предшествовала эпоха более сухая, чем современная. Признаки ее мы, по-видимому, и находим в действительности. Указания А. Р. Бурачека (1934) на существование в рамках четвертичного периода длительной фазы крайне скудного обводнения территории Южно-Таджикской депрессии, после которой наступила эпоха большого обводнения, смыкающаяся с современной, указывают нам путь для соответствующих историко-фитогеографических и палеоклиматологических изысканий. Поскольку этой сухой эпохе, в свою очередь, предшествовала более влажная, законное предположение, что мы имеем дело с отражением одной из межледниковых эпох, разграничивающей две плювиальные эпохи, с которыми естественно связывать интенсивное развитие оледенений. К этой-то сухой (притом длительной!) межледниковой эпохе, вероятно, и было приурочено максимальное развитие нагорно-ксерофитной растительности, подвергшейся затем — во время позднейшего оледенения — значительной деградации, а теперь — в послеледниковую эпоху — вновь прогрессирующей параллельно с происходящим иссушением климата.

Вопрос о дифференцированном рассмотрении отдельных ледниковых и межледниковых эпох, как этапов в развитии растительного мира, оканчивается, таким образом, назревшим и в нашей области. Имеющиеся данные не позволяют пока наметить особенности каждой из эпох четвертичного периода. Но факт повторности оледенений и возможные различия специфики межледниковых эпох во всяком случае не должны упускаться из виду. Изложенные выше соображения относятся прежде всего к последней из ледниковых эпох, и, в более общей форме, могут быть распространены не столь на ледниковый период вообще, сколь на каждую из более древних ледниковых эпох в частности. Однако не подлежит сомнению, что кроме общих черт каждая ледниковая эпоха могла отличаться и теми или иными специфическими особенностями физико-географических условий. Для горной страны, переживающей по сей день процесс интенсивного, притом неравномерного, поднятия, это не только возможно, но практически неизбежно, даже вне зависимости от возможного несовпадения общеметеорологических условий отдельных ледниковых эпох. И подлинная картина развития растительности Памиро-Алая окажется, безусловно, более сложной, чем это намечено в нашем вынужденно схематизированном ее освещении.

ОСНОВНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛАНДШАФТОВ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ¹

Изучение растительного мира высокогорных областей земного шара давно уже привлекало к себе внимание исследователей. Крупнейшие представители исторического направления в фитогеографии придавали ему исключительное значение, видя в нем не только путь к раскрытию явлений, связанных со становлением высокогорных флор как

¹ 71, отожжено па чрезвычайном собрании ВБО, посвященном 30-летию Общества 21 января 1947 г.

таковых, но и ключ для раскрытия общих линий истории развития растительного мира Земли. Достаточно вспомнить имена Гукера, Геера, Энглера, Христа, Краснова, Кузнецова, Шода и многих других, специально занимавшихся изучением генезиса высокогорных флор именно в этой широкой постановке проблемы, чтобы представить сколь видное место отводится ей в ботанико-географической литературе исторического (генетического) направления.

Вопросы происхождения и истории развития высокогорных флор являлись предметом преимущественного внимания флористов и систематиков. Естественно поэтому, что наряду с исследованием отдельных флористических комплексов, их расчленением на различные географические и генетические элементы и т. п., выдающееся значение имели работы монографического характера, посвященные изучению истории развития и географического распространения отдельных родов и групп растений, характерных для высокогорных флор. Последнее направление, принесшее науке много весьма ценных и тщательно обоснованных выводов, представлялось применительно к высокогорным флорам особенно благодарным. Этому благоприятствовало то, что представители некоторого — в общем ограниченного — числа родов высших растений играют выдающуюся роль в сложении высокогорных флор даже весьма отдаленных друг от друга областей. Поэтому расшифровка их (этих родов) истории неизбежно становится в известной мере и расшифровкой истории становления тех флористических комплексов, с которыми их судьбы так тесно связаны. Этим же обусловлено и то обстоятельство, что в исследованиях, посвященных вопросам генезиса отдельных высокогорных флор или характерных групп высокогорных растений, установление межобластных связей, исторической сопряженности процессов развития флор отдельных фитогеографических областей как смежных, так и весьма удаленных друг от друга занимало всегда видное место.

Заманчивость анализа высокогорных флор как средства познания истории развития растительного мира Земли усугубляется тем, что современный — контрастный — рельеф земной поверхности не представляет нечто искони и непрерывно существующее. Напротив, данные исторической геологии убедительно показывают, что образование ныне существующих высокогорных областей относится к числу относительно поздних преобразований лика Земли. Будучи разновременным в различных частях ее поверхности, образование областей с высокогорным рельефом приурочено все же к довольно ограниченному по длительности периоду. Во всяком случае основные высокогорные области, существующие теперь, сложились как таковые в течение третичного периода. Благодаря этому вся их история (как областей высокогорных) укладывается в рамки того времени, когда вся поверхность Земли уже успела заселиться флорами в широком смысле слова современного типа, — флорами, ведущее место в составе которых занимают покрытосеменные растения. Это дает нам возможность, не выходя за пределы того круга фактических данных, которые при сегодняшнем состоянии науки являются основным «золотым фондом» исторической фитогеографии, пытаться воссоздать ход истории развития высокогорных флор с самого ее начала, брать за исходную базу для наших рассуждений то состояние земной поверхности и существовавшего на ней растительного мира, уже в принципе подобного современному, при котором флор высокогорного типа еще вообще не существовало. Напротив, когда речь идет о флорах другого типа, мы обычно принуждены рассматривать конкретно лишь позднейшие этапы истории их развития, принимая за исходную базу некоторое состояние этих флор в более или менее отдаленном прошлом, но не затрагивая проблемы самого становления, первоначального формирования их. История высокогорных флор, безусловно, несмотря на специфические трудности познания, связанные

с крайней редкостью сохранения ископаемых остатков их элементов, может быть нами познана относительно полнее именно потому, что она вся «на виду» у нас, что начало ее не теряется в той дали времен, в которую нас уводит изучение более отдаленных этапов истории развития наиболее многообещающих в аспекте исторической фитогеографии невысокогорных флор. Немногочисленность видового состава высокогорных флор и относительная простота его в смысле решительного преобладания представителей небольшого количества семейств создают вместе с тем определенные благоприятные методические предпосылки для работ по их изучению. И эта относительная легкая обозреваемость высокогорных флор сыграла, очевидно, немалую роль как при выборе их в качестве объектов детального историко-фитогеографического изучения, так и в успешности реализации ставившихся исследователями в этой плоскости задач.

Стремление к установлению флористических связей между различными областями нашло отражение в преимущественном решении многими исследователями проблемы происхождения их элементов прежде всего в чисто географическом аспекте, в выяснении, откуда получила соответствующая высокогорная флора те или иные свои элементы, дериватами какой другой (также высокогорной или невысокогорной) флоры они являются. Другой вопрос, обычно обсуждаемый исследователями, — вопрос о времени формирования определенной высокогорной флоры, о том, когда сложилась она, с какого времени входят в ее состав те или иные элементы, сближающие ее с другими флорами или свойственные ей в отличие от них.

Значительно меньше внимания уделялось до сих пор выяснению условий образования высокогорных флор и самого хода преобразований слагающих их элементов, вопросу о том, как складывались высокогорные флоры, а равно вопросу о причинной обусловленности определенного хода процессов их формирования, о том, почему они складывались так, а не иначе.

Так, например, многие исследователи обращали внимание на выдающуюся роль элементов азиатского происхождения в сложении высокогорных флор Европы и Америки. Но в отношении того, почему именно дериваты азиатских флор сыграли такую роль в формировании высокогорных флористических комплексов не только Азии, но всего северного полушария, дело ограничивалось высказыванием соображений лишь самого общего характера. Не получила еще своего полного истолкования и общеизвестная «двуликость» многих высокогорных флор, часть элементов которых обнаруживает теснейшие исторические связи с невысокогорными флорами смежных пространств, другая — с флорами подчас весьма отдаленных высокогорных областей. То же самое можно сказать и об известной противоречивости отношений между высокогорными и невысокогорными флорами, в смысле различного тяготения ведущих их элементов, противоположных особенностей в отношении развития эндемизма и пр. Напомним, для примера, соотношения между высокогорными и невысокогорными флорами Центрального Китая и Японии. Если для лесных флор этих стран характерно очень глубокое сходство, то высокогорные флоры совершенно несходны друг с другом, причем центрально-китайские обнаруживают очевидное и глубокое сходство с флорами востока Центральной Азии, японские же — с берингийским. Высокогорные флоры Северо-Западной Африки являются ярким примером повышенной самобытности состава по сравнению с флорами окружающих пространств, увеличения роли эндемиков в сложении флоры по мере подъема на большие высоты. Относительно сильно развитый эндемизм характерен для высокогорной флоры Альпов, если сравнить ее с невысокогорными флорами Средней Европы. Напро-

тив, высокогорные флоры Центрального Китая выглядят в сравнении со смежными лесными флорами, с их выдающимся самобытным эндемизмом, относительно «бледными» в этом отношении. Слабое развитие эндемизма характерно для флоры альпийского пояса Гиссарского хребта и некоторых других гор Средней Азии, в то время как те же горы на более низких уровнях служат пристанищем большого количества и притом весьма самобытных эндемичных форм.

Если вопросы этого рода не получили должного освещения в аспекте флористическом, то это тем более можно сказать о развитии тех ландшафтных комплексов, которые приурочены к высокогорным областям, и в рамках которых осуществляется жизнь растений, слагающих соответствующие флоры. Нельзя сказать, чтобы вопросам экологии высокогорных растений и фитоценологии высокогорной растительности уделялось вообще мало внимания. Отнюдь нет! Напротив, в частности Альпы, включая и их высокогорные части, являются одной из классических областей экологии растений и фитоценологии. Но в отличие от исследований флористических, фитоэкологические работы по высокогорным областям посвящаются полностью или почти полностью изучению современных соотношений между растениями и средой, иногда в той или иной степени освещая динамику растительности в рамках ограниченного времени. Как правило, проблема развития высокогорной растительности не ставится в них как проблема историческая. И это затрудняет столь необходимое сближение их с исследованиями флорогенетическими и проверку и обоснование выводов последних на основе первых. Отсюда и своеобразный «кризис» во флорогенетическом направлении, которое само, своими методами, не может разрешить всех частных вопросов, решение которых необходимо для полного и всестороннего понимания процессов истории развития высокогорных флор.

Исследователи давно уже обратили внимание на то, что классические высокогорные флоры обнимают формы растений, различные по своей экологии, по особенностям своего приспособления к существованию в условиях высокогорных пространств. Связь их с определенными типами местообитаний в каждой отдельной области нетрудно было подметить. Но обманчивое сходство различных высокогорных флор в отношении их систематического состава несколько отвлекало внимание от вопроса об исторической связанности этих форм с разными ландшафтными комплексами, в свою очередь, приуроченными к определенным географическим областям. Да и само существование различных высокогорных ландшафтов, хотя и противостоящих каждый в отдельности каким-то смежным с ними ландшафтам невысокогорным, на практике в значительной мере недооценивалось, а порой и игнорировалось. И многие выводы, получавшиеся в результате изучения растений или растительности определенной высокогорной области, в частности Альпов, сознательно или бессознательно распространялись на остальные высокогорные области, растительность которых, хотя в новейшее время, обычно, и с различными оговорками, часто рассматривалась как растительность альпийская.

Между тем самобытность различных высокогорных ландшафтов достаточно велика, и пришло уже время фиксировать на ней внимание, оттенить сколь различные в деталях условия определяют формирование высокогорной растительности в разных частях земной поверхности, сколь неодинакова причинная обусловленность и тех морфолого-экологических преобразований, которым подвергаются растения, проходя путь превращения в высокогорные формы — ореофиты — в условиях высокогорного ландшафта того или иного типа.

Классическим типом высокогорного ландшафта является альпийский ландшафт. В своем типичном выражении он свойствен Альпам, Кавказу, Алтаю, Центральному и Восточному Тянь-Шаню (особенно северным его цепям), горам восточной окраины Центральной Азии и ряду других высокогорных областей. Он наиболее ярко выражен в горах с резкими «альпийскими» формами рельефа своих высших частей, главное же в горах, достигающих своими вершинами области вечных снегов. Влияние ее в большей или меньшей степени сказывается и на природе примыкающего к ней альпийского пояса этих гор. В соответствии с этим альпийский ландшафт, более чем другие высокогорные ландшафты умеренного пояса, обнимает типично аднивальные растительные группировки и может в целом рассматриваться как аднивальный ландшафт.

Типичными для альпийского типа ландшафта, определяющими характер растительности и направленность ее развития, являются следующие условия: а) обильный снеговой покров, делающий подавляющее большинство мест, пригодных для поселения растений по своим эдафическим условиям, хорошо защищенными от зимнего холода; соответственно этому, местные различия в мощности снегового покрова отражаются на развитии растительности прежде всего не как различия в степени защищенности местообитаний, а как фактор, определяющий время освобождения от снега той или иной части субстрата и, следовательно, длительность вегетационного периода; б) достаточное увлажнение основных местообитаний, первоначально за счет таяния снегового покрова, а затем поддерживаемое в большинстве альпийских областей регулярно выпадающими летними осадками, а также продолжающимся в течение большей части лета таянием снежников в пределах альпийского пояса и притоком талых вод из вышележащего нивального; в) почти повсеместно хороший дренаж обитаемых растениями участков, вследствие условий рельефа, обеспечивающих более или менее быстрый сток поверхностных вод и неподвижность грунтовых; г) отсутствие вечной мерзлоты почвы и сколько-нибудь значительного зимнего промерзания ее, несмотря на очень низкие среднегодовые температуры.

Все эти условия выражены в полной мере в горах той части умеренного пояса, где имеет место более или менее равномерное распределение осадков в течение года при общем относительном их обилии. В областях с муссонным климатом они легко повторяются, если сокращение количества зимних осадков остается умеренным. В условиях подчеркнуто континентального климата с суровыми малоснежными зимами развитие типичного альпийского ландшафтного комплекса встречает серьезные препятствия. То же имеет место и в субтропических высокогорных областях с резко выраженной летней засухой. Влияние последней, однако, может значительно умеряться термическими воздействиями и притоком вод со стороны нивального пояса. Недостижение вершинами гор снеговой линии ограничивает возможность типичного и всестороннего развития альпийского комплекса вне областей с наиболее отвечающей его особенностям общеклиматической обстановкой.

Характернейшим типом альпийской растительности являются низкотравные ковровые формации. Они образованы травянистыми многолетниками-микротермами (= хекистотермами) и, как тип фптоценозов, тяготеют к луговой растительности. В образовании их принимают участие различные злаки (представители рода *Poa* и др.). виды *Primula*, *Ranunculus*, *Gentiana*, *Potentilla*, *Pedicularis*, *Cerastium*, *Luzula*, *Astragalus*, *Androsace*, *Trifolium*, некоторые осоки и т. д. В более каменистых местах обычно выделяются многочисленные виды *Saxifraga*, *Draba* и др. Растения эти обычно низкорослы, часто растут дерновинками или компактными кустиками. Типичные компоненты альпийской (в узком смысле слова) растительности — всегда мезофиты; некоторые черты ксероморфизма могут

быть присущи отдельным компонентам альпийских формаций, но настоящих ксерофитов в их составе нет. Участки с избыточным увлажнением могут наблюдаться как локализованное явление, обусловленное обильным притоком текучих вод, но не застоем их. Растительность таких участков, образованная главным образом мхами, гигрофильными осоками и злаками, некоторыми видами *Ranunculus*, *Pedicularis* и другими, носит мезогигрофильный характер.

Термически обусловленные черты строения альпийских (в узком смысле) растений являются отражением процесса приспособления к использованию дефицитного летнего тепла, при кратком вегетационном периоде. Приспособления к противостоянию вредному влиянию зимней стужи развиты слабо, так как при раннем установлении и непрерывном в течение зимы существовании мощного снегового покрова их жизненное значение невелико.

Генетически альпийские формы растений оказываются довольно разнообразными по своему происхождению. Но в своей подавляющей части они тяготеют к арктотретичному флористическому комплексу (в смысле Энглера [Engler, 1879—1882, 1905, 1916]). Значительное большинство родов, к которым принадлежат характернейшие компоненты альпийских формаций, имеет азиатское происхождение. Они являются, как правило, дериватами элементов горной мезофильной растительности различного типа (осветленные леса, луга, каменики и скалистые обрывы и т. п.), существовавшей первоначально в лесном окружении.

В горах Восточной Сибири и областей, тяготеющих к побережьям Тихого океана, широким распространением пользуются привершинные безлесные формации, существенно отличные по своему облику и составу от альпийских. В лице этих гольцов мы имеем особый самобытный тип высокогорного ландшафта. Типичные гольцы — нередко значительные по протяжению возвышенности, поднимающиеся выше высотного предела лесов, но не настолько высоко, чтобы достигнуть снеговой линии. Для них характерны пологие, более или менее выровненные формы вершин, обусловленные отчасти характером поднятия соответствующих гор, а отчасти особенностями физико-географического процесса в областях, к которым гольцы приурочены (преобладание разрушения атмосферными воздействиями выдающихся элементов рельефа с сохранением обломочного материала *in situ* и выравниванием поверхности вершин надводной эрозией, способствующей развитию контрастных форм рельефа).

Область развития гольцов характеризуется суровостью зим и умеренностью, или просто скудостью (часто резко выраженной) зимних осадков. Напротив, летние осадки выпадают в изобилии (вблизи Тихого океана) или во всяком случае в количестве, достаточном для исключения всякого проявления засухи (в глубинных областях Восточной Сибири).

Особенности климата и форм поверхности гольцов определяют: а) наличие скудного или умеренного снегового покрова, дающего лишь ограниченное укрытие растениям в периоды резко выраженной зимней стужи; б) меньшая по сравнению с альпийскими формациями обеспеченность влагой за счет таяния снегов (ввиду малого запаса их), при отсутствии подтока талых вод извне (нивальный пояс отсутствует); в) напротив, большее развитие местных явлений переувлажнения, связанных с застоем вод (как дождевых, так и снеговых), вследствие преобладания плоских и слабо наклонных поверхностей; г) частое развитие вечной мерзлоты почвы как отражение интенсивности зимнего захлаживания при слабом развитии снегового покрова; неизменное промерзание поверхностных слоев

почвы зимой; д) замедленность хода процессов почвообразования в связи с охлажденностью субстрата.

В соответствии с физико-географическими условиями и растительность гольцов глубоко отлична от альпийской. Луговые формации низводятся здесь на положение совершенно второстепенных, хотя многие характерные для них растения и встречаются на гольцах. Видное место занимают ценозы со значительным удельным весом мхов и лишайников. Часть их, приуроченная к местам с затрудненным стоком вод, обнаруживает известное сходство с болотными. Наконец, особенно характерными для гольцов являются заросли кустарников и кустарничков. Они образованы различными видами ив, кедровым стланцем (*Pinus pumila*), рододендронами (секция *Osmothamnus*), видами *Cassiope*, *Phyllodoce* и другими мелкими *Ericaceae*, *Dryas*, *Empetrum* и др. Высота зарослей может на склонах гольцов достигать человеческого роста, снижаясь на открытых вершинах до немногих сантиметров. В крайних случаях побеги кустарников и кустарничков оказываются плотно прижатыми к поверхности земли, ютясь преимущественно в отрицательных элементах рельефа, под защитой камней и т. п. Но независимо от высоты для всех гольцовых кустарников и кустарничков характерна их выровненность, при наличии прямой зависимости их высоты от мощности снегового покрова, над поверхностью которого ветви этих растений не выдаются. Чем меньше мощность снегового покрова, тем приземистее кустарники и кустарнички. В связи с этой их особенностью и активной нивелирующей ролью снегового покрова мы называем подобные растительные группировки формациями нивелированных кустарников. Решающим фактором, определяющим формы роста их эдификаторов, является приспособление к поддержанию существования в зимнее время путем «ухода» под ограниченно мощный снеговой покров.

Будучи, как и типичные альпийцы, в преобладающей части мезофитамикротермами гольцовые растения обнаруживают своей структурой решающее давление зимних условий, являясь формами, приспособленными прежде всего к переживанию суровых зим в обстановке малоснежия. Ряд гольцовых растений обнаруживает, однако, очевидные черты ксероморфизма в своем строении (*Cassiope*, *Empetrum* и др.). Эти особенности их связаны, вероятно, с явлениями физиологической сухости почвы вследствие низких ее температур, при слабом нагреве и наличии вечной мерзлоты на незначительной глубине. Возможно, однако, что развитие этих ксероморфных растений протекает в начале лета в условиях почти абсолютной недоступности почвенной влаги, находящейся в основной своей части еще в замерзшем состоянии, что и могло оказать решающее давление на развитие их приспособлений.

