19481
787

Е. В. ВУЛЬФ
ИСТОРИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

ИСТОРИЯ ФЛОР ЗЕМНОГО ШАРА

Проф. Е. В. ВУЛЬФ

ИСТОРИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

91
В90
1948л
787

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

Проф. Е. В. Вульф

ИСТОРИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

Библиотека
ИИК
№ 2143

ИСТОРИЯ ФЛОР ЗЕМНОГО ШАРА

Карело-Финская База
Академии Наук СССР
БИБЛИОТЕКА

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · ЛЕНИНГРАД
1944

1992 г.

1973 г.

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
АН СССР за № 1590

Ответственный редактор
С. Ю. ЛИПШИЦ

С. Ю. ЛИПШИЦ

ЕВГЕНИЙ ВЛАДИМИРОВИЧ ВУЛЬФ КАК БОТАНИК

S. J. Lipschitz

EUGÈNE WULFF COMME BOTANISTE

(1885—1941)

Автору книги «Историческая география растений» не пришлось увидеть ее напечатанной: он скончался в Ленинграде 21 декабря 1941 г. от осколка снаряда, попавшего в сердце. Евгений Владимирович Вульф был одним из крупнейших, образованнейших и разносторонних ботаников нашей родины, находившимся в полном расцвете сил и творческой работоспособности. Убийство Е. В. Вульфа — еще одно звено в многочисленных преступлениях подлого немецкого фашизма, за которые он понесет суровую справедливую кару.

Е. В. Вульф родился в Симферополе 25 мая 1885 г. Под влиянием богатой крымской природы он с детства увлекся естествознанием и ботаникой; в университет он пришел уже с твердо определившейся специальностью ботаника. Учился Е. В. в Московском университете. В Москве ближайшими его учителями были — ныне тоже покойные — воспитатель нескольких поколений русских ботаников проф. М. И. Голенкин и Д. П. Сырейщиков, наш замечательный флорист, автор известной четырехтомной «Иллюстрированной Московской флоры». Заключительное высшее образование Е. В. получил в Венском университете, где прослушал курс лекций. В Вене, по словам самого Е. В., на него оказали большое влияние замечательный ботаник современности — профессор Венского университета Рихард Веттштейн, один из обоснователей морфолого-географического метода в систематике растений (умер до захвата фашистами власти в Австрии) и, также скончавшийся, Г. Гандель-Маццетти, прекрасный систематик, выпустивший монографию рода *Taraxacum*, впоследствии известный путешественник по Китаю и крупнейший знаток его флоры. Несомненно, упомянутые учителя Вульфа, как русские, так и иностранные, много содействовали расширению кругозора своего ученика в области ботаники и приобретению блестящей эрудиции, характеризующих покойного Е. В. Вульфа. В Вене же вышла одна из первых работ Е. В., посвященная стерильности пыльцы у *Potentilla*[1]. Вернувшись в Россию, Е. В. начал усиленно заниматься изучением флоры и растительности своей родины — Крыма. После революции Е. В. был избран директором Никитского ботанического сада, вместо проф. Н. И. Кузнецова, переехавшего в Ленинград, и возглавил кафедру ботаники в Крымском (бывш. Таврическом) университете. После крымского периода деятельности в 1926 г. покойный переехал в Ленинград, куда был приглашен во Всесоюзный институт растениеводства (ВИР) на должность ученого специалиста. В ВИР Е. В. развил кипучую научную и литературную деятельность: он возглавлял исследо-

вания полезных растений (особенно эфирномасличных), много поработал над созданием гербария культурных растений, участвовал в редактировании многочисленных изданий («Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции», отдельные монографии, «Культурная флора СССР» и др.), руководил многими молодыми ботаниками и аспирантами и т. д. Еще в дореволюционное время Е. В. готовил диссертацию на степень магистра ботаники. Темой была систематическая обработка крымско-кавказских представителей рода *Veronica* и выяснение их значения для истории формирования флоры Кавказа.

В 1927 г. покойный сделал в Научно-исследовательском институте ботаники Московского университета доклад, аналогичный защите докторской диссертации, на тему «Растительность восточных Яйл Крыма, их мелиорация и хозяйственное значение»[29]. Оппонентом выступал В. В. Алехин.