Некоторые основные черты обстановки развития гольцовых формаций сближают их с тундровыми. Последним свойственны и многие характерные для гольцов формы растений и их сочетания. Направление приспособительных преобразований растений на гольцах и в открытых незаболоченных тундрах Арктики, безусловно, во многом подобно. Не останавливаясь здесь на рассмотрении соотношений между высокогорными ландшафтами умеренных широт и тундровым ландшафтом как зональным ландшафтом Крайнего Севера, отметим, что если аналоги альпийских формаций (арктическое ковровое низкотравье) встречаются в Арктике как явления типично пнтразональные и узколокализированные, то формации, близкие к гольцовым, играют в сложении тундрового ландшафта существенную роль и занимают в пределах Арктики значительные пространства.

Генетически типичные представители гольцовой растительности тесно связаны с мезофильными группировками лесной полосы, в частности, с кустарниковыми формациями горно-лесного ландшафта и непосредственно с лесными формациями. Часть их встречается на гольцах в сочетаниях, лишь мало отличных от отдельных синузий горно-лесных формаций. По своему происхождению большая часть ведущих элементов гольцовой рас-

тительности связана как с исходной областью с теми же пространствами, к которым приурочено и их современное развитие, т. е. прежде всего с северо-востоком Азии.

В высокогорных районах юга Средней Азии, Афганистана, Ирана, Малой Азии и Армянского нагорья, Северо-Западной Африки и юга Испании, Сицилии, Балканского полуострова мы встречаемся с третьим весьма самобытным типом высокогорного ландшафта, характернейшим типом растительности которого являются формации нагорных ксерофитов. Яркими представителями этого типа растений являются компактные, часто образующие подушковидные или полусферические формы, очень часто колючие кустарники и полукустарники, принадлежащие к родам *Astragalus* (sect. *Tragacantha*, *Aegacantha*), *Genista*, *Onobrychis*, *Acantholimon*, жестколистные, колючие или густо опушенные полукустарники и многолетние травы из числа *Compositae* (*Cousinia* и многие другие роды), *Labiatae* (*Thymus* и др.), *Caryophyllaceae* (*Arenaria* и др.), *Umbelliferae* и т. д. Растительность покрывает лишь часть поверхности земли, промежутки же между кустиками и подушками многолетних растений в лучшем случае заполняются низкорослыми эфемерными растениями, подобными обитателям пустыни. В отличие от них нагорные ксерофиты собственно вегетируют относительно поздно — в разгар местного лета.

Развитие нагорно-ксерофитных формаций в их наиболее типичном выражении приурочено к горам, не достигающим своими вершинами области вечных снегов (большая часть гор Ирана, Малой Азии, Копетдага и др.). Там, где последняя налицо, она опоясана аднивальной полосой с растительностью альпийского типа (хотя и не вполне типично выраженной), за которой следует уже пояс нагорных ксерофитов.

Для области их развития характерно: а) наличие резко выраженной летней засухи, вследствие которой вегетация растений осуществляется при полном или почти полном отсутствии осадков; б) относительное (а нередко и абсолютное) обилие зимних осадков, выпадающих в форме снегов и образующих более или менее мощный снеговой покров, за счет таяния которого создается запас влаги, используемый растениями; в) интенсивность нагрева нижних слоев воздуха, а особенно почвы в летнее время, достаточная для удовлетворения потребностей в тепле умеренно термофильных растений. Пополнение запаса влаги в почве в течение лета при этом отсутствует, вследствие невыпадения осадков и отсутствия прямого соседства с нивальным поясом (или вообще отсутствия последнего).

Основными приспособительными чертами нагорных ксерофитов является приспособление к поддержанию своего существования целиком за счет запаса влаги, образующегося в почве при таянии снега, накопившегося за зиму, и к вегетации в обстановке устойчивой атмосферной засухи. С этим направлением развития связан видимый ксероморфизм структуры нагорных ксерофитов (сокращение площади листы, жестколистность, развитие густого опушения, колючек и т. п.), мощное развитие их глубоко проникающих в почву корневых систем. Характер их приспособлений резко отличен от такового компонентов альпийских и гольцовых формаций. Своеобразная полусферическая форма многих кустарников — нагорных ксерофитов, столь несходная с прижатой, нивелированной формой гольцовых кустарников, может быть является приспособлением к лучшему накоплению и задержанию снега под кустом и внутри его и лучшему сохранению запаса влаги в период интенсивного таяния. В отличие от альпийских и гольцовых форм, нагорные ксерофиты не являются резко выраженными микротермами. Относительная термофильность их обуславливает ряд связей с определенными типами местообитаний и ограничивает возможности проникновения их на особо значительные высоты.

Генетически нагорные ксерофиты Старого Света тяготеют к умеренно

ксорофилизированным невысокогорным типам растений древнего Средиземноморья, связанным с нелесными (или осветленными лесными) группировками частично облесенных горных ландшафтов. Родственные связи их неизменно усматриваются лишь с формами, обитающими в пределах той же географической области, к которой приурочено развитие их самих.

В глубоко континентальных как по своему расположению, так и по климатически.м условиям районах нагорной Азии широким распространением пользуются нагорные степи и более узким — высокогорные пустыни. Сущность определяющих их облик растительных формаций отражается применяемыми к ним обозначениями, сохраняющими в полной мере свой фитоценологический и географический смысл и в применении к высокогорным ландшафтам. Характерным для нагорных степей является преобладание ксерофилизированных травянистых многолетников, в частности дерновинных злаков (виды *Festuca*, *Stipan'p.*). В высокогорных пустынях Памира (единственных удовлетворительно изученных) мы встречаем в качестве определяющих облик растительности форм отдельные виды полыней (*Artemisia skorniakowii* и др.), терескен (*Eurotia ceratoides*) и некоторые другие виды, большей частью не чуждые и пустынным областям, расположенным на меньших высотах.

Существование нагорных степей и высокогорных пустынь связано с большей контрастностью сезонных термических условий области их развития и общей недостаточностью осадков, особенно зимних, порождающей ограниченное развитие снегового покрова и слабость его защищающего влияния на растительность. Состав эдификаторов и общий характер их растительности приближается в своих основных чертах к таковому невысокогорных степей и пустынь внутренней Азии. Их основные растительные формации являются лишь высокогорными вариантами соответствующих типов растительности, но не фитоценотическими образованиями особого порядка.

Пожалуй, более самобытными являются в этом отношении интразональные формации высокогорных пустынных и степных областей, в частности, связанные с локальным достаточным увлажнением формации лугово-болотного типа (кобрезиевые и осоковые кочкарники и т. п.).

Генетически эдификаторы нагорно-степных формаций должны рассматриваться как видоизменения степных же растений внутренних областей Азии. Вопрос о связях их с более древними исходными мезофильными типами должен решаться как составная часть общего вопроса развития степной растительности и ее эдификаторов.

Генезис высокогорных пустынь памирско-тибетского типа, существование которых неотделимо от наличия крайне сухих пространств высокогорных по уровню, на котором они находятся, но резко несходных с обычными высокогорными ландшафтами по рельефу поверхности, пока почти не выяснен. Надо думать, однако, что эти пустыни сложились не в результате заселения соответствующих частей сперва высоко поднятых пространств пустынными растениями, но как результат преобразования пустынных же формаций, сложившихся первоначально на более низких уровнях, по мере поднятия обширных пространств Центральной Азии на их современную высоту.

Высокогорные ландшафты Северной Америки не представляют, по-видимому, чего-либо особенно самобытного. Скалистые горы в пределах Канады и северной части Соединенных Штатов и некоторые другие цепи Кордильерской системы несут в своей привершинной (аднивальная) части

растительность типично альпийского характера, образованную в значительной степени представителями родов, играющих ту же роль и в альпийских формациях Старого Света. Однако мы видим здесь почти полное выпадение рода *Primula* и значительное сокращение количества видов многих других европейских ореофильных родов. С другой стороны, усиленное развитие приобретают такие преимущественно американские роды, как *Erigeron*, *Antennaria*, *Arnica*. Надо отметить, однако, что и в альпийских формациях Северной Америки влияние элементов, генетически связанных с азиатскими флорами, является преобладающим.

Формации нивелированных кустарников и другие составляющие гольцового комплекса пользуются известным распространением в горах северо-западной части Америки, но гольцы в том целостном виде, как мы наблюдаем их по западную сторону Тихого океана, по-видимому, чужды Америке или, по меньшей мере, не характерны для нее.

В субтропических частях Кордильерской горной страны, там, где общеклиматические условия приобретают известные черты сходства с таковыми Средиземноморской области, складываются формации, близкие по своей природе к нашим формациям нагорных ксерофитов. Они не получают здесь, однако, столь широкого развития. И в данном случае они образуются за счет переработки (в связи с поднятием гор) хемиксерофильных элементов местной субтропической флоры.

Степные и пустынные районы Северной Америки приурочены к пространствам, лежащим на уровнях, позволяющих не останавливаться на них при рассмотрении ландшафтов высокогорного типа.

На севере Южной Америки, где горы, достигающие своими вершинами снеговой линии, занимают значительные пространства, развит своеобразный высокогорный ландшафт — парамо, во многих отношениях принципиально отличный от высокогорных ландшафтов внутритропических широт. Тот же тип ландшафта свойствен в южном полушарии центральному отрезку горной системы Анд, а в Старом Свете представлен на высших горных вершинах экваториальной Африки.

Глубокие отличия парамо от характеризованных выше ландшафтов обусловлены основными особенностями физико-географических условий экваториального пояса: отсутствием значительных сезонных колебаний температур (а во многих случаях и влажности), порождающим относительное постоянство термических условий каждого высотного пояса (в том числе и аднивального) в течение всего года; почти стабильным положением снеговой линии; отсутствием снегового покрова, как сезонного явления, вниз от нее; преимущественным значением как отрицательных экологических факторов, эпизодических, а не сезонных явлений погоды (эпизодический снеговой покров, могущий образовываться в любое время года, но не сохраняющийся длительно; суточные колебания температуры и т. п.).

Соответственно этим особым условиям ландшафт парамо, являющийся подобно альпийскому аднивальным, отличается во многом особыми жизненными формами растений. Для него характерны: преобладание вечнозеленых высших растений, активная жизнедеятельность которых осуществляется без сезонной паузы, во всякое удобное по погодным условиям время; смазанность сезонного ритма в развитии растительности и отдельных растений, в частности, выражающееся в цветении многих видов в любое время года; обилие кустарничков и полукустарников, не прижимающихся вплотную к земле, а, напротив, приподнимающих над ее поверхностью наиболее чувствительные свои органы (очевидно, приспособление к сохранению их над уровнем эпизодического снегового покрова). Характерно присутствие крупных *Compositae* (*Espeletia*, *Culcithiurn*,

Senecio) со столбообразными высокими стеблями, несущими активные органы лишь на некотором уровне над поверхностью земли. Сильное развитие имеют подушковидные формы растений, мезофильные дерновинные злаки, мхи.

Генетически компоненты растительности парамо разнообразны. Ведущее положение в ее сложении принадлежит обычно (поскольку мы имеем в виду непосредственно север Южной Америки) андийским элементам, т. е. формам, генетически связанным с элементами нижележащих поясов Андийской горной системы. Есть связи и с внетропическими горными флорами северного полушария, производные которых, принимающие участие в сложении растительности парамо, обнаруживают часто «переработанность» структуры в том же направлении, какое характеризует аборигенные формы.

Отдельные типы высокогорных ландшафтов не представляют чего-то замкнутого в себе и не могущего подвергаться преобразованиям, или приобретать черты, характерные для ландшафтов другого типа. Переходы возможны, однако, не между всеми типами высокогорных ландшафтов. Так, в частности, нет и не может быть прямых переходов между гольцовыми и нагорно-ксерофитными формациями. Не знаем мы и переходов между парамо и другими высокогорными ландшафтами северного полушария. В других случаях возможно образование ландшафтных комплексов в некотором роде смешанных. Так, горная растительность Скандинавии и Урала совмещает в себе некоторые черты альпийской и гольцовой (и близкой к последней — тундровой). Сочетание черт гольцов и альпийских формаций имеет место и на Саянах. В Центральном Тянь-Шане, восточной части Алтая и ряде других гор степные формации постепенно переходят в альпийские. В Средней Азии сталкиваются друг с другом и частично смешиваются элементы нагорных степей и нагорно-ксерофитного комплекса. Наличие переходных формаций не смазывает, однако, своеобразие каждого из обрисованных комплексов как такового.

Надо также иметь в виду, что любой из не непосредственно адинальных внетропических типов ландшафта может преобразоваться в альпийский, или в подобие альпийского, при прогрессивном поднятии гор, приводящем к образованию нивального пояса в их вершинной части. Примером такого вторичного преобразования высокогорного ландшафта неадинального типа в ландшафт альпийский может служить привершинная часть Саян, где формации альпийского типа развиваются как продукт переразвития гольцовых. Подобный же ход явлений имел место, очевидно, в ряде высокогорных поднятий Восточной Азии. На севере Ирана (Эльбурс) и в некоторых горных хребтах Памиро-Алая почти типичный альпийский ландшафт развивается на основе преобразования исторически более древнего в этих горах нагорно-ксерофитного комплекса. При подобных преобразованиях формации, исторически связанные с более ранним состоянием горной страны, занимают то или иное место в субальпийском поясе, образуя промежуточное географическое звено между альпийским и невысокогорными ландшафтами.

Вместе с тем формации альпийского типа, возникшие подобным путем, неизбежно воспринимают некоторые черты исторически предшествовавших им формационных комплексов. Часть элементов высокогорной неадинальной растительности сохраняется в них в более или менее неизменном виде, занимая лишь новое положение в ценотических комбинациях. Другие видоизменяются, но их структура не обязательно подвергается всестороннему преобразованию. И это может быть, в частности, одной из причин существования специфически альпийских ксерофитных или хемиксерофитных форм растений, родственных элементам нагор-

но-степных (альпийские виды *Festuca*, *Leontopodium*) или нагорно-ксерофитных (*Cousinia* типа *pannosa* — *Francheti*) и т. п. формаций. Ксерофитизм их связан не столько с особенностями условий их альпийских местообитаний, сколько с тем, что в лице своих непосредственных предков они прошли через «фильтр» ценотических комплексов, предъявляющих к своим компонентам более жесткие требования в отношении приспособления к недостаточному увлажнению.

Рассматривая отдельные высокогорные ландшафты, мы видим, что не только характер приуроченной к ним растительности обусловлен, как это всюду бывает, особенностями физико-географических условий соответствующей высокогорной области, но что сама структура растений, являющихся ведущими компонентами этой растительности, не может быть понята иначе, как в связи с этими условиями. Основные приспособительные черты строения альпийских форм *Gentiana*, *Primula*, *Saxifraga*, *Pedicularis* и им подобных родов едва ли могли сложиться вне обстановки открытых «светлых» местообитаний, увлажненных достаточно, но почти всегда лишь холодными водами, вне обстановки краткого и прохладного лета. Кустарнички типа прижатых к земле *Salix* (*S. rotundifolia*, *S. retusa*, *S. berberifolia*) или *Cassiope* трудно представить себе развивающимися вне связи с обстановкой плосковерхих и малоснежных поверхностей гольцов или подобных им по условиям площадей. Подушечные формы *Acantholimon* и биологически близких к ним нагорных ксерофитов неотделимы от тех условий, с которыми связано формирование всего нагорно-ксерофитного комплекса. Становление соответствующих растительных форм и ландшафтов, с которыми они связаны, — явления, неотделимые друг от друга: как формы растения и особенности его жизненных проявлений не могут преобразовываться сами по себе, не следуя определенному давлению со стороны меняющихся с течением времени условий внешней среды, так и ландшафтные комплексы не могут принять сложившегося, устойчивого состояния при случайном подборе компонентов их растительности, но обретают свою устойчивость лишь в меру того, насколько в образовании последней принимают участие действительно прочно связанные своими приспособлениями с данными условиями среды растения.

Но те глубокие преобразования растительных форм, которые позволяют говорить о формах альпийских или гольцовых, о нагорных ксерофитах как об определенных биологических типах растений, могли совершиться лишь на протяжении длительного периода времени. И именно то, что образование соответствующих ландшафтов включает проходные участвующими в сложении их растительности органическими формами значительных морфолого-экологических преобразований, свидетельствует, что определенные направления в развитии высокогорной растительности наметились достаточно давно и что на протяжении достаточно долгого времени развитие это протекало как процесс устойчивый в отношении направленности изменения растительных форм в процессе приспособления к определенным условиям существования.

Из этого можно заключить, в частности, что условия, определяющие процветание определенных типов высокогорной растительности, такие, как наличие гор, достигающих своими вершинами уровней, соответствующих снеговой линии — в нагорной Азии, как наличие безлесных и малоснежных (соответственно антициклоническим условиям зим) возвышенностей на северо-востоке Азии, как наличие поднятий достаточно высоких для того, чтобы исключить возможность вегетации в течение влажного осенне-зимне-весеннего сезона, при засушливости достаточно еще теплого лета в субтропических широтах западной половины Старого Света давно уже существуют в определенных частях земной поверхности. Это не зна-

чит, что условия эти остаются неизменными в своих конкретных выражениях, но показывает во всяком случае, что те основные тенденции развития растительности, которые мы наблюдаем в высокогорных ландшафтах нашей эпохи, оформились не на самом новейшем этапе геологической истории.

Сказанное о ряде основных типов высокогорных ландшафтов умеренных широт приложимо и к экваториальному комплексу парамо. И здесь мы имеем дело не только с определенным общим характером растительности, но и с выработанностью таких жизненных форм растений, существование которых вне данного ландшафтного комплекса едва ли можно себе представить. При этом процессы выработки подобных форм находят отражение как в ряду автохтонных (андийских) филетических рядов растений, так и в группах северного происхождения (например, род *Draba*), успевших пройти превращения, биологически оправданные только спецификой условий парамо. Из этого можно заключить, что и адвивальные формации экваториальной Южной Америки представляют явление, исторически довольно древнее.

С несколько иным положением сталкиваемся мы при рассмотрении нагорных пустынь и степей. И им, естественно, свойственны определенные специфические черты как характера растительности, так и ее состава, отличающие их как от других высокогорных ландшафтов, так и от родственных невысокогорных формаций. Однако мы весьма затруднены в выделении таких особенностей строения высокогорных степных или пустынных растений, которые не были бы оправданы и при существовании их в условиях невысокогорной глубоко континентальной степи или пустыни. Характер приспособлений этих растений в принципе совпадает, и высокогорно-степные (-пустынные) формы являются не более как несколько преобразованными степными (пустынными) растениями вообще. И по самой структуре ценозов нагорные степи и пустыни не перестают быть вариантами соответствующих (в основном невысокогорных) типов растительности, в то время как альпийские ковровые луговины — это уже не луга в обычном смысле слова, гольцовые нивелированные кустарники — не просто модифицированные кустарниковые заросли, могущие существовать в лесном окружении, нагорно-ксерофитные формации — не горный вариант маккий, гариг и т. п., но специфические новообразования, неотделимые от условий высокогорных областей. Учитывая это, мы склонны думать, что существование нагорных степей и пустынь относительно менее длительно, чем остальных высокогорных ландшафтных комплексов северного полушария.

Развитие областей с высокогорным рельефом, по крайней мере тех высокогорных областей, с которыми мы имеем дело теперь, осуществилось в течение третичного периода в основном в неогене. Во всяком случае мы не имеем достоверных данных о существовании уже сложившихся высокогорных областей в эоцене или олигоцене. То же, что все известные формы и группы высокогорных растений, существующие в настоящее время, сводимы в конечном счете к невысокогорным прототипам, близкие к которым формы сохранились и в современных невысокогорных флорах, делает и ненужным предположение о преемственном развитии флор высокогорного типа со времени более отдаленного, чем неоген. Именно это дает нам возможность целиком связывать образование высокогорных флор и растительности современного типа с преобразованиями рельефа земной поверхности, происшедшими в течение третичного и четвертичного периодов.

Образование каждого высокогорного ландшафта — какой бы тип его мы не имели в виду — неразрывно связано с поднятием соответствующей

щей горной страны выше определенного уровня, вызывающим такое изменение физико-географических условий, при котором сохранение прежних основных черт ландшафта (и, в частности, растительности) страны становится невозможным.

Надо при этом не упускать из виду, что становление высокогорного ландшафта в подавляющей массе случаев (исключение представляют лишь быстро образующиеся горы вулканического происхождения) связано не с заселением растениями какого-то новоявленного свободного субстрата (как это имеет место, например, при поднятии участка морского дна над уровнем моря или при освобождении суши при таянии материкового льда), но является следствием преобразований, которым подвергается исторически предшествующий ландшафт уже заселенной растениями части земной поверхности. Участки ее возносятся на определенные высоты вместе со своей растительностью, которая и изменяется соответственно изменению условий по мере поднятия гор. Определенное влияние на природу каждого высокогорного ландшафта оказывает поэтому, наряду с существом новых физико-географических условий, то, какой исходный ландшафт, какие растительные формы перерабатываются под их воздействием при поднятии горной страны.

Независимо от того, с каким частным типом высокогорного ландшафта и какой именно высокогорной областью мы имеем дело, исторически предшествующим ему почти неизбежно является тот или иной горный ландшафт, т. е. ландшафт с более или менее развитым рельефом, а следовательно, с разнообразием локальных условий (в отношении термики, орошения, почвы и т. д.). С этим связано относительное многообразие того исходного материала (формы растений, их простейшие сочетания — синузии), который может служить для формирования растительности нового — высокогорного — ландшафта. Преимущественное сохранение, а затем развитие и изменение тех или иных компонентов исходной растительности определяются характером складывающегося высокогорного ландшафта. Однако общим для всех их является развитие жизненных форм в сторону приспособления ко всегда сопутствующему поднятию на большие уровни общему понижению температур. Во внетропических областях важнейшее значение имеет также постепенное сокращение длительности сезона, достаточно теплого для активной жизнедеятельности растений. Роль снега и снегового покрова как экологических факторов также неизменно увеличивается с подъемом на большие высоты, хотя характер их воздействия на растительность и оказывается неодинаковым в разных типах высокогорных ландшафтов.

Первоначально ландшафт каждой высокогорной области, находящейся в процессе становления, развивается самостоятельно, за счет перегруппировки и видоизменения компонентов местных невысокогорных ландшафтов, под давлением меняющихся физико-географических условий. Все элементы высокогорной флоры остаются при этом в какой-то степени связанными с таковыми нижележащих поясов гор, хотя при длительном развитии и могут достигнуть значительной самобытности. Подобные соотношения мы видим, пожалуй, наиболее ярко выраженными в высокогорной части Атласа; о них же говорит природа значительной части высокогорной растительности Японии, Южного Сихотэ-Алиня. В несколько иной форме они проявляются в горах юга и юго-запада Китая. Но этот путь развития выдерживается лишь в меру того, насколько развитие каждой данной высокогорной области протекает изолированно от других высокогорных областей. Практически в подавляющей массе случаев формирование высокогорных ландшафтов и их флор протекает при более или менее тесном взаимодействии сопредельных высокогорных областей, причем области более древних поднятий оказывают мощное влияние на развитие флоры и растительности поднимающихся вблизи

их (или, точнее, в пределах досягаемости для миграций высокогорных растений) возвышенностей.

Важной предпосылкой этого влияния является то, что лить некоторая часть исходной растительности и флоры приспосабливается к меняющимся условиям среды. Вследствие этого в преобразующемся ландшафте создается большее или меньшее количество «биологических ниш», наличие которых благоприятствует проникновению в новообразующуюся высокогорную область аллохтонных форм, уже приспособленных к высокогорным условиям.

С этим явлением и связана столь часто наблюдаемая «двуликость» высокогорных флор, образованных, с одной стороны, элементами переработанной в высокогорных условиях автохтонной флоры (стеногипсохтонные формы) и, с другой — элементами, пришлыми из других высокогорных областей, изменяющимися в результате миграций границы своего распространения, но остающимися в рамках уже достигнутой ранее (в другой высокогорной области) приспособленности к высокогорным условиям (эвригипсохтонные формы).

Соотношения между этими категориями обитателей высокогорья складываются в каждой новой высокогорной области как под влиянием топографических условий (разная степень сближенности разновозрастных поднятий), так и в зависимости от темпа поднятия горной страны. Чем постепеннее идет поднятие, тем большие предпосылки имеются для постепенного преобразования исходного (невысокогорного) растительного мира страны, выработки новых форм путем видоизменения местных видов, образования на их основе новых синузий и т. п., тем меньшие предпосылки создаются в то же время для внедрения извне высокогорных форм инорайонного происхождения. Напротив, чем быстрее идет поднятие, тем больше разрушение существовавших биологических связей, вымирание элементов исходной флоры преобладает над их преобразованиями, тем больше образуется биологических ниш, и тем лучшие предпосылки создаются для внедрения элементов инорайонного происхождения, уже приспособленных к условиям высокогорья, на вновь образующиеся высокогорные пространства.

При неравномерном поднятии обширной горной страны все эти явления могут по-разному сочетаться в отдельных ее частях. Точно так же изменение темпа поднятия должно отражаться соответственным изменением условий в сторону, более благоприятную или для дальнейшего преобразования автохтонных компонентов флоры, или для усиленного внедрения аллохтонных.

Характер горных образований Евразии и Америки в целом весьма благоприятен для установления между отдельными высокогорными областями интимных флористических связей и, следовательно, тесного взаимодействия различных горных систем в отношении развития их ландшафтов и флор. Но надо учитывать, что связанность многих горных образований не является исконной, и многие связи могли установиться лишь в относительно позднее время. Несомненно поэтому, что ранние этапы формирования высокогорной флоры и растительности гор более древних по времени своего поднятия реализовались и условиях существенно и принципиально отличных от современных, что, в частности, роль стеногипсохтонного пути образования высокогорных форм в каждой отдельной горной стране (начинавшей свое развитие более изолированно, чем это представляется при взгляде на карту современного рельефа земной поверхности) могла (и практически должна была!) быть значительно большей, чем в позднейшие эпохи, когда высокогорный рельеф получил на Земле большее развитие, и «просветы» между первоначальными очагами крупных поднятий в значительной степени заполнились поднятиями, более молодыми.

Установление связей между флорами различных высокогорных областей способствует не только приобретению ими отмеченного двойственного характера, но и обогащению растительности горных стран биологическими типами растений, для самостоятельного формирования которых в данной горной стране не имелось достаточных предпосылок. Примером подобной картины является высокогорный ландшафт гор Средней Европы, где на определенных уровнях видную роль играют формации нивелированных кустарников (представленные ивняками, рододендронами и некоторыми другими). Основные их эдификаторы неместного (северного или восточно-азиатского) происхождения, что наводит на мысль об отсутствии в исходной, автохтонной, растительности, исторически предшествовавшей альпийской, достаточного количества таких форм, избылие которых на востоке Азии и в третичной Арктике явилось предпосылкой развития богатых формами категорий, склонных к образованию шпалерных форм или вообще приземистых кустарников, позже нашедших благоприятные условия для своего развития и в горах умеренной Европы.

С другой стороны, нас не должно удивлять, что высокогорные формы ив или рододендронов не проявляют тенденции к распространению в некоторые горные страны (например, в горы Средней Азии), хотя наличные топографические преграды едва ли достаточны для исключения этого. Нагорные ксерофиты, в свою очередь, очевидно, не нашли бы себе места на склонах Средних или Восточных Гималаев, и их быстрое угасание к востоку от Шугнана и Афганистана (т. е. как раз в пределах горной страны, соприкосновение отдельных поднятий которой особенно тесно!) не представляет ничего удивительного. Проникновение форм, исторически связанных с одним из основных высокогорных ландшафтных комплексов, в область преобладающего развития другого возможно, но лишь в известных пределах.

Предпосылкой сближения высокогорных ландшафтов различных областей могут быть не только миграции элементов их флор. Оно имеет и более глубокие общегеографические причины. Именно поднятие всякой внетропической горной страны до уровня вечных снегов приводит к дополнительным изменениям ее привершинной растительности, более единообразным, чем первоначальные процессы формирования высокогорной растительности в различных областях. Это связано с тем, что по мере приближения к уровню снеговой линии зональные (в смысле вертикальной зональности) черты физико-географических условий получают все большее преобладание над региональными, обусловленными расположением возвышенности в той или иной области. И это приводит к тем вторичным преобразованиям высокогорной растительности, уже отмечавшимся нами, которые придают ей определенные черты растительности альпийского тина. Растительность аднпвальных пространств всех гор умеренного пояса, таким образом, в известной мере унифицируется, и различия между отдельными горами, выраженные в некотором отдалении от снеговой линии весьма рельефно, с приближением к ней частично смазываются.

В то же время сближение условий аднпвальных пространств разных высокогорных областей сопровождается одновременным углубленным отличия их от таковых исходных невысокогорных ландшафтов. Количество биологических ниш увеличивается. Этим создаются предпосылки усиления роли миграций эвригипсохтошших элементов в заселении аднпвальных пространств и перевеса их над стеногипсохтонными в составе флор наиболее высоких уровней гор. Это в значительной мере уравновешивает относительно большую изолированность друг от друга привершинных областей разных гор как фактор, препятствующий флористическому обмену между ними, придавая флорам высших уровней черты повышенного единообразия. Естественно, что эти соотношения проявляются весьма по-разному в зависимости от степени обособленности отдельных возвышенностей.

В истории развития высокогорных флор и растительности видное место отводится преобразованиям, связанным с четвертичными оледенениями. Однако то, что известно в настоящее время о генезисе ведущих элементов высокогорных флор, как и те данные, которые приведены в настоящем очерке относительно процессов формирования различных типов высокогорных ландшафтов, заставляют со всей определенностью утверждать, что основные черты главнейших высокогорных ландшафтов северного полушария уже сложились в определенных географических областях до четвертичного периода. Преобразующее влияние интенсивных оледенений на флоры и растительность горных стран сказалось прежде всего на соотношениях между уже существовавшими к этому времени типами растительности и элементами флор.

Особенно интенсивное развитие нивальных и адивальных формаций приводило местами к частичной деградации не связанных с ними непосредственно биологических комплексов. Смещения снеговой линии и некоторых других зональных рубежей вызывали преобразования высокогорных ландшафтов, автономные по отношению к процессам поднятия гор. Наконец, обширные пространства подвергались вследствие их оледенения полному опустошению, и в дальнейшем имело место заселение их растениями, как свободного субстрата, шедшее в других условиях и другими путями, чем первоначальное развитие высокогорных растительных комплексов тех же стран.

Снижение снеговой линии и усиленное развитие адивальных формаций способствовало во время оледенений установлению или усилению обмена элементами флоры между различными высокогорными областями. Благодаря этому, а также и разрушению древней растительности многих оледеневавших областей оледенения способствовали унификации состава высокогорных флор и углублению ландшафтного сходства различных высокогорных областей. В этом, пожалуй, основное значение ледникового периода как этапа в истории развития их растительного мира.

В заключение уместно поставить вопрос, какие черты характерны применительно к рассматриваемому нами кругу вопросов, для современной послеледниковой эпохи. Мне думается, что она характеризуется прежде всего наметившимся перевесом процессов дифференциации флор и растительности отдельных высокогорных областей над процессами их унификации, преобладавшими в ледниковое время. Для современной эпохи характерно развитие местных очагов неэндемизма, дифференцировка местных вариантов более единообразных в недалеком прошлом морфологических типов. Миграции высокогорных форм, конечно, не приостанавливаются полностью. Но их унифицирующее воздействие на развитие флор уже не может более уравновесить процесса их дифференциации, которому подвергаются, несомненно, и высокогорные ландшафтные комплексы.

НАБЛЮДЕНИЯ НАД *COUSINIA FEDTSCHENKOANA* С. WINKL. И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ГЕНЕЗИСА НАГОРНО-КСЕРОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СРЕДНЕЙ АЗИИ

Работая летом 1945 г. в высокогорной части Гиссарского хребта, в районе к северо-западу от г. Душанбе, расположенном в пределах бассейна р. Каратагдарьи, я пытался выяснить некоторые связи между растениями и растительными группировками и снеговым покровом

как физико-географическим фактором, определяющим их существование или так или иначе влияющим на них.

Как это и можно было ожидать, в составе флоры высокогорной области встретилось большое количество видов, приуроченных всецело или преимущественно к местам, покрываемым снеговым покровом большой мощности, и как использующих его защищающее влияние в холодное время года, так и мирящихся с некоторым сокращением вегетационного периода вследствие относительно позднего освобождения от снега их местообитаний. Среди них в большей или меньшей степени хионофильных растений мне встретились такие характерные арктоальпийские типы, как *Oxyria digyna*, *Gnaphalium supinum*, *Cerastium trigynum*, *Potentilla gelida*, высокогорные специфически среднеазиатские виды *Ranunculus* (*R. rufosepalus*, *JR. paucidentatus* и др.), *Chorispora elegans*, *Potentilla flabellata*, *Primula kaufmanniana* и т. д. Характерным «эдикатором» местообитаний с мощным и долго сохраняющимся снеговым покровом являются во многих местах исследованного района заросли *Polygonum hissaricum* — растения, характерного для альпийского и верхней части субальпийского пояса, но проникающего до гораздо более умеренных высот, главным образом по долинам и оврагам («саям», как привыкли их называть исследователи Средней Азии), заполняемым мощными, долго противостоящими таянию снежниками. Подобно тому, как это имеет место на Крайнем Севере или в Альпах, упомянутые (как и множество не названных) хионофильные растения являются типичными мезофитами, часто отдающими предпочтение значительно увлажненным почвам и почти всегда не избегающими орошения их местообитаний холодными талыми водами.

В отличие от подобных растений, несколько неожиданным для меня оказалось определенное тяготение к обильно заснеженным в зимнее время участкам такого ксероморфного растения, каким является *Cousinia fedtschenkoana* — один из характернейших представителей нагорно-ксерофитной растительности Памиро-Алая. Облик этого растения совершенно не сходен с таковым подавляющей массы хионофильных высокогорных растений и, напротив, во многом приближается к облику форм, обитающих на открытых, лишенных в зимние месяцы сколько-нибудь мощного снегового покрова, участках невысокогорных районов. Тем не менее связь *Cousinia fedtschenkoana*, а тем более развитых ее зарослей, с обильно покрываемыми снегом и относительно поздно освобождающимися участками выявляется совершенно определенно, и в этом смысле наше растение с полным основанием может рассматриваться как один из хионофильных компонентов нашей высокогорной растительности.

Места произрастания *C. fedtschenkoana* приурочены в исследованном мною районе² к отлогим и умеренно крутым горным склонам в основном в верхней части субальпийского пояса. Не принадлежа к типичным для альпийского пояса растительным группировкам, заросли *C. fedtschenkoana* проникают и в его пределы, занимая в известной мере промежуточное положение между собственно альпийскими и типично субальпийскими формациями. Наибольшего развития они достигают на уровне 2800—3000 м, но местами поднимаются до 3300 м. Спускаются они кое-где до 2700—2600 м, занимая по мере продвижения вниз все более и более локализованные участки в окружении других субальпийских формаций.

Строгой приуроченности к склонам определенных экспозиций заросли *C. fedtschenkoana* не обнаруживают, но при увеличении крутизны склона они легче удерживаются на склонах северной, восточной и западной экспозиций, нежели южной. На более крутых южных склонах заросли

¹ Дании» о его растительности см. [Григорьев и др., 1034].

² Все высотные данные относятся исключительно к району моих работ и не должны механически переноситься на другие части Гиссарского хребта, а тем паче на еще более отдаленные районы.

C. fedtschenkoana наиболее часто уступают место открытой эфемероидно-разнотравной формации с преобладанием *Rheum fedtschenkoi*, *Ferula jaceschkeana* и различными неэфемероидными многолетниками как *Polygonum bucharicum*, *Hypericum scabrum* и т. п.

Подметить какие-либо доказательства эдафической обусловленности этой смены растительных группировок не удается. При такой же крутизне неюжных склонов заросли *C. fedtschenkoana* на них удерживаются. Решающее значение имеют в данном случае, по-видимому, неустойчивый характер, малая мощность и раннее полное исчезновение снегового покрова на указанных южных склонах. Объяснить описываемое явление собственно термическими причинами невозможно: характеризованные изменения растительности наблюдаются одинаково на всех уровнях — от нижнего до верхнего предела распространения *C. fedtschenkoana*, температурные же условия с изменением абсолютной высоты заметно меняются.

Поднимаясь по горным склонам, заросли *C. fedtschenkoana* достигают гребней или плоских поверхностей отдельных поднятий и распространяются по ним. Они нередко покрывают седловины на уровне 2900—3100 м. а иногда и выше, избегая скалистых гребней и уступов. На гребне массива Куги-ханака, на склонах западной половины которого заросли *C. fedtschenkoana* являются преобладающим типом растительности в верхней части субальпийского пояса, они занимают на высоте около 3200 м в общем плоские участки, зимой покрываемые более или менее мощной толщей снега. Отражением последнего является относительно позднее начало вегетации на них: в двадцатых числах июля побеги *C. fedtschenkoana* имели еще незначительную высоту и ни в какой степени не затеняли сопутствующих ей альпийских и субальпийских мезофитов — *Ranunculus paucidentatus*, *Pedicularis rusciantha*, *Solenanthus olgae*, *Allium* sp., *Juno parvula* и др. На смежных несколько выдающихся участках при тех же почвенно-грунтовых условиях развитие растительности оказывалось ушедшим далеко вперед, что отражало более раннее освобождение этих площадок от их маломощного (вследствие сдувания ветрами) снегового покрова. Но здесь *C. fedtschenkoana* неизменно выпадала, замещаясь не образующей сомкнутых зарослей *Cousinia acicularis* в сообществе с *Eremostachys seravshanica*, *Oxytropis lasiocarpa* и других, не избегающих малоснежных местообитаний форм. Иногда рос здесь и *Rheum fedtschenkoi*. То, что подобные участки в отличие от занятых зарослями *C. fedtschenkoana* лишены более густого травостоя, доказывает, что отсутствие на них нашего вида никак нельзя объяснить его вытеснением другими растениями. Разница в зимних условиях, прежде всего недостаточность снегового покрова является, очевидно, причиной, исключаяющей проникновение *C. fedtschenkoana* на наиболее открытые плоские участки в зоне ее господства.

Еще более рельефно выступает связь *C. fedtschenkoana* с обильным снеговым покровом в средней части субальпийского пояса, куда она спускается вдоль горных логов. Здесь она произрастает исключительно по склонам логов, несколько отступя от верхнего края их, и не выходит на гребни гряд. Напротив, заросли ее приближаются к полосам вдоль тальвегов, где снежники в форме длинных сбегающих вниз по склонам гор «лент» сохраняются наиболее длительно.

Как видим, заросли *C. fedtschenkoana* приурочены к частям склона с более мощным покрытием снегом в зимнее время. Ранняя фаза развития, в которой находилась *C. fedtschenkoana* во время наблюдений, особенно в нижней части занимаемой ее зарослями полосы склона, указывала, что соответствующие места лишь недавно освободились от снега.

Два следующих примера, относящиеся к склонам крупнейшего разлога в северо-западной части того же массива Куги-ханака, вскрывают те же закономерности в распределении зарослей *C. fedtschenkoana*. Количество подобных примеров можно было бы умножить, причем во всех случаях для зарослей *C. fedtschenkoana* оказывается характерной приурочен-

ность к более низким частям склона, на которых снеговой покров в зимнее время обладает значительной мощностью, а весной долго залеживается. Однако как видим из приведенных примеров, заросли *C. fedtschenkoana* часто не занимают самой нижней части склонов, замещаясь здесь другими сочетаниями растений.

Последнее, с первого взгляда, могло бы быть объяснено тем, что места, освобождающиеся из-под снега позже определенного срока, может быть, вообще недоступны для поселения *C. jedtschenkoana*. Однако для приведенных примеров подобное объяснение было бы ошибочным. Так, на юго-западных склонах массива Ходжа-мафрач заросли *C. fedtschenkoana* я наблюдал в конце июля в непосредственном соседстве с краем тающего снежника. Здесь, на высоте около 3000 м, у краев большого снежника, заполняющего широкий лог, по мере его таяния развивались сперва *Colchicum kesselringii*, *Corydalis ledebouriana*, *Scilla bucharica*, цветущие в пределах узкой (меньше 1 м в ширину) полосы, непосредственно примыкающей к снегу, где почва еще насыщена талой водой. Почва окутана как бы войлоком из остатков прошлогодних листьев *C. fedtschenkoana*. Выше, подальше от края снежника, пробиваются ее молодые листья, в промежутках между розетками которых цветет *Juno parvula*. Еще выше, где листья *C. fedtschenkoana* достигли уже высоты 10—15 см, кроме цветущих *Juno* много *Ranunculus paucidentatus* (П.); *Scilla* и *Corydalis* здесь тоже есть, но в уже отцветшем состоянии; появляется *Adonis turkestanicus* (бутоны). Наконец, еще выше мы видим уже развитую заросль *Cousinia* (с бутонами) с примесью *Adonis* (fl.). Здесь, таким образом, мы наблюдаем все последовательные фазы развития кузгшиетника, наступление которых целиком регулируется одним фактором — временем освобождения участка из-под снега. При этом места, освобождающиеся от снега в последних числах июля, еще служат местом развития *C. Jedtschenkoana*. Залеживание снегов до конца июля, таким образом, ее не исключает.

То, что фактором, определяющим исчезновение *C. fedtschenkoana* в нижних частях некоторых склонов, является чрезмерно длительное сохранение на них снегового покрова, оттеняется и следующими фактами. Как склоны, так и плоская местами поверхность гряды, вытянутой в общем в ЮЗ — СВ направлении между массивами Хилалик-тау и Ходжа-мафрач и достигающей средней высоты около 3000 м, являются местом развития обширных зарослей нашего вида. Однако там, где плоская поверхность гряды становится слегка вогнутой и образует небольшие котловины, мы, спускаясь в них, неизбежно расстаемся с зарослями *Cousinia*. Ближе к их нижнему краю в них появляются отдельные представители преимущественно субальпийского разнотравья (*Nepeta podostachys*, *Senecio songoricus*, *Eremurus spectabilis* и др.), а затем заросль как бы обрывается, уступая место инзкотравной растительности альпийского типа, в частности, одновременно хионо- и криофильным формам, как *Cerastium trigynum*, *Potentilla flabellata* и т. п. То, что в соответствующих местах снег залеживается более длительно, чем на смежных склонах, очевидно. Но в то время года, когда после таяния покрывавшего их снега прошло достаточно времени для того, чтобы растущие здесь альпийские растения успели зацвести, другие места, занятые зарослями *Cousinia*, как мы видели, только еще освобождаются от снегового покрова. Следовательно, вегетация *C. fedtschenkoana* может укладываться в еще меньшие сроки, нежели предоставляемые для нее подобными, поздно освобождающимися западинами.