В 1936 г. Е. В. Вульфу была присвоена степень доктора биологических наук без защиты диссертации, по совокупности научных трудов. Огромнейшая эрудиция Е. В. во всех разделах ботаники наложила отпечаток на круг его ботанических интересов, — он охватывает почти все разделы нашей науки. Его многочисленные опубликованные исследования (включающие как капитальные работы, так и более мелкие статьи и заметки) содержат свыше 160 номеров, исключая несколько больших монографий, оставшихся в рукописях. По своему характеру эти исследования группируются вокруг следующих кардинальных отделов ботаники: 1) ботаническая география всего земного шара, и в частности нашей великой Родины; 2) флора и растительность Крыма, одним из лучших знатоков которого он, по справедливости, считался; 3) филогенетическая систематика отдельных семейств и родов (например, сем. норичниковых и рода бука); 4) полезные растения нашей, субтропической и тропической флор (особенно лекарственные, эфирномасличные и дубильные виды), их систематика, география, происхождение, применение и вопросы культуры; 5) история ботаники в России и за границей. Покойный систематически изучал как советскую, так и иностранную ботаническую литературу и, без сомнения, был у нас одним из лучших ее знатоков. Об этом свидетельствует множество рефератов и рецензий, которые он поместил в различных наших периодических ботанических изданиях. Список рефератов и отзывов, далеко не полный, приводится ниже, в разделе библиографии.

Перехожу к конспективному рассмотрению главнейших работ Е. В.

Ботаническая география. В этой области Е. В. создал несколько сводок, являющихся настольными пособиями каждого учащего и учащегося. Таковы «Введение в историческую географию растений» (2-е изд., 1932 и 1933, [96], [103]) и «Историческая георгафия растений», 1936 [128]. В первой книге рассмотрены: задачи исторической географии растений, отношение к близким наукам и методика ее работы; учение об ареале (ареалогия); косвенные методы восстановления истории географического распространения растений; возраст как фактор этого распространения, естественные факторы географического распространения растений; изменения климата как причина перемещения видов; искусственные факторы географизма растений; культурные растения как объект ботанической географии; исторические причины, обусловившие строение современных ареалов. Вторая книга содержит данные об ареалах и факторах, обусловливающих их образование, об изменениях в географическом распространении растений в предшествующие геологические периоды, о ледниковом периоде и влиянии его на растительность, обзор истории развития флоры СССР и сведения о влиянии человека на географическое распространение растений. Несмотря на то, что в этих сводках имеются некоторые недостатки и

спорные места *, упомянутые труды представляют незаменимые пособия по ознакомлению с историей формирования растительности земного шара. По полноте использованной литературы, широкому охвату кардинальнейших и глубоко волнующих каждого ботаника вопросов ботанической географии книги Е. В. Вульфа — незаурядное явление не только в советской, но и в зарубежной литературе. Об этом можно судить по тому, что незадолго до смерти Е. В. получил предложение перевести «Введение в историческую географию растений» на английский язык и издать ее в серии книг, выпускаемых Фердорном. Перевод книг Е. В. Вульфа вышел в свет в США в начале войны.

Предлагаемая вниманию читателя книга представляет вторую часть «Введения в историческую географию растений». Она охватывает «Историю флор земного шара». Для написания этого труда покойному Е. В. Вульфу потребовалось изучение огромной литературы предмета, часто трудно доступной. Ни одна страна в мире не имеет подобной сводки, и в создании ее заключается несомненная заслуга Евгения Владимировича перед ботаникой нашей великой Родины. Само собой разумеется, что подобный труд, охватывающий труднейшие вопросы генетической географии растений в масштабе всего земного шара, не может не избежать пробелов и ошибок. Это прекрасно понимал и сам покойный автор, всегда чутко прислушивавшийся к указаниям деловой критики. В публикуемой сводке Е. В. особо подчеркивает значение тропических флор в формировании флоры всего земного шара, исключительное богатство их видами и морфологическое разнообразие последних, указывает на постепенную деградацию и изменение тропической флоры по направлению к северу. Детально разобраны флоры крупнейших областей и история их развития.

Несколько статей, имеющих прямое отношение к ботанической географии, покойный поместил в журналах; они касались рассмотрения теории происхождения материков в свете современного географического распространения растений [33],[132], полиплоидии и географического распространения растений [135], истории флоры Восточной Азии [149], возраста как фактора формирования ареалов растений [48], [49], роли Дарвина в развитии и направлении ботанической географии [97], итогов изучения истории развития флоры Союза ССР за советский период [111] и т. д.