Решающее значение должно здесь иметь другое обстоятельство. Именно, указанные более или менее замкнутые понижения являются не только местами залеживания снега, но и местами длительного застоя снеговых вод как продуцируемых таянием снежника на месте, так и стекающих со смежных склонов. Почва их плохо дренирована, а главное находится в состоянии длительного охлаждения снеговыми водами. В этом я и скло-

нен видеть причину выпадения *C. fedtschenkoana* и занятия подобных местообитаний растениями, не только приверженными к сильно снежным местам вообще, но прежде всего типичными крпифитами, формами, приспособленными к питанию холодными («ледяными») водами.

Это же объясняет и нераспространение зарослей *C. fedtschenkoana* на те участки склонов, которые непосредственно примыкают к легующим снежникам более крупных логов. Развитие *Cousinia* прекращается не там, где залеживание снегов длится более некоторого критического срока, а там, где мы достигаем той части склона (или дна) лога, где происходит сток талых вод, образующихся за счет лежащих выше по логу масс снега. Если значительная толща снега как зимнее укрытие и как источник влаги, используемой растением во время вегетации, является непременным условием существования *C. fedtschenkoana*, то, напротив, как застой, так и сток снеговых вод, осуществляющийся в течение более или менее длительного срока, является фактором, исключающим возможность ее развития. В отличие от некоторых других растений, проявляющих сходные с *C. fedtschenkoana* требования в отношении зимнего укрытия снеговым покровом, прежде всего *Polygonum hissaricum* и *Rumex paulsenianus*, а также альпийских крпн- и хионофилов типа *Potentilla gelida* и других, прекрасно себя чувствующих на местах, все лето обмываемых холодными снеговыми водами, *C. fedtschenkoana* решительно не мирится с их близостью.

Причину этого следует видеть не в той или иной степени увлажнения почвы местообитания, а в определяющем термике последнего характере вод, его увлажняющих. Во всех местах, где обитает *C. fedtschenkoana*, источником почвенной влаги, используемой растениями в течение лета, является снеговой покров. При таянии его почва напитывается влагой в количестве, обеспечивающем более или менее нормальную жизнедеятельность растений в течение всего лета. Часть растений начинает использовать ее сразу же по схождению снега с занимаемых ими участков (*Scilla*, *Colchicum*, *Corydalis*, некоторые *Gagea*, *Ranunculus turkestanicus* и др.). Развитие других сперва чем-то тормозится и, поскольку наши июльские наблюдения относятся к самому теплomu времени лета, очевидно, не недостатком внешнего тепла. По-видимому, эти растения предъявляют известные требования в отношении температуры почвы. Предварительным условием для начала их вегетации является достаточный прогрев почвы, который и наступает через некоторое время после того, как соответствующий участок освободится из-под снегового покрова.

Естественно, что необходимая почвенная температура достигается довольно скоро благодаря интенсивному нагреву почвы солнцем в тех широтах, к которым относятся наши наблюдения. Однако она длительно не будет достигаться там, где освободившийся от снега участок служит местом стока или накопления талых вод не местного происхождения. Такие участки будут поддерживаться в устойчиво охлажденном состоянии до тех пор, пока не исчезнет источник питания их талыми водами. Эта их охлажденность и является фактором, как бы резервирующим их для заселения высокогорными криофитами, не могущими выдержать конкуренции более рослых субальпийских растений в умеренно высокой части гор (например, на уровне 2900—3000 м) всюду, где узко местные условия развития этих (субальпийских) растений не препятствуют.

В этой связи стоит отметить, что на северо-западных склонах массива Хплагик-тау, на уровнях между 2900 и 3000 м, там, где сверху склона

¹ Дождей в рассматриваемой нами высокогорной области в летние месяцы, как правило, вовсе не выпадает. Да и в те годы, когда отдельные дожди летом случаются (так было, например, в 1945 г. — 30 и 31 июля в районе моих работ выпали дожди; также в 20-х числах сентября), роль их в пополнении запаса почвенной влаги совершенно ничтожна.

(сразу под краем срезаваемой им более плоской поверхности) имеется долго сохраняющийся снежник, ниже по склону мы встречаем сперла низкотравные лужайки альпийского типа (с мелкими *Oxytropis*, *Anemone protracta*, *Myosotis alpestris* и т. п.), дальше вниз переходящие в субальпийское разнотравье; зарослей же *C. jedtschenkoana* (обычных на более отлогих участках над крутым склоном, выше снежника) мы здесь не увидим. Напротив, на той же экспозиции и той же крутизны склонах западной половины массива Куги-ханака, где выше по склонам (в силу местных особенностей макро- и мезорельефа) особо мощных и долго залеживающихся снежников не образуется, и снег сходит более или менее одновременно на все и склоне, или сперва в верхней, а потом в нижней его части, густые заросли *C. jedtschenkoana* встречаются не только на такой же, но и на большей (3100—3200 м) абсолютной высоте.

Расположение верхнего предела зарослей *C. jedtschenkoana* также в меньшей степени зависит от экспозиции самого склона, чем от того, какими условиями в смысле накопления и обстановки таяния снегов обладают вышележащие пространства. *C. jedtschenkoana*, почти всегда образуя заросли, продвигается выше там, где она может достигнуть гребня соответствующей возвышенности или где выше доступных для ее поселения участков нет благоприятных условий для образования мощных снежников. Эти благоприятные для нее условия мы видим, например, на гребне Куги-ханака в западной части этого массива, местами у юго-западного подножия массива Ходжа-мафрач. В подобных случаях вплоть до высот 3200—3300 м *C. jedtschenkoana* не обнаруживает признаков угнетения. Напротив, на северных склонах высшей части массива Куги-ханака *C. jedtschenkoana* не наблюдается уже на высоте 2900—3000 м, хотя по формам поверхности многие участки, казалось бы, и пригодны для нее. Причина этого, по-видимому, в постоянном увлажнении этих (в общем, отлогих) склонов тальми водами, стекающими (то в форме ручейков, то фильтруясь в толще грунта) от частично удерживающихся до конца лета снежников, сосредоточенных в верхней части северных склонов массива (на высотах более 3300 м).

Итак, мы приходим к выводу, что наиболее характерный представитель нагорно-ксерофитной растительности юга Гиссарского хребта — *Cousinia jedtschenkoana* — является растением определенно снеголюбивым, могущим развиваться только в местах, покрываемых в зимнее время снеговым покровом значительной мощности и соответственно освобождающихся от него относительно поздно. Эти места в то же время оказываются, по крайней мере в первой половине вегетационного периода, довольно значительно увлажненными. Таким образом, *C. jedtschenkoana* не проявляет приверженности к сухим местообитаниям в собственном смысле этого слова. Наряду с этим *C. jedtschenkoana* не уживается в местах, увлажняемых (и охлаждаемых) тальми водами после схождения с них местного снега, что отражает ее относительно высокие требования в отношении температуры почвы.

Посмотрим теперь, сходно ли с тем, что мы только что констатировали, поведение других видов *Cousinia*, более или менее близких к *C. jedtschenkoana*. Собственными наблюдениями, притом отрывочными, мы располагаем только в отношении *C. jrancheti* — одного из характерных растений альпийского пояса Гиссарского хребта. Она встречается в нашем районе в изобилии на средней крутизны-склонах различных экспозиций, не избегая мест с обильным снеговым покровом, стаивающим относительно поздно. Я не видел ее, однако, в местах, увлажняемых тальми водами, и вообще на таких склонах, где снежники удерживались бы выше занимаемых ею участков.

Близкая к *C. francheti* *C. pannosa*, по данным Н. Ф. Гончарова [1936], относящимся к Дарвазскому хребту, обнаруживает, по-видимому, еще более определенную связь с местами, обильно покрываемыми снегом. Н. Ф. Гончаров повторно оттеняет связь ее с местообитаниями с сокращенным вследствие долгого сохранения снегового покрова вегетационным периодом. Указания на приуроченность к ровным или выпуклым участкам склонов подсказывают вместе с тем, что *C. pannosa* не уживается в местах стока снеговых вод (в связи с этим даваемая Гончаровым характеристика части ее местообитаний, как охлаждаемых длительным лежанием снегового покрова, кажется мало удачной).

Для субальпийского пояса Дарвазского и отчасти Вахшского хребта П. Ф. Гончаров [1936] приводит интересные данные о более близкой к *C. fedtschenkoana* *C. stephanophora*. Образуемые ею вместе с *Astragalus nigrocalyx* (близким к гиссарскому *A. bornmulleri*) и различными представителями разнотравья формации отмечаются или в местах с нормальным для соответствующего уровня увлажнением, или на участках с залеживающимся в начале лета снеговым покровом.

Не избегает, по-видимому, значительно снежных мест и близкая к *C. fedtschenkoana* субальпийская *C. macilenta* и некоторые другие виды. Таким образом, имеющиеся (пока еще скудные) данные о биологии в разной степени родственных *C. fedtschenkoana* форм свидетельствуют, что связь с местообитаниями, укрываемыми мощным и долго сохраняющимся снеговым покровом, присуща многим из них, и соответствующие качества *C. fedtschenkoana* не являются чем-то из ряда вон выходящим, выделяющим ее среди других систематически близких представителей рода.

В пределах нашего района мы можем отметить как характерных представителей нагорно-ксерофитного типа растений, также менее тесно связанных с *C. fedtschenkoana*, виды *Cousinia* (*C. acicularis* и *C. commixta*), два вида колючих *Astragalus* (*A. bornmulleri* и *A. lasiosemius*), *Scorzonera acanthoclada*, *Acantholimon alatavicum*, *Morina lehmanniana*. Все эти растения не обнаруживают столь определенного тяготения к богато заснеженным местам, как *C. fedtschenkoana*. Однако *C. acicularis* иногда попадает среди ее зарослей, из чего можно заключить, что обилие снегов само по себе для нее не вредно. Скорее, возможно, она вытесняется из более снежных мест по мере развития на них сомкнутых зарослей более мощной *C. fedtschenkoana*, с которой хорошо уживаются лишь растения, опережающие ее в темпе развития в начале вегетации. *Astragalus bornmulleri* иногда встречается на открытых обдуваемых местах. Но он лучше развивается на склонах с обильным снеговым покровом, причем, в частности, на массиве Хилалик-тау образует характерные группировки вместе с типично хионофильной *Polysonum hissaricum*. Близкий *A. lasiosemius*, в нашем районе относительно редкий, растет здесь по соседству с *C. fedtschenkoana* на местах, судя по всему, сходных в отношении зимних условий. А. П. Саверкин [1944] наблюдал в бассейне р. Лючоб смешанные группировки *C. fedtschenkoana* с *A. lasiosemius*, что говорит о сходстве жизненных потребностей обоих. Местообитания *Scorzonera acanthoclada*, *Acantholimon alatavicum* и *Morina lehmanniana* приурочены у нас к скалистым местам, но занимают такое положение по отношению к скалам, что более или менее значительное покрытие их снегом в зимнее время не вызывает сомнений (о том же говорит и наблюдаемое местами соседство высокогорных кустарников — *Rosa hissarica*, *Lonicera seravschanica*).

Таким образом, и отличие от общих с нижними поясами склонов Гиссарского хребта крупных эфемероидов (*Rheum*, *Ferula*) и некоторых других растений, подшагающих вместе с ними до альпийского пояса (*Pericn. scabrum*, *Hyssopus officinalis*?), проявляющих приуроченность к рано освобождающимся от снега, т. е. малоснежным, особенно южным склонам высокогорья, типичные нагорные ксерофиты Гиссарского хребта

(и, по меньшей мере отчасти, других районов Памиро-Алая) отдают предпочтение местам, достаточно защищенным в зимнее время снеговым покровом, а в некоторой части являющимся типичными хионофилами.

В то же время все они приурочены к местообитаниям, не служащим местом стока талых вод, близость которых исключает их развитие. Являясь в той или иной степени хионофильными, нагорные ксерофиты в еще большей мере являются типичными криофобами, и охлаждение почвы талыми водами, столь «привычное» для растений альпийского типа, исключает возможность их произрастания. Последнее и естественно, поскольку в противовес альпийским микротермным растениям нагорные ксерофиты и по своей географической приуроченности, и по своим филогенетическим связям определенно тяготеют к термофильным элементам невысокогорных флор области их развития — горных стран Западной Азии. Относительная термофильность не утрачивается ими и при заселении высокогорных пространств, что и налагает отпечаток на их распределение по отдельным имеющимся здесь типам местообитаний.

Вместе с тем естественен вопрос: не находится ли констатированная нами приуроченность нагорных ксерофитов (по крайней мере, гиссарских) к обильно накрываемым снегом и достаточно увлажняемым при его таянии местообитаниям в противоречии с их внешним ксероморфизмом? На некоторую противоречивость природы нагорных ксерофитов в свое время уже обратил внимание Е. П. Коровин [1934], отметивший, что нагорные ксерофиты Средней Азии развиваются при большой сухости воздуха, но часто при значительной влажности почвы. Констатация эта, по-видимому, совершенно правильна: наши нагорные ксерофиты — растения отнюдь не гидрофобные.

В чем же, в таком случае, истинные причины их ксероморфизма?

Нагорные ксерофиты и образуемые ими группировки являются характерным и достаточно широко распространенным элементом растительности горных стран Передней и Средней Азии, т. е. той части Азиатского материка, которая с наибольшим правом может рассматриваться как входящая в состав Средиземноморской флористической области. Распространение их в Средней Азии (Копетдаг, Западный Памиро-Алай; советский Бадахшан, но не Памир собственно; западные части Тянь-шаньской системы, но не Центральный или Восточный Тянь-Шань, несмотря на то, что последний, как и Памир, вообще суше более западных районов) только оттеняет эту их приуроченность. Переднеазиатский географический тип и восточно-средиземноморские генетические связи четко обрисовываются в классических областях развития нагорных ксерофитов — Армении и нагорном Дагестане, — при описании растительности которых и было первоначально обосновано Н. И. Кузнецовым [1901 и другие работы] представление об этом ее типе.

Очевидно, в специфических условиях этой области и следует искать объяснения природы того типа растений, за которым закрепилось определение (хотя и не очень четкое, но все же понимаемое авторами, им пользующимися, довольно единообразно) «нагорные ксерофиты». Описывая нагорно-ксерофитную растительность Кавказа, где она выступает прежде всего как антагонист лесной, Н. И. Кузнецов оттенял ее приуроченность к более сухим частям страны, а в пределах последних, в свою очередь, к более сухим типам местообитаний. В более сухой вообще Средней Азии такой приуроченности нет. Напротив, в наиболее сухой ее части — на Памирском нагорье — нагорно-ксерофитный тип растительности но выражен, будучи характерным для горных склонов более обеспеченного осадками горного Бадахшана (или так называемого Западного Памира). Нечто подобное имеет место и на Тянь-Шане, западные окраины которого не выделяются общей скудостью осадков. Гиссарский хребет, к которому относятся наши наблюдения, является наиболее богатой осадками частью Средней Азии. Главный очаг развития нагорно-ксерофитной раститель-

ности в советской Средней Азии — Копетдаг — суше, чем более восточные (и более высокие) ее горы, но по отношению к своему окружению также является районом повышенного количества осадков как абсолютно, так и тем более относительно¹. В горах Ирана, вообще более сухого, чем наша Средняя Азия, нагорные ксерофиты опять же господствуют на тех уровнях, где осадков выпадает относительно больше [СПИ, 1939; Melchior, 1937]. То же отмечается и для гор Малой Азии [Krause, 1940].

Таким образом, если в целом нагорные ксерофиты приурочены к более сухой части Средиземноморской (в широком смысле) области, то в пределах области своего развития они связаны с участками, характеризующимися относительным обилием осадков. Наряду с этим мы наблюдаем и отсутствие нагорно-ксерофитной растительности в горах вообще очень бедной осадками Центральной Азии. Аппелировать к общей сухости климата, как причине, обуславливающей развитие нагорных ксерофитов, в связи с этим едва ли возможно.

Падение количества осадков с подъемом на более высокие уровни, отмечавшиеся иногда как возможная причина безлесия и относительно ксероморфного облика растительности вершин, не достигающих собственно альпийских высот, едва ли может объяснить эти явления. Сокращение количества осадков, наблюдаемое во многих горных странах при подъеме выше некоторого уровня, бросается в глаза при рассмотрении абсолютных цифр. Осадков на соответствующих вершинах выпадает действительно меньше, чем несколько ниже, на склонах тех же гор, но это не значит, что вершины эти суше, чем склоны в зоне максимума осадков. Ибо, параллельно с уменьшением суммы осадков понижаются и температуры, и связи с чем средняя обеспеченность осадками на безлесных вершинах горных хребтов во всяком случае не меньше, чем на их облесенных склонах. Мы знаем вместе с тем что некоторые высокогорные области, характеризующиеся резким уменьшением количества осадков, начиная с определенного уровня, выше которого они и безлесны, как раз не дают приюта нагорно-ксерофитной растительности. Назовем как яркий пример сырты Центрального Тянь-Шаня. Занимая в течение всей зимы доподлинно «заоблачное» положение, они обладают нагорно-степной, но не нагорно-ксерофитной растительностью. Условия южных склонов Гиссарского хребта окончательно убеждают в том, что обилие осадков и развитие нагорно-ксерофитных формаций — явления не противостоящие друг другу, как нечто несовместимое. Данные, собранные Саверкиным в отношении плато Руидашт, говорят о наличии в субальпийском поясе Гиссарского хребта весьма мощного снегового покрова. Мои наблюдения над деградацией его в летние месяцы вполне сходятся с этим. И если относительная ксероморфность наших нагорных ксерофитов является фактом, то приуроченность их к высотам, где выпадают обильные осадки, — факт столь же беспорядный.

Мне думается, что объяснение особенностей нагорно-ксерофитного типа растений (и растительности) надо искать не в их связи с каким-либо определенным суммарным количеством осадков, а в характерном для всего Средиземноморья и особенно резко выраженном в его восточных более континентальных частях сезонном распределении осадков. Все Средиземноморье расположено в зоне резко выраженного преобладания зимних² осадков. Сезону их выпадения противостоит резко же выраженный период засухи, совпадающий во времени с наиболее жаркой частью года. В пределах Малой Азии, Ирана и юго-западных частей советской Средней Азии эти черты климата выражены особенно резко. В частности, и на юге Гиссарского хребта, где годовая сумма осадков в субальпийском поясе, вероятно, повсеместно достигает громадной, в сущности, величины в

¹ Принимая во внимание высоту над уровнем моря и связанное с ним понижение температуры.

² В широком смысле, т. е. собственно зпмпнх, осенне-зимних, зимне-весенних и т. д.

1000 мм, летняя засуха выражена почти так же резко, как и в других, вообще более бедных осадками частях юга Средней Азии: со второй половины июня и до октября в нормальные годы осадков здесь не выпадает вовсе. Влияние летней засухи на жизнь растений резко бросается в глаза решительно всюду, и только в альпийском поясе оно смягчается относительно малым теплом летних месяцев и увлажнением почвы за счет таяния снежников, сохраняющихся в течение большей части или всего лета.

Сезонное распределение осадков порождает основные эколого-фенологические особенности растительности Средиземноморья (включая юг и юго-запад сойотской Средней Азии). Его отражением является прежде всего сосредоточение основных проявлений растительной жизни на той части юда, которая является оптимальной по сочетанию температуры и влажности. В наиболее теплых частях области, где развитие растений лимитируется почти исключительно влажностью, жизнь растений развертывается в зимние или весенние месяцы, в зависимости от конкретного распределения осадков. Там, где зимы становятся холоднее (например, в пустынных областях Ирана, Средней Азии), сезон бурного развития растений смещается на весну, независимо от того, преобладают ли зимние или весенние осадки. Весенний максимум в развитии растительности наблюдается и в нижних поясах гор Средней Азии. Во всех этих случаях приспособления растений сводятся к выработке способности использовать для своего развития то более или менее непродолжительное время года, в течение которого достаточное тепло сочетается с достаточной влажностью. Ярким выражением этого пути адаптации является столь характерная для всего Средиземноморья эфемеризация растений. Становясь эфемерами (или в случае многолетности эфемероидами), растения косвенно приспосабливаются к засушливому климату своей родины, максимально уклоняясь от прямого соприкосновения с засухой, в течение которой все их жизненные проявления свертываются. Приспособление ритма развития к условиям засушливого климата, каковым является эфемеризация, говоря образно, избавляет растение от приспособления к засухе собственно. Структура эфемеров и эфемероидов остается поэтому мезофильной. Вместе с тем эфемеризация может сопровождаться микротермизацией, поскольку сокращение потребностей в необходимом для развития тепле дает растениям большие преимущества в смысле лучшего использования дефицитной в странах с засушливым климатом влаги. Эти черты присущи и эфемерам и эфемероидам высокогорной области Гиссарского хребта, среди которых следует выделить крупных эфемероидов-мезотермов (*Ferula*, *Rheum*), мелких эфемероидов-микротермов (*Scilla*, *Juno*, *Colchicum*, виды *Gagea*, отдельные *Allium*, *Corydalis ledebouriana*, *Tulipa hissarica*, мелкие *Ranunculus*) и минимальное количество эфемеров-однолетников (карликовые *Veronica*). Все эти растения — типичные мезофиты. Характерно при этом, что эфемероиды-микротермы выступают в высокогорной области, как явно выраженными хионофилы. Это вызвано тем, что существование их поддерживается здесь уже не весенними осадками, а целиком влагой, остающейся в почве при таянии снега, вблизи которого только и наблюдаются активные жизнепроявления этих растений.

Количество эфемероидов-мезотермов в высокогорной области минимально, причем форм специфически высокогорных в этой категории растений не существует. Большинство растений высокогорных районов эфемеризации не подвергается. Обусловлено это термическими условиями высокогорья, исключая теми преимуществами, которые дает эфемеризация растениям, обитающим на меньших высотах. Дело в том, что в условиях альпийского и субальпийского пояса в течение всего сезона выпадения осадков развитие растений невозможно вследствие слишком низкой температуры. К тому времени, когда температура становится достаточной для того, чтобы пробудить жизнь растений, выпадение осадков уже прекращается. Растениям^ приравливающимся к быстрому использованию

периодических осадков во время их выпадения, в высокогорье поэтому нет. Периоды выпадения осадков и развития растений здесь не перекрываются вовсе: они противостоят друг другу.

Вследствие этого именно в высокогорной области вообще относительно более других высотных поясов летне-засушливой субтропической зоны, обеспеченной осадками, развитие растений протекает целиком в обстановке абсолютной или почти абсолютной засухи (в метеорологическом смысле). Она поддерживается здесь всецело за счет запасов влаги, поступающих в почву при таянии снега и продолжающих пополняться за счет таяния снежников, сохраняющихся в локально благоприятных для этого местах и на больших высотах — в нивальном поясе.

В альпийском поясе, собственно, накапливающиеся в почве с весны запасы влаги являются, в смысле достаточности их для поддержания жизни растений, относительно более богатыми в связи с меньшей интенсивностью испарения (вследствие умеренности температур), а также благодаря постоянному и быть может равномерному пополнению их сверху, а отчасти и на месте за счет таяния длительно лежащих снежников. Соответственно этому все типичные альпийские растения являются, по существу, мезофитами, иногда лишь в умеренной степени ксерофилизировавшимся. Вместе с тем все они обязательно являются микротермами, так как вегетация их не только протекает при умеренных температурах воздуха, но и поддерживается притоком холодных снеговых вод. Растения, более требовательные в отношении температуры почвы, в этих условиях водоснабжения произрастать не могут.

Условия субальпийского пояса являются существенно иными. Летние температуры здесь значительно выше, а теплый сезон значительно длительнее, чем в альпийском поясе. Вместе с тем местные источники пополнения почвенной влаги здесь исощаются раньше, при большей же отдаленности нивального пояса воды его достигают субальпийских высот уже в виде вполне оформившихся потоков (ручьев и рек), могущих оросить лишь ничтожную долю поверхности земли. Поэтому летняя засуха выражена в субальпийском поясе юраздо ярче, в смысле ее отражения на жизни растений. Основным, а для многих местообитаний единственным источником почвенной влаги является здесь местный снеговой покров. От мощности его зависит не только защищенность зимующих органов растений от зимней стужи, но и то количество влаги, которое может быть ими использовано в летнее время.

Разумеется, некоторое дополнительное увлажнение почвы местами имеет место как за счет фильтрации воды в поверхностных слоях горных склонов, так и за счет притока вод сверху из альпийского пояса. Развитие более пышного субальпийского разнотравья обычно и отмечает такие места. Мезофильная природа компонентов этого разнотравья сразу бросается в глаза. Характерными его представителями в верхней части субальпийского пояса являются *Angelica ternata*, *Polygonum bucharicum*, *Senecio songoricus*, *Eremurus robustus*, *Euphorbia seravslianica*, *Ligularia macrophylla*, *Adonis turkestanicus* и др. Но благоприятствующее развитию такой растительности поддержание влажности почвы притоком воды извне существует в субальпийском поясе не повсеместно. Большая часть субальпийских склонов лишена его, особенно же это имеет место там, где субальпийские высоты сами являются предельными. Именно эти места и являются в условиях Гиссарского хребта местами наибольшего развития нагорно-ксерофитной растительности, которая здесь, в отличие от более сухих областей Передней Азии с их колюче-подушечным типом нагорных ксерофитов (тип *Tragacantha* — *Acantholimon*), представлена в основном типом колючетравников, ведущее место в которых занимают виды *Cousinia*.

Сосредоточиваясь на местообитаниях, единственным источнике*! увлажнения которых является весеннее таяние снегового покрова, нагорные ксерофиты вегетируют в окружении сухого воздуха и при постепенном

иссушении почвы, запасы влаги в которой в течение всего лета ничем не пополняются. Поэтому, обстановка их развития настойчиво требует приспособления к экономному расходованию влаги. Это и находит отражение в ксероморфизации их строения. *Во* общая сухость климата страны, а засушливость его, при обусловленном термическими причинами совпадении периода развития растений с периодом засухи, находит отражение в адаптивных чертах строения нагорных ксерофитов. Что же касается до их топографического распределения в областях их развития, то оно определяется в значительной степени их термофильной природой, заставляющей их избегать местообитаний, дополнительно увлажняемых притекающими извне снеговыми водами, а также конкуренцией субальпийского крупнотравья, оттесняющего нагорные ксерофиты с тех площадей, где возможно его развитие.

В условиях Гиссарского хребта и вообще Гиссаро-Дарвазской горной страны при большом обилии зимних осадков нагорные ксерофиты обеспечиваются необходимым для их процветания запасом влаги почти повсеместно на отвечающих их потребностям в тепле высотах. В областях, более бедных осадками, дело может обстоять иначе. И здесь, по-видимому, развитие нагорно-ксерофитных форм пошло отчасти по пути выработки приспособления, способствующих накоплению влаги вблизи их. В качестве такого приспособления я склонен рассматривать крупноподушечные формы роста астрагалов-трагакантов и некоторых *Acantholimon*. Форма кустов этих растений, безусловно, способствует накоплению снега около них, а тем самым и большему увлажнению обитаемых ими участков при весеннем таянии.

В итоге сказанного об экологии нагорных ксерофитов сделаем теперь попытку определить существо понятия «нагорные ксерофиты». В нашем представлении нагорные ксерофиты — это более или менее термофильные низкорослые кустарники, полукустарники и травянистые многолетники с чертами ксероморфизма в строении (жестколистность, развитие колючек и опушения, образование дерновинно-подушечных форм и т. п.), обитающие в горных условиях стран с засушливым летом, в значительной части хионофильные и неизменно способные поддерживать свое существование целиком за счет использования влаги, накапливающейся в почве в результате таяния местного снегового покрова, и, следовательно, независимые в своем развитии от осадков, могущих выпасть в течение вегетационного периода.

Нам остается сказать несколько слов по вопросу об относительной древности нагорно-ксерофитного типа растений и растительности и вероятной истории его развития. Вопрос этот является предметом значительных разногласий между фитогеографами. Если Н. И. Кузнецов, говоря о нагорных ксерофитах Армении и Дагестана, настаивал на значительной их древности, то, например, Краузе [Krause, 1940] рассматривает нагорные ксерофиты Малой Азии как наиболее молодое «наслоение» в ее флоре, приписывая им послеледниковый возраст. Такой же позиции придерживаются П. Ф. Гончаров и П. П. Овчинников [1935, 1936] в отношении нагорных ксерофитов Намиро-Алая.

В суждениях по данному вопросу немалое значение имело, по-видимому, неразграниченность отдельными авторами представлений о прогрессивности или деградациии определенного типа растительности на современном этапе ее развития и о времени возникновения соответствующих типов, т. е. о их относительной древности. Делая вывод о прогрессивности нагорно-ксерофитного типа (для чего есть веские основания), эти авторы усматривали в ней прямое указание на его молодость, хотя понятия эти определенно неравнозначны и решение первого вопроса (о прогрессивности или регрессивности) не предвещает решения второго (о древности). На это

положение давно уже указывал Н. И. Кузнецов. Мне приходилось уже в другом месте [Толмачев, 1944] указывать, что нагорно-ксерофитная растительность Памиро-Алая сочетает в себе черты очевидной прогрессивности в современную эпоху со столь же явными чертами реликтовыми (богатый эндемизм нагорно-ксерофитных типов, узлокалокализованные и разорванные ареалы отдельных видов), свидетельствующими между прочим о том, что современное расширяющееся распространение нагорно-ксерофитной растительности Памиро-Алая не достигло еще максимальных пределов их распространения в прошлом (в межледниковое или ледниковое время).

Рассматривая вопросы происхождения нагорных ксерофитов более широко, мы вынуждены, в полном согласии с Н. И. Кузнецовым, еще более оттенить, очевидно, значительную древность их как экологического типа растений. Об этом говорит прежде всего богатство эндемизма горных флор Передней и Средней Азии, связанного именно с нагорно-ксерофитными формациями. Судьбы целых родов п древних групп (*Astragalus* sect. *Tragacantha*, *Acantholimon*, моно- и олиготипные роды кавказской флоры) связаны с развитием нагорно-ксерофитного типа растительности. Другие роды (*Cousinia* и многие другие *Compositae*, *Astragalus* s. str., *Onobrychis*, *Silene*, *Bupleurum* и др.) выработали многочисленные самобытные типы нагорных ксерофитов, часто обнимающие целые группы родственных видов.

Характерно наряду с этим развитие в отдельных районах нагорно-ксерофитной растительности своих автохтонных типов соответствующих растений, что усиливает убеждение как в большой древности данного типа вообще, так, в частности, и в каждой из горных стран, где он выражен самобытными, не повторяющимися в других очагах его развития формами. Так, нагорные ксерофиты Дагестана и Армении принадлежат в основном к разным родам и выработались, очевидно, независимо друг от друга. В горах Памиро-Алая развитие нагорно-ксерофитной растительности было особенно отмечено формообразованием рода *Cousinia*, виды которого занимают здесь ведущее положение в ряду растений этого характера. Обособленным не только в географическом, но и в псторнко-филогенетическом аспекте является очаг развития нагорных ксерофитов в горах Северо-Западной Африки. Все эти примеры выработки большого количества нагорно-ксерофитных типов *in situ* в каждой области самостоятельно говорят о совершенной обреченности попыток «уложить» историю их развития в рамки непродолжительного времени (например, четвертичного периода).

Дальнейшим доказательством древности нагорно-ксерофитных типов является выработка в качестве их производных более молодых альпийских видов, успешная совершиться независимо друг от друга в разных районах. Такова *Pseudovesicaria digitata* в альпийской области Кавказа, *Cousinia francheti* — в Гиссаро-Зеравшанской горной стране, *S. pannosa* — в Дарвазе. Учитывая все это и, безусловно, более древний характер эндемизма нагорных ксерофитов и на Кавказе, п в Малой Азии, и в Таджикистане по сравнению с эндемизмом альпийских элементов их флор, мы должны искать исторические корни этого экологического типа горных растений в глубокой древности. Очевидно, в третичном периоде и притом не на исходе его.

Известные трудности на пути такого истолкования генезиса нагорных ксерофитов вызываются тем, что мы пытаемся связать возникновение их с той или иной особо сухой эпохой. Признаков же такой эпохи, особенно более сухой, чем современная, мы в третичном периоде не усматриваем. Не приходится сомневаться в том, что более сухие эпохи должны были благоприятствовать развитию нагорных ксерофитов там, где они конкурируют с более мощными мезофитами п образуемыми ими группировками. Но это относится более к вопросу о распространении нагорно-ксерофитных типов и о их роли в сложении растительности той или иной страны, которой они вообще не чужды. Напротив, само зарождение нагорных ксе-

рофитов, как экологического типа, в особенности в более аридных частях области их современного распространения, приурочения его к особо сухой эпохе не требует. Мы видели, что общая сухость климата вообще не является необходимой предпосылкой развития нагорно-ксерофитного типа растений. Такой предпосылкой является засушливость вегетационного периода, порождающая развитие растений всецело за счет использования влаги, накапливающейся при таянии снегов, и в обстановке неуклонно падающей в течение вегетации влажности почвы. Но эти условия в той или иной степени должны были иметь место в горах континентальных субтропических областей во всякую эпоху, ибо они не представляют ни чего-либо местного, ни преходящего, но являются естественным, неизбежным выражением основных зональных закономерностей климата субтропической зоны. Речь может быть о разной степени резкости выражения этих черт в той или иной конкретной горной области в определенную эпоху. Но наличие тех тенденций в формировании горных климатов, отражением которых является формирование нагорно-ксерофитного типа горной растительности, этого специфического типа высокогорной растительности субтропиков, должно было быть присуще определенным широтам с тех пор, как развитие рельефа земной поверхности привело к образованию поднятий, достаточно высоких для того, чтобы весь период выпадения осадков становился достаточно холодным и развитие растений оказалось вынужденно отодвинутым на то время года, к которому приурочено полное бездожде.

Когда именно наступил соответствующий «момент» в той или иной конкретной горной стране, могут решить только геологи. Мы же пока удовлетворимся констатацией того, что формирование нагорно-ксерофитных типов растительности в горах Западной Азии не требовало для своего осуществления никаких особых предпосылок сверх тех, которые создаются географическим положением той зоны, к которой развитие их и сейчас приурочено.

Мне думается, что сказанное является только дополнением к тому, чего настоятельно требует изучение растительного мира Средиземноморской области (понимаемой широко) с разных точек зрения. К тем же мыслям приводит и богатый самобытный эндемизм средиземноморских флор, и экологическая специфика характерных для них групп растений и другие известные факты. В новейшее время и фитопаалеонтология дает, наконец, соответствующее освещение природе древнего Средиземноморья. «Древняя южная зона вечнозеленых лесов... соответствовала хотя и жаркому, но более сухому климату, чем таковой современной зоны влажных тропических лесов (джунглей), или по крайней мере имевшему сухие сезоны, тем более, что в этой зоне уже в олигоцене наметились и совершенно ксерофитные провинции или районы» [Криштофович, 1943, с. 79—80]. И за теми изменениями растительности, которые произошли здесь начиная с олигодена, отмечали общее изменение термики субтропической и умеренной зон в сторону похолодания, вырисовываются показатели устойчивости основных зональных черт климата — устойчивости, являющейся естественным следствием широтного положения определенных пространств и основных законов циркуляции атмосферы.

РОЛЬ МИГРАЦИЙ И АВТОХТОННОГО РАЗВИТИЯ В ФОРМИРОВАНИИ ВЫСОКОГОРНЫХ ФЛОР ЗЕМНОГО ШАРА

Вопрос о роли миграций (расселения) растений и автохтонного развития элементов флор в формировании различных флористических комплексов является одним из узловых вопросов теории флорогенеза.

Применительно к проблеме генезиса высокогорных (так же как и островных) флор он часто обсуждался с особенной остротой. Причиной этого было давно выявившееся противоречие между наличием тесных генетических связей между флорами различных высокогорных областей и значительной их разобщенностью, при которой трудно себе представить наличие какой-либо формы «контакта» между их флорами при современных условиях. С последним обстоятельством связано и значение правильного решения определенных флорогенетических вопросов для палеогеографии.

Проблема так называемого арктоальпийского распространения была первой подвергшейся обстоятельному обсуждению в флорогенетическом плане. Классическими объектами явились в данном случае те виды растений, которые, произрастая в Альпах или (и) в других горах Средней и Южной Европы, встречаются также на Крайнем Севере — в арктических и субарктических районах Европы, а иногда и на всем протяжении циркумполярной высокоширотной области. Характерными примерами этого являются *Dryas octopetala*, *Salix herbacea*, *Loiseleuria procumbens*, *Pedicularis sudetica*, *P. oederi*, *Oxyria digyna*, *Silene acaulis*, *Poa alpina*, *Draha fladnizensis*, *Saxifraga cernua*, *S. oppositifolia* и т. д.¹

Не сомневаясь в единстве происхождения особей одного и того же вида, произрастающих в Альпах и в Арктике, исследователи вынуждены были ставить вопрос о первичности или вторичности той или иной части современного ареала вида и об истории его распространения, приведшей к появлению вида в области, не являющейся его родиной, а затем к обособлению друг от друга двух основных частей ареала. Заслуживает внимания то, что предположение о быстром переносе зачатков растений на дальние расстояния, столь часто привлекавшееся для объяснения генезиса флор океанических островов, не нашло ревностных приверженцев среди натуралистов, изучавших проблему арктоальпийского распространения. Они были единодушны в том, что современное прерывистое распространение изучавшихся растений явилось следствием расчленения когда-то целостных ареалов и что расселение соответствующих видов из приполярной области в горы Средней Европы или наоборот должно было совершиться более или менее постепенно, но, очевидно, при условиях, существенно отличных от современных.

Исследования геологов, обосновавшие представление о ледниковом периоде, послужили базой для создания гипотез об арктоальпийских миграциях, происходивших в течение этого периода, т. е. о переселении исконных обитателей Арктики на юг, обитателей высокогорий — вниз, к подножию гор, а затем о сопровождавшем таяние льдов «обратном» переселении растений. Но в последнем виде арктического и высокогорного происхождения, перемешавшиеся друг с другом в местах своего временного произрастания, могли участвовать совместно. В результате виды высокогорного происхождения могли попасть в Арктику, арктические — подняться в горы.

Именно в таком плане решалась проблема арктоальпийского распространения Форбсом [Forbes, 1846], Дарвином [Darwin, 1859] и их ближайшими последователями. В их ряду Гукер [Hooker, 1862] развивал представление об арктическом происхождении арктоальпийских растений. В противовес этому Энглер [Engler, 1879—1882, 1905, 1916] и Христ [Christ, 1867, 1907] указывали на большее значение высокогорий умеренного пояса как областей первоначального развития арктоальпийских эле-

¹ Представление о количестве⁰ видов растений, имеющих типичное арктоальпийское распространение, в прошлом было отчасти преувеличенным вследствие очень широкой трактовки видов. Близкие виды растений, произрастающие в Арктике и в Альпах, часто отождествлялись. Мы называем для примера только такие растения, видовое тождество средневропейских высокогорных и арктических популяций которых не вызывает сомнения и в наше время.

ментов современных флор *. Они же обратили внимание на наличие связей, во многом подобных арктоальпийским, между флорами различных, значительно отдаленных друг от друга высокогорных областей. В особенности Христ подчеркивал при этом значение восточных, а не северных флорогенетических связей высокогорной флоры Альп, указывая на горы Южной Сибири, в частности на Алтай, как на ту область, откуда Альпы могли получить значительную часть специфически высокогорных элементов своей флоры. Представление об арктоальпийских миграциях было, таким образом, дополнено представлением о не менее широких и по расстояниям, и по многочисленности участвовавших в переселении видов миграциях в общем широтного направления. Возможность таких миграций также связывалась с условиями ледникового периода, представлявшегося ученым конца прошлого и начала нашего столетия временем очень значительного общего охлаждения и очень резко отличного от современного распределения растительности.

Противоречивость некоторых миграционных гипотез уже во время, когда они выдвигались, вызвала сомнения отдельных исследователей. В особенности А. Н. Краснов [1888], убедившийся на примере изученной им флоры Тянь-Шаня в наличии тесных связей между горными флорами разных высотных уровней, указывал на возможность автохтонного развития основных элементов высокогорной флоры за счет преобразования местных, менее специализированных в смысле приспособления к высокогорным условиям растений. Краснов возражал против ряда построений Энглера и других авторов, указывая на невозможность объяснить дальними миграциями некоторые особенности высокогорных флор. Он указывал и на отсутствие необходимости допускать миграции таких масштабов, какие намечались другими авторами ради объяснения ряда других особенностей этих флор.

То, что представления о миграциях, исходивших из гипотетического скандинавского (или арктического) центра, как это рисовалось Гукеру, или о миграциях между высокогорьями Сибири и Альпами, как их представляли себе в свое время Энглер, Христ и их последователи, были преувеличены, в настоящее время едва ли может вызвать сомнение. Уже в позднейших работах Энглера получило освещение значение тех преобразований флор, которые неизбежно должны происходить на месте в ходе становления любой высокогорной области, приводя по мере ее поднятия к образованию первоначальной основы каждой высокогорной флоры.

Детальные исследования, посвященные истории развития флоры Альп [Briquet, 1891, 1901, 1906; Chodat, 1923; Kulczinsky, 1924; Scharfetter, 1929; Gams, 1933a, 6, 1938], вскрыли наличие теснейших генетических связей ряда элементов собственно альпийской (высокогорной) флоры с невысокогорными флорами Южной и приатлантической Европы и привели к выводу о становлении ряда высокогорных видов на месте. Было также показано, что если некоторые роды, представленные в высокогорной флоре Альп, и должны рассматриваться как аллохтонные по отношению к ней образования (т. е. как «пришлый» элемент в рамках данной флоры), то природа альпийских видов этих родов свидетельствует о их развитии на месте как продукта автохтонного формообразования.