К числу работ Е. В., которые можно отнести к тому же циклу исследований, относится «Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов» [115]. Здесь сделана попытка подсчитать число видов растений в наиболее крупных флористических комплексах земли. На основании этих статистических данных Е. В. пришел к выводу, что максимум растительных видов падает на тропические флоры, которые являются для многих других первичными, исходными. Исследование это опубликовано и на немецком языке [128].

Большое и важное культурное дело совершил Е. В., собрав все статьи основателя ботанической географии Александра Гумбольдта и переведя их на русский язык. Собрание этих статей под названием «А. Гумбольдт, География растений» вошло в серию книг «Классики естествознания». Издание выполнено с большой любовью и сопровождено статьями Е. В. «Значение работ Александра Гумбольдта для географии растений» [126], биографическим очерком «отца» ботанической географии [124], а также ценными комментариями [127], [129].

Флора и растительность Крыма. Уже упоминалось, что

---

* Ср. рецензию Б. М. Козо-Полянского в журн. „Сов. ботаника" № 4, 1934. 172—181.

флора и растительность Крыма с ранних лет научной деятельности Е. В. и до последних дней его жизни привлекали самое тщательное внимание покойного. На первом плане следует отметить задуманную Е. В. «Флору Крыма», из которой появились в свет 3 выпуска (1927—1930) [50], [83], [91], заключающие описание папоротникообразных, голосеменных и однодольных (без злаков). Кроме того, остались в рукописи обработки некоторых других групп растений крымской флоры (примерно половины ее состава), как выполненные им лично, так и лицами, приглашенными к участию в этой работе (Станков, Малеев, Цирина и др.). «Флора Крыма» представляет четвертую попытку дать научный обзор растительного инвентаря богатейшей и своеобразнейшей территории нашего Союза. К отличительным особенностям «Флоры Крыма» относятся тщательность обработки, упор на географию и историю видов. Совершенно необходимо, чтобы выпавшее из рук покойного Е. В. руководство этим чрезвычайно важным делом принял на себя кто-либо из других ботаников, дабы успешно завершить начатое дело, которое явится лучшим памятником Е. В. Начало «Флоры Крыма» вышло и на немецком языке [73]. В популярной форме богатства флоры Крыма были изложены в двух статьях [21], [59].

Е. В. опубликовал много статей, касающихся результатов ботанико-географических исследований ряда территорий Крымского полуострова, изученных как им лично, так и его сотрудниками [6], [32], [35]. Не упоминая всех их, следует оттенить большую монографию «Растительность восточных Яйл Крыма» [29], в которой автор приходит к выводу, что Яйла раньше была сильнее облесена и что в сведении леса и причинах ее «безлесия» главную роль играют антропогенные факторы (человек, скот). «Уплотнение почвы выпасающимся скотом, изменение ее вносимыми удобрениями, объедание растительности и развитие вегетативного размножения последней с образованием дерна на низких местах, сдувание ветром оголенного почвенного покрова на склонах и неровностях — вот картина постепенного превращения Яйлы в современный нам ее облик. Но эта эволюция когда-то покрытой лесом Яйлы в каменистую пустыню еще не закончилась. Мы застали последние стадии борьбы леса за свои права, но несомненно, что, будучи предоставлен естественному ходу событий, лес будет окончательно сметен с Яйлы...» В труде даны подробные характеристики растительных формаций Яйлы — лесов, кустарников, зарослей, луговин, каменистых мест и пресных вод. Особая глава трактует о мелиорации и хозяйственном использовании Яйлы. В заключение помещен список 489 растений флоры восточных Яйл и несколько ботанико-географических карт. Вторая крупная статья касается растительности Керченского полуострова в связи с вопросом о происхождении флоры Крыма (1929 [77]). Автор отрицает наличие следов лесной растительности на Керченском полуострове и, следовательно, приходит к выводу, что лесная растительность Крыма не могла быть связана с лесной растительностью Кавказа при посредстве исследованного полуострова. В известном издании Карстена и Шенка «Vegetationsbilder» в 1926 г. [47] Е. В. поместил несколько таблиц характерных растительных ландшафтов Крыма.