Самобытность путей развития высокогорной флоры Кавказа была отчасти вскрыта уже Н. И. Кузнецовым [1909, 1910], а затем получила более детальное освещение в специальных работах ряда позднейших авторов.

¹ В настоящее время подавляющее большинство фитогеографов, изучающих проблему арктоальпийского распространения, признает гетерогенность «арктоальпийского элемента» флор как объединения видов, обладающих сходными чертами распространения, несмотря на существенные различия в происхождении. В генетическом плане сборная группа арктоальпийских растений подразделяется на арктогенные и альпигенные растения. Последние, в свою очередь, неоднородны, поскольку родиной различных альпийских видов могут являться различные высокогорья.

Сейчас вопрос об автохтонности основной массы ее компонентов можно считать окончательно разрешенным в положительном смысле. В общем практически повсеместно, где высокогорные флоры подвергались детальному флорогенетическому анализу, выявлялось, что в основе каждой из них лежит более или менее развитое автохтонное ядро. Там же, где миграции сыграли в формировании высокогорных флор очевидную роль, они в меньшей степени повинны в возникновении современного видового состава этих флор, чем это в прошлом казалось вероятным многим исследователям.

Некоторые авторы обратили внимание и на возможность первично-прерывистого характера ареалов некоторых высокогорных видов, допуская политопное их развитие от единого, как правило, «среднегорного» прототипа в разных обособленных друг от друга высокогорных районах [Briquet, 1891, 1901, 1906; Steenis, 1934—1936; Tirrill, 1951; и др.]. С наибольшей вероятностью это допускается в отношении некоторых видов гибридного происхождения [Gams, 1933а, б, 1938]. Было обращено внимание и на вероятность параллельного развития очень близких (но не тождественных) видов в Арктике и в высокогорьях умеренного пояса за счет преобразования широко распространенных исходных форм, не являющихся ни арктическими, ни высокогорными растениями (арктоальпийская дифференциация).

Но сколько бы мы ни ограничивали значение миграций как основы формирования высокогорных флор, мы не должны впадать в другую крайность и вообще отвергать или ставить под сомнение значение их как флорогенетического фактора. Необходимость признания их роли во флорогенезе высокогорий вытекает прежде всего из факта существования видов, обладающих очень широким географическим распространением, являющихся типичными ореофитами и не обнаруживающих тесных связей с какими-либо невысокогорными видами нигде или по меньшей мере почти на всем протяжении своего ареала. Думать, что такие подчеркнута целостные виды, как *Oxyria digina*, *Thalictrum alpinum*, *Saxifraga cernua*, *Crepis nana* и т. п., приобрели свое широкое распространение со времени своего становления, мы, разумеется, не можем. Нельзя прибегнуть и к гипотезе политопного происхождения их, так как условия окружающих фрагменты их ареалов невысокогорных пространств слишком разнообразны для того, чтобы можно было предполагать соответствующее широкое распространение невысокогорного вида — родоначальника. Очевидно, заселение этими видами большей части современного ареала каждого из них является результатом миграций; только на каком-то ограниченном пространстве они представляют автохтонные (в полном смысле слова) элементы местной флоры. Прямые доказательства миграций растений высокогорного типа мы находим и в документах геологической летописи. Так, существование смешанных по составу своих компонентов, но включавших значительное число видов, ныне встречающихся только на Крайнем Севере или на высокогорьях (или и там, и тут, но не на промежуточном пространстве), флор приледникового типа (Glazialflogen) в средних широтах Европы в определенные эпохи плейстоцена — факт, а не гипотеза. То, что растения типа *Dryas octopetala*, *Salix herbacea* и так далее произрастали в определенное время в относительном изобилии там, где их заведомо не было еще в начале плейстоцена и где их нет теперь, неоспоримо свидетельствует, что эти виды в определенный «момент» истории Земли откуда-то иммигрировали в Среднюю Европу, а затем вымерли в ее равнинных частях. Совокупность имеющихся палеоботанических данных не оставляет сомнений в том, что в раннеплейстоценовое время *Dryas octopetala* не входила в состав флоры Альп. Она включилась в эту флору значительно позже, после той, как комплекс «дриасовой флоры» просуществовал некоторое время в области к северу от подножия Альп. Сюда же она могла проникнуть, очевидно, под давлением происходивших в эпохи оледенений охладевших климата лишь откуда-то с Севера. Это ли

не доказательство реальности миграций, притом в классической форме арктоальпийской миграции?!

Роль миграций как флорогенетического фактора ярко отражается различиями в составе флор отдельных высокогорий, отличающихся друг от друга по степени своей географической обособленности. Так, в горах Сибири, Центральной Азии, запада Северной и Южной Америки при всей самобытности их высокогорных флор в деталях на первый план неизменно выступают связи между этими флорами, отражаемые значительным количеством общих видов определенных родов. Напротив, во флорах высокогорий Северо-Западной Африки, Канарских островов, Новой Гвинеи и других районов мы обращаем внимание прежде всего на отражения обособленности их развития — крайнюю самобытность систематического состава, несходство соотношений между различными родами и семействами растений, обилие резко обособленных видов и пр. Все эти свойства отражают почти абсолютную недоступность соответствующих высокогорий для иммиграции растений инорайонного происхождения, могущих по своей конституции натурализоваться в условиях этих высокогорий.

Таким образом, ни переоценка роли миграций, ни отрицание значения их как флорогенетического фактора не продвигают нас вперед в решении вопросов генезиса высокогорных флор. Ясно и то, что специфика процессов флорогенеза, обусловившая развитие разнохарактерных современных высокогорных флор, должна быть различна. Поэтому надо раз и навсегда отказаться от попыток найти какие-то общие, универсально приложимые решения проблемы генезиса высокогорных флор. Ее надо решать путем тщательного исследования история рачвнтгш флоры каждого высокогорья как такового, сравнивая их друг с другом, выявляя при этом общие закономерности их развития, но решительно избегая механического переноса выводов, обоснованных применительно к флоре определенной высокогорной области, на флоры других высокогорий.

В принципе мы должны считаться с возможностью следующих четырех вариантов процесса формирования высокогорных (ореофитных) флор:

- 1) полностью автохтонное развитие, идущее целиком за счет выработки высокогорных растений (ореофитов) из тех или иных компонентов местной невысокогорной флоры при большем или меньшем вхождении в состав высокогорной флоры также и неизменных невысокогорных растений;
- 2) развитие высокогорной флоры с преобладанием автохтонных элементов, но при большем или меньшем участии миграционных, попадающих в состав данной флоры в форме уже сложившихся ореофитов из какой-либо другой высокогорной области;
- 3) развитие флоры преимущественно за счет иммиграции ореофитов из другой или других высокогорных областей при большем или меньшем участии неизменных или преобразованных местных видов;
- 4) формирование флоры целиком за счет заноса извне зачатков растений, приспособленных к высокогорным условиям.

Практически реализация возможных путей формирования высокогорной флоры зависит от ряда обстоятельств.

1. От способа образования возвышенности, достигающей определенной высоты. В большинстве случаев условия высокогорья (понимаемого в ботаническом смысле как область развития ореофитной флоры) создаются в результате более или менее постепенного поднятия какой-то уже образовавшейся до этого возвышенности. Последняя поднимается вместе с одевающим ее растительным покровом, т. е. со своей флорой, которая и преобразовывается в высокогорную.

В отличие от этого образование вулканических гор связано с новообразованием субстрата, лишеного какой-либо растительности. Та флора (невысокогорная!), которая могла существовать раньше на месте возникающего вулкана, уничтожается, а образовавшееся высокогорье оказывается участком, свободным для заселения любыми растениями, способными расти в его условиях.

2. От обширности поднятия, его целостности или расчлененности. Чем больше пространство, превращающееся в высокогорье, тем больше вероятность сохранения (часто с преобразованием) на нем относительно большого числа компонентов флоры, способных ужиться в измененных условиях. От целостности или расчлененности пространства, достигающего определенных высот, зависит развитие его высокогорной флоры как более или менее единого комплекса или дифференцированное развитие более или менее узколокализованных высокогорных флор, связанных общностью происхождения (как продукты преобразования единой невысокогорной флоры), но развивающихся в какой-то степени различными путями.

3. От скорости поднятия. Амплитуды приспособляемости разных видов, консерватизм их наследственности различны. В связи с этим часть видов флоры поднимающейся возвышенности сохраняется без видимого изменения своей природы. Другие виды, приспособляясь к новым условиям, преобразуются в новые, «дочерние» виды. Третьи, не будучи в состоянии приспособиться к изменяющимся условиям, вымирают.

Естественно, что чем быстрее идет поднятие, тем большая часть состава исходной флоры рискует попасть в последнюю категорию. Обеднение состава флоры под влиянием поднятия становится тогда основным отражением изменения условий ее развития. Но косвенно вымирание определенных компонентов флоры «расчищает путь» для экогенетической экспансии * других ее компонентов, проявляющих большую эволюционную мобильность, а равно для натурализации аллохтонных видов, зачатки которых могут быть занесены на новообразующееся высокогорье. Там, где такая возможность вообще есть, повышенная скорость поднятия должна способствовать усилению роли миграционных элементов в сложении флоры.

4. От характера флоры и растительности, существовавшей на данном участке земной поверхности до его поднятия на определенную высоту. Этот важный момент часто недооценивается при обсуждении вопросов генезиса орофитных флор. Между тем природа последних (особенно молодых) зависит от него в большей степени.

Общее понижение температур, сопровождающее поднятие гор, должно так или иначе отражаться на всех видах флоры, существовавшей в условиях большей обеспеченности теплом. Но в составе многих невысокогорных флористических комплексов выделяются группы рано цветущих растений, фактически использующих для своего развития лишь некоторую часть тепла, получаемого зелшой поверхностью в низинах и на умеренных высотах. В лесистых странах эти растения растут либо на безлесных открытых участках, либо в таких лесных ценозах, где деревья развивают листву относительно поздно, когда «весенняя флора» уже приближается к завершению вегетации. Известная дифференциация флоры на «сезонные фракции» имеет место и в степях, и в редколесьях аридных и хемпаридных горных стран. Очевидно, растения, уже приуроченные в подобной обстановке к использованию для своего развития умеренного тепла в сочетании с обилием света, должны найти в условиях высокогорья относительно благоприятные предпосылки для своего дальнейшего процветания.

Иначе обстоит дело, если склоны возвышенности одеты густыми темпохвойными лесами таежного типа или вечнозелеными лесами пояса туманов влажных тропических областей. Здесь лишь очень немногие виды лесных растений (из числа менее специализированных компонентов соответствующих лесных формаций) могут оказаться «пригодными» для дальнейшего развития в новых условиях, создающихся при обезлесении высоко-

* Представление об генетической экспансии, имеющее большое значение для генетической биогеографии и флорогенетики, разработано главным образом в трудах Л. Ш. Давиташвили [1947, 1955).

горья. И только наличие таких фаций, как каменистые россыпи, скалистые обрывы и т. п., может обеспечить в рассматриваемом окружении небольшую серию «потенциальных ореофитов».

В горах, примыкающих к тихоокеанскому побережью Азии, широким распространением пользуются заросли кедрового стланика. На многих возвышенностях верхняя окраина лесов обрамлена широкой полосой сплошных его зарослей. Они же одевают горные вершины, незначительно возвышающиеся над верхним пределом леса. Ботаники, изучавшие эти заросли, хорошо знают «бесперспективность» пояса кедрового стланика для работы флориста. Флора его исключительно бедна, развитие нижних ярусов растительного покрова в значительной мере подавлено, а большинство светолюбивых растений, даже из числа вообще мирящихся с лесным окружением, не находит здесь подходящих для себя условий. Соответственно этому «материала» для формирования ореофитной флоры в поясе зарослей кедрового стланика почти нет. Поэтому нас не должно удивлять, что многие гольцы Дальнего Востока несут на своих вершинах лишь крайнюю бедную высокогорную флору. В ходе своего поднятия эти горы должны были пройти через фазу развития на них более или менее сомкнутых зарослей кедрового стланика, и, вероятно, лишь немногие обитатели скалистых уступов или мест скопления наиболее мощных снежников могли «пройти через фильтр», образованный зарослями *Pinus pumila*, а затем при их измельчании и разрушении их сомкнутости составить основу формирующейся собственно гольцовой флоры. Многие образующиеся на гольцах экологические ниши могут при этом оставаться некоторое время незанятыми, что создает благоприятные предпосылки для обогащения формирующейся флоры миграционными элементами: разумеется, при условии, что горы с уже развитой высокогорной флорой находятся в не слишком большом отдалении от новообразующегося высокогорья.

5. От степени обособленности данной возвышенности от других разновозрастных, а особенно от более древних. От этого условия зависит возможность обогащения флоры миграционными элементами. Учитывать надо и расстояние между разными высокогорьями, и направление ветров, могущих переносить зачатки растений, и миграции птиц, посещающих высокогорья и кормящихся на них, и характер участков, разделяющих высокогорья, в смысле возможности или невозможности поселения ореофитов в их пределах.

Так, по-видимому, бедность гольцовой флоры Северного Сихото-Алиня может рассматриваться как функция не только молодости его поднятия и малоблагоприятных для формирования ореофитной флоры фитоценологических условий, но также и значительной обособленности сихотэ-алинского высокогорья от обладающих более богатыми высокогорными флорами возвышенностей Северного Приамурья. Напротив, относительная близость друг к другу подчас незначительных по протяжению и по абсолютной высоте разновозрастных поднятий на Сахалине и Хоккайдо, по-видимому, способствовала тому, что более молодые высокогорья этих островов относительно легко получали пополнение своей ореофитной флоры за счет ранее сложившихся неподалеку ореофитных комплексов.

Сложившаяся в своей основе высокогорная флора продолжает свое развитие вместе с дальнейшим развитием горной страны, к которой она приурочена. На ход этого развития оказывают влияние различные условия. Так, от значительности высоты поднятия зависит поясная дифференциация растительного покрова в пределах высокогорной области, а следовательно, и предпосылки дальнейшей дифференциации ее флоры. Разнообразие (или однообразие) физических и химических свойств субстрата, условий эрозии в разных частях возвышенности, локальные различия

климатических условий и тому подобное также оказывают свое дифференцирующее (или унифицирующее) влияние на развитие флоры. Наконец, особо надо подчеркнуть значение фактора времени — продолжительности развития флоры в уже оформившихся высокогорных условиях. В частности, автохтонное образование новых видов растений за счет уцелевших в ходе становления высокогорья компонентов ранее существовавшей флоры или за счет видов, иммигрировавших из другой высокогорной области, возможно лишь при некоторой продолжительности существования соответствующих форм в условиях данного высокогорья. Не закрывая глаза на возможность относительно быстрого хода формообразовательных процессов в своеобразных условиях высокогорных областей, мы все же не можем приписывать ускоренному формообразованию ведущей роли в развитии целых флористических комплексов, относительное богатство которых всегда отражает (в большей или меньшей степени) относительную продолжительность их развития.

Как общее правило формирование высокогорной флоры начинается с преобразований растительного покрова соответствующей возвышенности в связи с ее поднятием. Образующееся при этом «первичное ядро» (Gnmdstock) высокогорной флоры тесно связано генетически с ранее существовавшей на месте невысокогорной флорой и лишено прямых связей с высокогорными флорами отдаленных возвышенностей. Состав этого «первичного ядра» большей частью относительно беден (тем беднее, чем ограниченнее область поднятия и чем быстрее происходит самое поднятие; тем богаче, чем обширнее и многообразнее по локальным сочетаниям условий область поднятия и чем постепеннее поднятие происходит). Степень самобытности первичного ядра каждой образующейся автохтонно высокогорной флоры зависит в основном от того, насколько была самобытна существовавшая до ее образования невысокогорная флора.

Иначе идет процесс флорогенеза, если крупная возвышенность возникает в результате вулканических извержений, т. е. когда образуется новый, совершенно не заселенный растениями субстрат сразу на значительной высоте. Образование высокогорной флоры совершается в таком случае целиком за счет заноса зачатков растений извне. Отбор «материала», из которого формируется первичное ядро флоры, в экологическом отношении должен быть достаточно жестким, но роль случайностей в подборе компонентов флоры (вследствие возможности заноса зачатков растений из любых растительных формаций окружающей гору страны и распределения их по поверхности высокогорья вне зависимости от сложившихся ценологических условий) здесь неизмеримо выше, чем при развитии флоры за счет преобразования растительного покрова на издавна заселенной растением поверхности. Как частный пример проявления случайности в формировании флоры вулканической горы можно указать своеобразную флору знаменитой японской горы Фудзи (Фудзияма). Для нее характерно, в частности, отсутствие такого типичного для высокогорий Центральной Японии вида, как *Pinus pumila*, а тем самым и предпосылок развития определенной растительной формации. Какие-то обстоятельства помешали заносу семян *P. pumila* на гору Фудзи, но в результате этой случайности развитие высокогорной флоры идет по-иному, чем на других более древних вершинах смежной области.

Естественно, что при одновременности существования горы вулканического происхождения в «потухшем» состоянии развитие ее флоры регулируется в дальнейшем теми же закономерностями, которые проявляются в развитии флор невулканических гор.

При сохранении обособленности высокогорья, флора которого в своей основе сформировалась автохтонно, преобладание автохтонных элементов в ее составе может продолжаться неограниченно долго. Богатство фло-

ры с течением времени будет возрастать за счет местного формообразования, постепенно выравнивающего естественную первоначальную «недонасыщенность» видового состава флоры, сложившейся за счет преобразования местной, невысокогорной. Дальнейшее поднятие гор, вызывая дополнительную дифференциацию условий существования растений, неизбежно должно способствовать возникновению таких новообразований, усилению эндемичного элемента флоры, отличающего ее состав от флоры нижележащих пространств той же горной страны и от флор отдаленных высокогорных областей. Но общее «родство» флоры высокогорья с флорами окружающих невысокогорных пространств остается при этом распознаваемым.

Пожалуй, наиболее ярким примером такой целостной в своей автохтонности ореофитной флоры является флора высших частей Высокого Атласа. Очень сильно развитый эндемизм при определенной близости большинства компонентов флоры к видам, произрастающим в менее высокие частях гор Северо-Западной Африки, и при почти совершенном отсутствии связей с флорами более отдаленных высокогорных областей отражает здесь редкую для гор Голарктики степень обособленности всего процесса развития флоры.

При относительной обособленности развития флоры высокогорий на них часто происходит образование так называемых «кустов» близкородственных видов определенных родов. Приумножение численности родственных видов способствует занятию ими более разнообразных экологических ниш, а равно и увеличению численности их особей. Примеры такого развития мы наблюдаем у некоторых групп род *Saxifraga* на Пиренеях, у секции *Auricula* рода *Primula* в Альпах, у рода *Cousinia* в умеренно высокой части высокогорий Передней Азии и Памиро-Алая, у некоторых секций рода *Draba* и подрода *Gentianella* рода *Gentiana* в Андах Южной Америки. Исключительно самобытно массовое и многообразное по формам развитие видов рода *Veronica* в горах Новой Зеландии.

Во всех случаях обособленности развития флоры конкретного высокогорья самобытность ее состава в ходе этого развития возрастает. Однако состав флоры обогащается в основном за счет приумножения численности видов в рамках исконного родового состава.

При относительной близости разновозрастных возвышенностей друг к другу, конкретно — при поднятии некоторого пространства до уровня высокогорья в пределах досягаемости для более или менее массового заноса зачатков ореофитов с другого (или других), более древнего высокогорья — развитие высокогорной флоры протекает иначе. Образующиеся в ходе разрушения биоценозов «среднегорного» типа экологические ниши в значительной части занимаются пришлыми элементами — уже сложившимися ореофитами, произраставшими до этого на других горах. Флора быстро обогащается ими, причем обогащение охватывает и видовой, и родовой состав ее. Но самобытность молодой высокогорной флоры при этом снижается, процент видов, общих с другими высокогорьями, заметно возрастает. Предпосылки экогенетической экспансии и приумножения численности видов автохтонного происхождения в значительной степени сокращаются, поскольку возникающие «свободные места» легко заполняются уже приспособленными к условиям высокогорья иммигрантами. Все эти особенности процесса флорогенеза проявляются тем сильнее, чем богаче высокогорная флора смежного, более древнего высокогорья, чем ближе оно расположено ко вновь образуемому и чем быстрее идет поднятие последнего.

Перевес автохтонного формообразования над иммиграцией уже сложившихся ореофитов распознается в составе высокогорных флор по соотношениям между родовым и видовым составом их (в частности, отдельные роды, вообще характерные для высокогорных флор соответствующей области, могут «выпадать»); по известной самобытности численных соотношений между видами определенных родов и представителями различных фло-

рогенетических элементов; по наличию «кустов» близкородственных эндемичных видов определенных родов; по характеру эндемизма вообще. В общем при преимущественно автохтонном развитии роль местных новообразований в сложении флоры неизбежно должна возрастать на пространствах, условия которых более значительно отклоняются от ранее сложившихся. При поднятии гор таковы условия более высоких гипсометрических уровней. При рассмотрении процессов автохтонного развития элементов флоры преимущественное значение имеют для нас различия между условиями разных гипсометрических уровней в рамках отдельной горной страны, а не степень сходства условий подобных уровней разных горных стран. Сравнивая условия различных высокогорий, мы убеждаемся, что переход на высшие гипсометрические уровни сопровождается некоторой (однако далеко не полной) унификацией условий жизни растений. Соответственно этому там, где имеется возможность расселения наиболее ярко выраженных ореофитов с одного высокогорья на другое, реализация этой возможности оказывается наиболее облегченной именно на самых высоких уровнях. Это открывает известные возможности сближению состава флор крайнего высокогорья в странах, где миграции ореофитов вообще осуществимы, и создает предпосылки для развития повышенного сходства между ореофитными флорами даже там, где развитие флор на более низких уровнях протекает вполне самобытно (сравните далее замечания об особенностях альпийской флоры Гиссарского хребта). Наконец, изоляция высокогорных областей разных стран друг от друга всегда полнее, чем их же нижележащих пространств. Следствием этого является общая тенденция к повышению удельного веса эндемичных элементов в сложении флоры по мере перехода на большие высоты. Такие соотношения фактически характеризуют, кроме гор Северо-Западной Африки, о которых уже упоминалось, Кавказ, горы Японии, высокогорья Мексики, в значительной степени Пиренеи, многие горы экваториальных стран.

Перевес миграционных элементов над автохтонными обычно отражается значительной пестротой родового состава флоры, причем многие роды представлены видами, не связанными непосредственно друг с другом, но общими с другими высокогорными флорами. Меньше развиты «кусты» близкородственных видов, удельный вес эндемичных элементов по мере поднятия на большие высоты не повышается, а то и падает.

Примерами флор подобного типа богата нагорная Азия. Так, флора альпийского пояса Гиссарского хребта состоит в очень значительной части из видов, генетически не связанных с произрастающими на более низких уровнях в его же пределах. Почти все они общи Гиссарскому хребту и другим горным хребтам Средней Азии, многие общи и с такими отдаленными горами, как Алтай или Гималаи. Количество эндемичных видов, встречающихся в альпийском поясе, очень невелико, а их роль в сложении альпийской флоры хребта значительно ниже, чем роль эндемичных и почти эндемичных видов в сложении флоры его же субальпийского пояса.

Очевидно, недавнее и относительно быстрое поднятие Гиссарского хребта, непосредственно смыкающегося с горами, раньше достигшими высот, на которых в Средней Азии располагается альпийский пояс (эукриофитная ступень высокогорья в понимании К. В. Станюковича [1955]), благоприятствовало заселению альпийских высот хребта извне уже сложившимися ореофитами. Это ярко проявляется и в том, что по мере продвижения от западной оконечности хребта на восток богатство его альпийской флоры заметно возрастает за счет увеличения числа видов, общих с высокогорьями других горных хребтов Средней Азии. Это прямое следствие преимущественного направления миграций ореофитов с Востока на Запад, не выходя за пределы альпийского пояса.

Сопоставление высокогорной флоры Хамар-Дабана с флорой вершин других гор Прибайкалья, в частности Восточного Саяна, подсказывает мысль, что гольцы Хамар-Дабана едва ли являлись существенным очагом

автохтонного формообразования, но в большей степени были (по мере обезлесения высшей части хребта в связи с его поднятием) заселены высокогорными растениями, уже сложившимися как таковые на других возвышенностях.

Связь с Арктикой через посредство наиболее северной части хребта наложила глубокий отпечаток на развитие высокогорной флоры Урала, вообще мало самобытной и ощутительно беднее по мере продвижения вдоль хребта от районов, непосредственно тяготеющих к Арктике, в более южные его части.

Значение миграций в обогащении состава высокогорных флор, несомненно, весьма велико. Но решающую роль играют в этом отношении не те дальние миграции, которые постулировались многими авторами при попытках объяснить происхождение высокогорных флор целых горных областей. В отличие от миграций вполне сложившихся ореофитов из одной горной страны в другую через низменные пространства, измеряемые многими сотнями и даже тысячами километров, признание «обмена элементами флоры» между относительно близкими друг к другу высокогорьями не связано с допущением каких-то особых условий прошлого, почти несравнимых с современными.

Не подлежит сомнению, что относительно высокий уровень богатства высокогорных флор Центральной Азии, сочетающийся со значительным участием в составе каждой из них широко распространенных, общих с другими высокогорьями видов, с обилием встречающихся на разных горных хребтах близкородственных видов определенных родов, причинно связан с облегченностью миграций высокогорных растений в пределах этой обладающей столь значительными по протяжению и относительно сближенными друг с другом высокогорьями страны. Сопоставляя эукриофитные (альпийские) флоры Большого Кавказа и таких обособленных гор, как Арарат или Арагац, мы не можем не сделать вывода, что облегченность миграций ореофитов в пределах первого является основной причиной большого богатства его флор (при сравнении сопоставимых площадей высокогорья).

В связи со сказанным надо заметить, что вопрос об автохтонной или миграционной природе конкретных элементов флоры может решаться по-разному в зависимости от широты его постановки. Так, подавляющее большинство видов ореофитов, произрастающих в горах Центральной Азии, автохотно в том смысле, что виды эти возникли в пределах этой горной страны, на ее высокогорьях. Но при рассмотрении флоры любого горного хребта в отдельности приходится эти виды разделить на автохтонные в собственном смысле слова, т. е. развившиеся именно на данном горном хребте, и на «пришлые», появившиеся на его высокогорьях вследствие миграции с других (тоже центрально-азиатских) гор. Особенно при рассмотрении флор более молодых поднятий роль таких «недалних мигрантов» в сложении флоры часто должна быть оцениваема как преобладающая.

В конечном счете мы не можем «избавиться» от учета миграций и при выяснении происхождения тех элементов высокогорных флор, которые в рамках каждой данной горной страны мы рассматриваем как автохтонные. Так, признание автохтонного развития в Альпах «куста» видов секции *Auricula* рода *Primula* или групп близкородственных видов отдельных секций рода *Gentiana* отнюдь не предвещает вопроса о происхождении соответствующих родов. Применительно к Альпам, в частности, неавтохтонность обоих названных родов не вызывает сомнений. То же приходится сказать и о большинстве родов, богато представленных автохтонными видами в высокогорной флоре Кавказа: роды эти своим происхождением с Кавказом не связаны. Но более близкое рассмотрение вопросов истории развития родов типа *Primula* или *Gentiana* почти неизбежно приводит к выводу, что связи между высокогорными видами их, произрастающими

в очень отдаленных друг от друга областях, не прямые и не должны мыслиться как результат миграций сложившихся ореофитов.

Нередко и сейчас в составе родов, виды которых традиционно рассматриваются как «альпийцы», мы встречаем и растения, вовсе не являющиеся собственно ореофитами. Напомним о таких видах рода *Primula*, как *P. farinosa* и *P. sibirica* (s. l.), о *Draba* типа *D. hirta*, *D. sibirica* или *D. incana*, о сибирском *Papaver nudicaule*, сибирских и отчасти дальневосточных видах *Leontopodium*, о *Saxifraga hirculus* и т. д. И достаточно представить себе, что в ту или иную минувшую эпоху единичные виды подобных родов, не являвшиеся специфическими ореофитами, произрастали на пространствах между далеко отстоящими друг от друга горными хребтами (разумеется, при условиях не абсолютно тождественных с современными), чтобы характер действительно имевших место миграционных связей между их флорами стал понятен.

Эти виды или их производные были, очевидно, вовлечены в процесс развития высокогорных флор по мере создания его предпосылок развитием рельефа в каждой горной стране независимо от других. Это и явилось причиной автохтонного возникновения многочисленных ореофитных видов в различных странах. Переселения вполне сложившихся ореофитов из одной высокогорной области в другую в каких-то пределах тоже имели место, на что указывает, например, присутствие на Кавказе таких специфических высокогорных видов, общих с другими горными странами, как *Oxyria digyna*, *Saxifraga flagellaris*, *Thalictrum alpinum*. Однако роль их в формировании современных высокогорных флор не была в количественном отношении первостепенной.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. Н.** Материал к флоре Северного Кавказа.— Тр. Ботан. музея АН СССР, 1931, вып. 23, с. 147—196.
- Андреев В. Н.** Типы тундр запада Большой Земли.— Тр. Ботан. музея АН СССР, 1932, вып. 25, с. 121—268.
- Баранов И. Г.** Геологические исследования в Рангукульском районе на Восточном Памире.— В кн.: К геологии Восточного Памира. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 81—140.
- Бобров Е. Г.** Об особенностях флоры эрратической области (один из путей формирования).— Сов. ботаника, 1944, № 2, с. 3—20.
- Болотова В. М., Дедов А. А., Лашенкова А. Н. и др.** Определитель высших растений Коми АССР.— М.— Л.: Шд-во АН СССР, 1962.— 360 с.
- Борнеман Б. А., Овчинников С. К.** Геология Заалайского хребта (северный склон центральной части).— Л.: Изд-во АН СССР, 1936.— 63 с.
- Бурачок А. П.** Геоморфология Южно-Таджикской депрессии.— В кн.: Геология Центрального и Южного Таджикистана. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 61—100.
- Буш Н. А.** О *Cnrdanne* из рода *Cnrdanne*.— В кн.: Ареал. Вып. 1. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 29—31.
- Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горвова П. Г., Шретер А. И.** Определитель растений Приморья и Приамурья.— М.— Л.: Наука, 1966.— 491 с.
- Вульф К. В.** Опыт деления «много шара» на растительные области на основе количественного распределения видов.— Л.: изд. Всесоюз. ин-та растениеводства, 1934.— 60 с.
- Гапешин С. С.** Материалы к флоре Балаганского, Нижнеудинского и Киренского уездов Иркутской губернии.— Пг., 1915.— 299 с.
- Гапешин С. С.** Материалы к флоре Иркутской губернии.— Тр. Ботан. музея АН, 1916, вып. 16, с. 145—152.
- Герасимов П. П., Марков К. К.** Ледниковый период на территории СССР.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1939.— 462 с.
- Гончаров И. Ф.** Очерк растительности Центрального Таджикистана.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1930.— 232 с.
- Гончаров Н. Ф.** Районы флоры Таджикистана и их растительность.— В кн.: Флора Таджикистана. Т. 5. М.— Л.: Шд-во АН СССР, 1937, с. 7—94.
- Гончаров И. Ф., Овчинников П. П.** Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро-Алая.— Сов. ботаника, 1935, № 6, с. 45—67; 1936, № 1, с. 40—51.
- Гордиенко В. Е.** Гляциологический и геоморфологический очерк верховьев р. Ягноб.— В кн.: Зеравшан (верховья Зеравшана и Фан-Дарьи). Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 247—280.
- Гранитов И. Н.** Растительный покров юго-западных Кызыл-Кумов: Автореф. докт. дис.— Ташкент, 1961.— 33 с.
- Григорьев Ю. С.** Основные черты растительного покрова бассейна Верхнего Ягноба.— Изв. Тадж. фил. АН СССР, 1941, № 1, с. 45—55.
- Григорьев Ю. С., Королева А. С., Никитин В. А.** Очерк растительности западной части южных склонов Гнсарского хребта.— Тр. Тадж. базы АН СССР. Т. 2. Ботаника, 1936, с. 43—109.
- Гроссгейм А. А.** Анализ флоры Кавказа. Т. 1. Баку: Изд-во Азерб. фил. АН СССР, 1936.— 260 с.
- Давиташвили Л. Ш.** Экология жизненных областей и типов местообитаний.— Сообщ. АН СССР, 1947, т. 8, № 6, с. 387—391.
- Давиташвили Л. Ш.** Проблема экогенеза органического мира и ее современное состояние.— В кн.: II научная сессия сектора палеобиологии АН СССР. Тбилиси: Изд-во АН СССР, 1955, с. 7—10.
- Дарвин Ч.** Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. Перевод К. А. Тимирязева с 6-го англ. изд.— М.: Изд-во Ю. Лепковского, 1907.— 430 с.
- Дервиз-Соколова Т. Г.** Флора крайнего востока Чукотского полуострова.— В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.— Л.: Наука, 1906, с. 80—107.

- Дингелынтедт Н. Н. Геологический очерк Северо-Каракульского района на Восточном Памире.—Л.: Изд-во АН СССР, 1936.—90 с.
- Дуткевич Г. А. Геологические исследования в Шоркуль-Мынхаджпрском районе на Восточном Памире в 1933 г.— Л.: Изд-во АН СССР, 1935.— 79 с.
- Дуткевич Г. А., Калмыкова М. А. Восточная часть хребта Базар-Дара (геология и геоморфология).— Л.: Изд-во АН СССР, 1936.— 72 с.
- Закиров К. З. Флора и растительность бассейна р. Зеравшан. Ч. 2. Конспект флоры.— Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961.—446 с.
- Запругаев Ф. Л. Естественное возобновление некоторых древесных пород на южных склонах Гиссарского хребта.— Тр. Таджикской базы АН СССР, 1940, вып. 8, с. 245—262.
- Иванов В. В. Определитель семейств флоры Северного Прикаспия.— В кн.: Материалы флоры и растительности Северного Прикаспия. Вып. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1964, с. 188—217.
- Калесник С. В. Геологические наблюдения в бассейне Ак-Су и Тупаланга.— Л.: Изд-во АН СССР, 1936.— 37 с.
- Караваев М. Н. Конспект флоры Якутии. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1958.— 189 с.
- Киреев И. А. Предварительный гидрологический очерк бассейна р. Ягноб.— В кн.: Зеравшан (верховья Зеравшана и Фан-Дарьи). Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 55—113.
- Клунников С. И. Распространение третичных континентальных толщ на Южном Памире.— В кн.: Геология Памира. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 1—13.
- Клунников С. И., Недзвецкий А. П., Виноградов П. Д. Геологическое строение Юго-Восточного Памира. Л.: Изд-во АН СССР, 1936.— 58 с.
- Комаров В. Л. Материалы по флоре Туркестанского нагорья. Бассейн Зеравшана.— Тр. Спб. об-ва естествоиспытателей. Отд. ботан., 1896, т. 26, с. 31—162.
- Комаров В. Л. Введение в изучение растительности Якутии.— Л., 1926.— 183 с.
- Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатка. Т. 1—3. Л.: Изд-во АН СССР, 1927—1930. Т. 1, 1927.— 339 с.; Т. 2, 1929.—369 с.; Т. 3, 1930.— 210 с.
- Коновалов Е. П. Краткий отчет о работе на Зеравшаиском леднике в 1932 г.— В кн.: Зеравшан (верховья Зеравшана и Фан-Дарьи). Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 369—414.
- Корженевский Н. Л. Алайская долина. Памирская экспедиция 1928 г. 1930, вып. 3, с. 1—62.
- Корженевский Н. Л. Исфайрамсай. Орогидрография и оледенение.— Л.: Изд-во АН СССР, 1936а.— 95 с.
- Корженевский Н. Л. Озеро Кара-куль (физико-географический очерк).— Л.: Изд-во АН СССР, 1936б.— 112 с.
- Коржипский С. С. Очерки растительности Туркестана. 1—3. Закаспийская область, Фергана и Алай.— Зап. Импер. АН. Физ.-мат. отд. Сер. 8, 1896, т. 4, № 4, с. 1—112.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана.— М.— Ташкент: Саогиз, 1934.— 480 с.
- Коровин Е. П. Ботанико-географические отношения Узбекистана.— В кн.: Флора Узбекистана. Т. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1941, с. 39—51.
- Краснов А. Н. Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня.— Зап. Рус. геогр. о-ва, 1888, т. 19, с. 1—413.
- Кречетович В. И. Дизъюнкции арктоальпийских осок в евразийской Арктике и причины их возникновения.— В кн.: Арал. Вып. 1. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 32—35.
- Криштофович А. Н. Успехи и развитие палеоботаники в СССР за 25 лет.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1943, № 3, с. 72—82.
- Крылов П. Н. Фитогистатический очерк альпийской области Алтая.— Изв. Том. отд. ботан. о-ва, 1931, т. 3, № 1—2, с. 28—82.
- Крылов П. Н., Штейнберг Е. И. Материал к флоре Канского уезда Енисейской губернии.— Тр. Ботан. музея Рос. АН, 1918, вып. 17, с. 1—156.
- Кузнецов Н. И. Карта ботанико-географических провинций Кавказского края.— Тр. Ботан. сада Юрьевского ун-та, 1901, т. 2, вып. 1, с. 1—5.
- Кузнецов П. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции.— Зап. Импер. АН физ.-мат. отд. Сер. 8, 1909, т. 24, № 1, с. 1—174.
- Кузнецов Н. И. Нагорный Дагестан и значение его в истории развития флоры Кавказа.— Изв. РГО, 1910, т. 46, № 6—7, с. 213—260.
- Лшский В. И. Горная Бухара. Результаты трехлетних путешествий в Среднюю Азию в 1896, 1897 и 1899 гг. Спб.: изд. РГО. 3 части: ч. 1, 1902, с. 1—318; ч. 2, 1902, с. 320—541; ч. 3, 1905, с. 545—735.
- Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна.— М.— Л.: Наука, 1965.— 368 с.
- Марков К. К. Геоморфологический очерк Памира.— Тр. Ин-та физической географии АН СССР, 1935, вып. 17, с. 5—64.
- Марков К. К. Геоморфологический очерк Северного Памира и Вахии по наблюдениям 1932—1933 гг.— В кн.: Памир (Сев. Памир и ледник Федченко). Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 267—485.

- Мшнев Н. А., Ребристая О. В., Шмидт В. М., Юрисв Б. А. Александр Иннокентьевич Толмачев (1903—1979).— Ботан. журн., 1981, т. Ог! .V 5, с. 754—750.
- Мушкетов Д. И. Оледенение восточной части Алайского хребта.— Изв. Госгр. о-ва, 1915, т. 49, вып. 7—10, с. 757—779.
- Назаров М. И. Род *Salix* L.— В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 24—210.
- Наливкин Д. В. Обзор геологии Памира и Бадахгаана.— Тр. Всес. геол.-развед. объ-од., 1932, вын. 182, с. 40—72.
- Никитин И. К. Верховья рек Исфары л Соха (северный склон Туркестанского хребта).—Л.: Изд-во АН СССР, 1935.—89 с.
- Овчинников П. Н. *Sibbaldia tetrandra* Vuoge и вопрос о происхождении криофильной растительности Средней Алия.— Сов. ботаника, 1941, № 1—2, с. 145—152.
- Петровский В. В., Ребристая О. В., Юрцев Б. А. Александр Иннокентьевич Толмачев (к 60-летию со дня рождения).— Ботан. журн., 1963, т. 48, № 2, с. 1845—1850.
- Попов М. Г. Флора пестроцветных толщ Бухары.— Тр. Туркестанского науч. о-ва, 1923, т. 1. с. 3—42.
- Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии.— Бюл. Средне-аз. гос. ун-та, 1927, вып. 15, с. 239—292.
- Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии.— Петрозаводск: Госиздат Карельск. АССР, 1900.— 480 с.
- Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры.— Л.: Паука. Лешгагр. отд-нпе, 1977.— 334 с.
- Ренгартен В. П. Геологическое строение района Мургаб-Истык па Восточном Памире.— Л.: Изд-во АН СССР, 1935.— 126 с.
- Родин Л. Б. Динамика растительности пустынь (на примере Западной Туркмении). Автороф. докт. дис.— Л., 1958.— 60 с.
- Рожевин Р. Ю. Анализ ареалов некоторых характерных для Арктики алаков (ооарктиков).— В кн.: Ареал. Вып. 1. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 20—25.
- Саверкии А. П. Фитомелиорация высокогорных пастбищ субальпийскою пояса.— Изв. Тадж. фил. АН СССР, 1944, № 3, с. 42—64.
- Сгверцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1939.—610 с.
- Селиванова-Городкова Е. А. Анализ ареалов сборного вида *Arenaria graminifolia* Schrad.— В кн.: Ареал. Вып. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 36—41.
- Сочава П.]>. Высокогорная флора Дуссо-Алия.— Ботап. жури., 1932, т. 17, № 2, с. 185—202.
- Сочава В. Б. К истории флоры южной части азиатской Беренпш.— Ботан. журн., 1933, т. 18, № 4, с. 278—285.
- Станюкович К. В. Основные типы поясности в горах СССР,— Изв. ВГО, 1955, т. 87, вын. 3, с. 232—243.
- Стулов П. П. Материалы к геологии и петрологии Гнссарского хребта.— Тр. Таджикско-Памирской экспедпщп, 1936, вып. 40. с. 39—63.
- Тихомиров Б. А., Гаврилюк В. А. К флоре берпнговскою побережья Чукотского полуострова.— В кн.: Растения севера Спбирн и Дальнего Востока. М.— Л.: Наука, 1960, с. 58—79.
- Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике.— Журн. Рус. ботан. о-ва, 1931, т. 10, № 1, с. 111—124.
- Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра.— Тр. Полярной комиссии, 1932, вып. 8.— 120 с.; Вып. 13.— 75 с.; 1935, вып. 25.—80^.
- Толмачев А. И. Новые данные о флоре острова Вайгач.— Ботан. журп., 1930а, т. 21, № 1, с. 80—92.
- Толмачев А. И. Обзор флоры Новой Земли.— Arctica, 19366, № 4, с. 143—178.
- Толмачев А. И. К флоре юго-западного побережья Карского моря.— Ботан. журн., 1937, т. 22, № 2, с. 185—190.
- Толмачев А. И. О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике.— Ботан. журн., 1939, т. 24, № 5—0, с. 504—517.
- Толмачев А. И. О количественной характеристике флор и флористических облаете]!.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1941.— 37 с.
- Толмачев А. И. Ледниковый период и история развития растительности Памиро-Алая.— Изв. Тадж. фил. АН СССР, 1944, № 7, с. 3—24.
- Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария.— Ботан. журн., 1948, т. 33, AL 2, с. 161--180.
- Толмачев А. И. Наблюдения над *Coisintia fedtschenkoana* C. Winkl. и некоторые вопросы генезиса нагорно-ксерофитной растительности Средней Азии.— Ботан. жури., 1949, т. 34, № 1. с. 34—50.
- Толмачев А. И. О высокогорной флоре горы Лопатина то. Сахалин).— Ботан. журн., 1950, т. 35, № 4, с. 343—354.
- Толмачев А. И. О высокогорной флоре Поронайской горной цепи на Сахалине.— Ботан. журн., 1952а, т. 37, № 4, с. 488—495.
- Толмачев А. И. К истории развития флор Советской Арктики.— В кн.: Ареал. Вып. 1. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 19526, с. 13—19.

- Толмачев А. И. Арктические *Draba* серии *Pilosae* Tolm.— В кн.: Ареал. Вып. 1. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1952в, с. 26—28.
- Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1954.— 155 с.
- Толмачев А. И. Закон неравномерности флор и фаун земного шара и его значение для анализа палеонтологических данных.— В кн.: III Научная сессия сектора палеобиологии АН ГССР. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1956, с. 14—20.
- Толмачев А. И. Об альпийской флоре Гиссарского хребта.— Землеведение, 1957, Л» 4, с. 142—167.
- Толмачев А. И. Ареал вида и его развитие.— В кн.: Проблема вида в ботанике. Вып. 1. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1958а, с. 293—316.
- Толмачев А. И. Некоторые основные представления флорогенетики.— В кн.: Тезисы докладов делегатского съезда ВБО. Секция флоры и растительности. Т. 1, вып. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1958б, с. 41—46.
- Толмачев А. И. Проблема происхождения арктической флоры и ее развития.— В кн.: Тезисы докладов делегатского съезда ВБО. Секция флоры и растительности. Т. 1, вып. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1958в, с. 47—55.
- Толмачев А. И. Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара.— В кн.: Проблемы ботаники. Т. 5. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 18—31.
- Толмачев А. И. Неполнота геологической летописи и некоторые вопросы познаваемости истории растительного мира Земли.— Вести. Ленингр. ун-та, 1961, Д» 9, с. 26—35.
- Толмачев А. И. Автохтонное ядро арктической флоры в ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии.— В кн.: Проблемы ботаники. Т. 6. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 55—65.
- Толмачев А. И. Теоретические проблемы изучения флоры Арктики.— В кн.: Проблемы Севера. М.— Л.: Наука, 1964, с. 5—18.
- Толмачев А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения.— Вести. Ленингр. ун-та, 1970а, № 9, с. 71—83.
- Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара.— Востн. Ленингр. ун-та, 1970б, № 15, с. 62—74.
- Федченко О. А. Флора Памира. Собственные исследования 1901 г. и свод предыдущих.— *Acta Horti Petrop.*, 1903, т. 21, с. 233—471.
- Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России.— М., 1886.— 520 с.
- Циизерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР.— Л.: Изд-во АН СССР, 1934.— 377 с.
- Чуенко П. П. К геологии бассейна Сарезского озера.— Л.: Изд-во АН СССР, 1936.— 39 с.
- Шмидт В. М., Василевская В. К., Мпняев П. А. Памяти А. И. Толмачева.— Вести. Ленингр. ун-та, 1980, № 3, с. 123—124.
- Эдельштейн Я. С. Несколько замечаний о ледниках хребта Петра Великого.— Изв. Рус. геогр. о-ва, 1906, т. 42, вып. 1, с. 39—90.
- Юзепчук С. В. Предварительная таблица для определения и перечень Памиро-Алайских видов рода *Cousinia* Cass.— Тр. Тадж. базы АН СССР, 1940, вып. 8, с. 507—569.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Восточной Сибири.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1968.— 234 с.
- Юрцев Б. А. Вклад Александра Иннокентьевича Толмачева в ботаническую географию, флористику и систематику (к 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности).— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974а, т. 79, № 3, с. 138—147.
- Юрцев Б. А. Дискуссия на тему «Метод конкретных флор в сравнительной флористике».— Вotan. журн., 1974б, т. 59, № 9, с. 1399—1407.
- Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор.— Ботан. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 69—83.
- Bijcher T. W. Studies on the vegetation of the East Coast of Greenland between Scoresby Sound and Angmagssalik.— *Medd. Grønland, Kjøbenhavn*, 1933, Bd 104, N 4, S. 1—32.
- Bocher T. W. Distributions of plants in the circumpolar area in relation to ecological and historical factors.— *J. Ecol.*, Cambridge, 1951, v. 39, N 2, p. 376—395.
- Briquet J. Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique français.— *Engl. Bot. Jahrb.*, 1891, Leipzig, Bd 13, S. 47—105.
- Briquet J. Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines.— *Annu. Cons. Jard. Bot. Geneve*, 1901, v. 5, N 1—3, p. 12—119.
- Briquet J. Le développement des flores dans les Alpes occidentales. Avec aperçu sur les Alpes en general.— In: *Res. sci. du Congrès intern. de botanique de Vienne*, 1905. Jena: Gustav Fischer, 1906, p. 130—173.
- Brockraann-Jerosch H. Die Flora des Puschlav (Bezirk Bernina, Kanton Graubünden) und ihre Pflanzengesellschaften.— Leipzig, 1907.— 438 S.
- Brumes S. E. Die Flora des Offengebietes (Sudost-Graubünden).— *Jahresber. Natur. Ges. Graubündens, Neue Folge*, 1906, Bd 48, S. 3—326.

- Buchenau F. Flora der Ostfriesischen Ineeln. Norden und Norderney. Verlag von H. Braams, 1881.— 172 S.
- Cailleux A. Biogeographie mondiale.— Paris, 1953.— 128 p.; 2-e ed., 1961.— 126 p.
- Candrian M. Katalog der Oberengadiner Flora.— Chur, 1928.
- Carabia J. P. A brief review of the Cuban flora.— Plants and plant science in Latin America. Waltham, 1945, p. 68—70.
- Cbodat R. I/ endemisme alpin et les reimmigrations post-glaciaires.— Verhanded. Naturforsch. Ges. Basel, 1923, Bd 35, T. 1, p. 69—82.
- Christ H. Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette.— Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., Zurich, 1867, Bd 22.— 84 S.
- Christ H. La Flore de la Suisse et ses origines.— Bale — Geneve — Lyon: Georg Gil, 1907.— 691 p.
- Darwin Ch. The origin of species by means of natural selection.— London, 1859.— 524 p.
- De Candolle Alph. Geographic botanique raisonnee ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution des plantes de l'epoque actuelle. Paris: V. Masson et Geneve: J. Kessmann, 1855. T. 1, 2. T. 1. 606 p.; т. 2. p. 607—1365.
- Deevey E. S. Pollen from interglacial beds in the Pong-gong valley and its climatic interpretation.— Amer. J. Sci., 1937, v. 33, N 193, p. 44—56.
- Devoid J., Scholander P. F. Flowering plants and ferns of southeast Greenland.— Skr. Svalbard Ishavet, 1933; Oslo, N 56, p. 209.
- Diels L. Genetische Elemente in der Flora der Alpen.— Engl. Bot. Jahrb., Leipzig, 1910, Bd 44, Beibl. 102, S. 7-46.
- Du Rietz G. E. Problems of bipolar plant distribution.— Acta phytogeogr. suecica Upsala, 1940, t. 13, p. 272—282.
- Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Floregebiete seit der Tertiarperiode. T. 1—2.— Leipzig: 1879—1882, Bd 1.— 202 S.; Bd 2.— 386 S.
- Engler A. Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Terliarzeit.— Engl. Bot. Jahrb., Leipzig, 1905, Bd 36, Beibl., N 81, S. 5—27.
- Engler A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte drr Hochgebirgsfloren erlautert an der Verbreitung der Saxifragen.-- Abhande. Kgl. Pruss. Akad. Wiss., Phys.-niath. Kl., 1916, N 1, Berlin: Verlag Akad. Wiss.— 114 S.
- Fernald M. L. Persistence of planfs in urglaciated areas of boreal America.— Mem. Gray. Herb. Harvard Univ., 1925, v. 15, N 3, p. 241—342.
- Ficker H. von. Die eiszeitliche Vergletscherung des nordwestlichen Pamirgebiete.— Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss., Phys.-math. Kl., Berlin, 1933, S. 61—86.
- Floderus B. Salicaceae Fennoscandicae. Stockholm, 1931.— 160 p.
- Forbes E. On the connection between the distribution of the existing fauna and flora of the Britisch Isles and the geological changes which have affected their area.— Geol., Survey Mem., 1846, v. 1, p. 336—432.
- Gams H. Das Alter des alpinen Endemismus.— Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1933a, Bd 42, H. 2, S. 467—483.
- Gams H. Der tertiare Grundstock der Alpenflora.— Jahrb. Vereins Schutze Alpenpflanz, 1933b, Bd 5, S. 7—37.
- Gams H. Die nacheiszeitliche Geschichte der Alpenflora.— Jahrb. Vereins Schutze Alpenpflanzen, 1938, Bd 10, S. 9—34.
- Gibbs L. S. Notes on the phytogeography and flora of the Mountain Summit Plateaux of Tasmania.— J. Ecology, 1920, v. 8, N 1—2.
- Gilli A. Die Pflanzengesellschaften der Hochregion dps Elbursgebirges in Nordiran.— Beih. Bot. Centralbl., 1939, Bd 59, Abt. B, H. 2-3, S. 317—344.
- Grgntved J. Die Flora der Insel Wormso. Bin Beitrag zur Flora Estlands.— Dansk. hot. arkiv, K<|>benhavn, 1927, Bd 5, N 4, p. 1—6(1).
- Hanssen O., Holmboe J. The vascular plants of Bear Island. Nytt mag. Naturvidenskaberne (Oslo), 1925, v. 62, p. 210—235.
- Hanssen O., Lid J. Flowering plants of Franz-Josef Land collected on the Norwegian Scientific Expedition 1930.— Skr. om Svalbard og Ishavet, 1932, Oslo, N 39, 42 p.
- Holm Tn. Contributions to the morphology, synonymy and geographical distribution of arctic plants.— Kept. Canad. Arct. Exped., Ottava, 1922, T. 5, pt B, 139 p.
- Holmboe J. Studies on the vegetation of Cyprus.— Bergens Mus. Skr., Bergen, 1914, Bd 1, N 2.— 344 p.
- Hooker J. D. Outlines of the distribution of the arctic plants.— Trans. Linn. Soc., London, 1862, v. 23, p. 251—348.
- Hulten E. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands, 1—4.— Kgl. svenska vetenskapsakad. handl. Ser. 3, 1927, Bd 5, N 1.— 346 p.; 1928, Bd 5, N 2.— 218 p.; 1929, Bd 8, N 1.— 213 p.; 1930, Bd 8, N 2.— 358 p.
- Hulten E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quarternary period.— Stockholm, 1937.— 168 p.
- Jerosch M. Ch. Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora.— Leipzig, 1903,— 253 S.

- Kernel- J. J. Können aus Bastarden Arten werden?— Osterr. bot. Z., 1871. Bd 21, S. 34—41.
- Kernel- A. J. Das Pflanzenloben. Bd 2. 2 Aufl.— Leipzig und Wien, 1898.— 778 S.
- Kjellman F. B. Fanerogamer fran Vest-Eskimaernas Land.— Vega-Exped., Velnsk. iakttagelser, Stockholm, 1883, Bd 2. p. 25—60.
- Klebelberg f. von. Beitrigo zur Goologie West-Turkestans.— Innsbruck: Univ. Verlag Wagner, 1922.
- Krause K. Über die Flora des Gobictes von Kayseri und Erciyas dagi in Anatolicn.— Engl. Bot. Jahrb., 1940, N 71.
- Kulczynsky S. Das boreale und arktisch-alpine Element in der mitteleuropaihchen Flora.— Bui. Acad. Polon. sci. et Letters, ser B. 1924. S. 127—214.
- Lebrun J. Sur la richesse de la flore de divers territoires africaines.— Acad. Roy. des sci. d'Outre-Mer, Bull. des seances, Bruxelles, nouv. ser., 1960, t. 6, N 4, p. 669—690.
- Lippmaa Th. Beitrage zur Kenntnis der Flora mid Vegetation Siidwest-Estlands.— Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartueitsis, Tartu, 1931, t. 2, fasc. 3—4. 271 S.
- Lynge B. Vascular plants from Novaya Zemlya.— Hep. Sci. Hes. Norw. Exp. to Novaj-a Zeinlya 1921, Kristiania, 1923, N 13.— 151 p.
- Melchior H. Zur Pflanzengeographie des Elburs-Gebirges in Nord-Iran.— Sitzb. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, 1937, Bd 1, N 3, S. 55—73.
- Merrill E. D. An enumeration of Philippine flowering plants, Manila, 1923—1926, v. 1 — 4. v. 1, 1925.— 463 p.; v. 2, 1923— 530 p.; v. 3, 1923.— 628p.; v. 4, 1926.— 515 p.
- Monod Th. Sur un cas exceptionnel de richesse areale: les sables de Mauritanie orientale.— Rec. Trav. Bot. Geol. Zool. Univ. Montpellier., Ser.tbot., 1955, fasc. 7. p. 63—67.
- Nilsson N. H. Über das Entstehen eines ganz cinereaalmlichten Typus aus dem Bastard *Salix viminalis* X *caprea*.— Hereditas, Lund, 1931; Bd 15.
- N6th L. Geologische Untersuchungen im nordwesllichen Pamirgebiot und mittleren Transalai.—Wiss. Erg. Alai-Pami'r Exp., 1932, Bd 2.
- Oliver W. R. B. Origin of the New Zealand flora.— Proc. Sev. Pacific Sci. Congr., Botany. Wellington, 1953, y. 5, p. 131—146.
- Oskarsson J. En botanisk Reise til Stt-Island samt Reydarfjordurs Karplantuflora.— Bot. Tidsskrift, Kjø>benhavn, 1929, Bd 40, II. 5, p. 337—349.
- Palmgren A. Die Arlenzahl als pl'lauzen-geographischer Charakter sowie der Zufall und die sakulare Landhebuug als pflanzen-geograpiisclie Faktoren.—Fennia, Helsingfors, 1925, Bd 46, N 2.— 142 S.
- Pawlowska S. Charakteristica Statystyczna i elemiity Flory Polskiej.— Szata roslirma Polski, Warczawa, 1959, t. 1, S. 129—225.
- Perrier de la H. Bathie. Biogeographie des plantes de Madagascar.— Paris: Soc. d'editionsgeogr., maritimes et coloniales, 1936.— 156 p.
- Pitard J., Prout L. Los lies Canaries. Flore del 'urchipel.— Paris: 1908.— 502 p.
- Piltier H., Williams L. A review of the flora of Venezuela.— In: Plants and plant science in Latin America. Waltham, 1945, p. 102—105.
- Porsild A. E. Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago.— Nat. Mus. Canada Bull., Ottawa, 1957, N 146, p. 209.
- Potter D. Botanical evidence of a post-pleistocene marine connection between Hudson Bay and the St. Lawrence basin.— Rhodora, 1932, v. 34, p. 69—89, 101—112.
- Pumpelly R. W. Physiogeographic observations between the Syr-darya and lake Karakul on the Pamir in 1903.— In: Exploration of Turkestan. Washington, D. C.: Carnegie Inst., 1905, p. 123—155.
- Rønning O. I. *Draba. crassifolia* in Scandinavia.— Acta Borealia, pars A (Scientia), Tror&phi, 1956. N 11.— 20 p.
- Rozeira A. A. Flora da provincia de Tras-os-Montes e Alto Douro.— Mem. Soc. Boleiriana, Coimbra, 1944, v. 3, p. 7—203.
- Rouleau E. A check-list of the vascular plants of the province of Newfoundland.— Cont.rib. Inst. Bot. Univ. Montreal, 1956, N. 69, p. 41—98.
- Rousseau J. The value of botany as indicator of uglaciated areas.— Proc. Sev. Pacific Sci. Congr., Botany. Wellington, 1953, v. 5, p. 178—186.
- Scharfet'er R. Über die Entstellung der Alpenrlora.— Engl. Bot. Jahrb., 1929, Bd 62, H. 5, S. 524—544.
- Schow J. F. Grundziige einer allgemeinen Pflanzengeographie.— Berlin, 1823.— 524 S.
- Seidenfaden G. Moving soil and vegetation in East Greenland.— Med. or Gr^nlauud, 1931, v. 87, N 2.
- Skottsberg C. Antarctic plants in Polynesia. Univ. California Press, 1936, p. 291—311.
- Skottsberg C. Influence of the Antarctic continent on the vegetation of Southern lands.— Proc. Sev. Pacific. Sci. Congr., Botany. Wellington, 1953, v. 5, p. 92—99.
- Standley P. A brief survey of the vegetation of Costa Rica.— In: Plants and plant science in Latin America. Waltham, 1945, p. 64—67.
- Steenis C. G. G. J. van. On the origin of the Malaysian mountain flora. Parts 1—3.— Bull. Jard. hot. Buitensorg: Archipel drukkeris, ser. 3, 1934—1936. 1934. v. 13,

Livre 2, p. 135—262; 1935, v. 13, Livre 3, p. 289—417; 1936, v. 14, Livre 1, p. 56—72.

Steffen H. Gedanken zur Entwicklungsgeschichte der arktischen Flora.— Beih. Bot. Centbl., 1937, Bd 56, Abt. B., H/3.

Thai van Trung. Ecologie et classification de la vegetation forestiere du Viet-Nam. These.—Leningrad, 1962.—361 p.

Tolmatschew A. I. Beitrage zur Kenntnis des Gebietes von Matotschkin Scliar und der Ostkiiste Nowaja Semlia's.— Bull. Acad. Sci. URSS, 1929, N 3. 72 p.

Tolmatschew A. I. Uber die Verbreitung einiger Strandhalophyten in der Arclis.— Bot. notiser, Lund, 1934, S. 213—227.

Turrill W. B. The plant-life of the Balkan peninsula. A phytogeographical study.— Oxford: Clarendon Press, 1929.— 430 p.

Turrill W. B. Some problems of plant range and distribution.— J. Ecol., 1951, v. 39, N 2, p. 205—227.

Vaage J. Vascular Plants from Eirik Raude's Land (East Greenland 71°30' — 75°40' Lat. N.).—Skr. Svalbard Ishavet, Oslo, 1932, N 48, p. 1—87.

Wadeholse R. P. The pleistocene pollen of Kashmir.— Mem. Connecticut Acad. Sci., 1935.

Wagner M. Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen.— Leipzig: Verlag von Duncker Humboldt, 1868.— 62 S.

Wagner M. Die Entstehung der Arten durch raumliche Isolierung.— Basel, 1889.— 667 S.

Warming E. Lagoa Santa Et. Bidrag til den biologiske Plantegeographi.— Kgl. danske vid. selskab.—skr., 6 Raekko, naturvid og math., Kjobenhavn, 1892, Afd. 6, N 3, 336 p.

Willis J. Ch. Age and area: a study in geographical distribution and origin of species. — Cambridge: Univ. Press, 1922.— 260 p.

СОДЕРЖАНИЕ

От редакторов	3
Часть 1. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза	5
Метод конкретных флор	—
О количественной характеристике флор и флористических областей	11
Ареал вида и его развитие	38
Некоторые основные представления флорогенетики	56
Богатство флор как объект сравнительного изучения	59
О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара	68
Неполнота геологической летописи и некоторые вопросы познаваемости истории растительного лира Земли	79
Закон неравномерности развития флор и фаун земного шара и его значение для анализа палеонтологических данных	86
Часть 2. Вопросы генезиса арктических флор	91
О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике	—
К истории развития флор Советской Арктики	101
Проблемы происхождения арктической флоры и история ее развития	110
Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии	115
Теоретические проблемы изучения флоры Арктики	120
Часть 3. Вопросы генезиса высокогорных флор	132
Ледниковый период и история развития растительности Памиро-Алая	—
Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария	148
Наблюдения над <i>Cousinia jedtschenkoana</i> С. Winkl. и некоторые вопросы генезиса нагорно-ксерофитной растительности Средней Азии	164
Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара	177
Литература	189