В 1926 г. на русском [42] и немецком [46] языках публикуется статья о происхождении флоры Крыма: в дополненном и переработанном виде Е. В. коснулся этого же вопроса в работе «Материалы, к истории флоры Крыма» в Сборнике, посвященном В. Л. Комарову [145]. В флоре Крыма автором различаются следующие элементы: средиземноморские, эндемичные (преобладает неоэндемизм), азиатские, южнорусские и паннонские. На основании многолетних исследований Е. В. приходит к выводу, что флора и растительность Крыма носят преимущественно средиземноморский характер, вернее, восточно-средиземноморский. Миграции видов происходили в различные геологические периоды, когда суша, часть которой представлял Крым, соединялась с Добруджей, Малой Азией и т. д. Решительное влияние на образование молодых эндемичных форм флоры Крыма оказало превращение его в биологическом смысле в «остров», когда Крым утратил связь со странами Средиземноморья и вступил в соединение с южнорусской сушей, что падает на конец третичного — начало четвертичного периода. Е. В. не отрицал также широкой роли человека и животных в нарушении древних естественных группировок растительности Тавриды.

Систематика отдельных родов и семейств. Кроме упоминавшихся выше обработок для «Флоры Крыма», покойный Е. В. особенно много сделал для изучения крымско-кавказских представителей сем. норичниковых (роды *Veronica* [4,7], *Verbascum*, *Cilsia* [16], *Digitalis* [76], *Cymbaria* [54] и др.). Им же обработана большая часть этого семейства для «Флоры Юго-Востока» [131]. Занимался он также манжетками Крыма [37], а в последнее время сем. льновых, описав с Кавказа, по сборам Алексеенко, новый вид [147] и дав общий обзор семейства, его деления на секции и географического распространения [156]. Во всех систематических работах Е. В. резко выделяется желание использовать исследованный материал как базу для филогенетических и ботанико-географических обобщений.

Из древесных пород особенно интересовали Е. В. буки и березы; изучению систематики, биологии, экологии, географии и морфологии восточного бука (*Fagus orientalis* Lipsky) Е. В. уделил много внимания [23], [25], [102], [94а], [120], [122], [146]. Он же обработал этот род для «Флоры СССР» [125].

Полезные растения. Еще в Крыму внимание Е. В. привлек ряд практически важных растений из состава как дикорастущей флоры, так и культурной. Особый интерес к вопросам их изучения, интродукции, акклиматизации и культуры покойный получил в период своей работы в Никитском ботаническом саду, этом главнейшем центре опытно-ботанической работы на юге нашей страны. Особенно много внимания Е. В. отдал исследованию лекарственных, дубильных, эфирномасличных, красильных, декоративных и прочих полезных растений Крыма. Две статьи посвящены распространению белладонны в крымских лесах и ее культуре [12], [13], одна касается вообще культуры лекарственных растений в Крыму [8]; две посвящены культуре маслины (*Olea europaea*) на Южном берегу Крыма [9], [11], одна — крымским дубителям, главным образом видам рода сумаха (*Rhus cotinus* и *R. coriaria*) [24] и возможностям их хозяйственного использования. Эфирномасличные растения Крыма и их культура, а также получаемые из них эфирные масла также не остались без внимания Е. В. [10]. Наконец, на основании крымских наблюдений он написал работу, посвященную хвойным породам, натурализованным в Никитском ботаническом саду [72].

С переездом в Ленинград, где Вульф занял должность старшего специалиста Всесоюзного института растениеводства, им много было сделано по руководству исследованиями ряда полезных растений не только Крыма, но и всего Союза. Здесь следует отметить две сводки покойного в «Химико-техническом справочнике», касающиеся дубильных (1932) [98] и эфирномасличных (1930) [92] растений, а также изданный под редакцией и под ближайшим руководством ушедшего ботаника трехтомный справочник «Эфирномасличные растения, их культура и эфирные масла» (1933—1937) [104], [105], [106], [114], [116], [117], [118], [133], [136], [137], [138]. К этому же циклу работ могут быть отнесены статьи о культуре эфирномасличных растений Италии и Южной Франции (1928) [66] и о современном (1929) [82], [61] состоянии вопроса этих культур в СССР. В Ленинграде же Е. В. возглавил очень ответственную работу по созданию многотомной

«Культурной флоры СССР». Это издание в целом должно охватить все полезные культивируемые растения нашей страны и выпускается параллельно труду «Флора СССР», в которую входит инвентарь всех растений, дико произрастающих на территории Союза.

В настоящее время из печати вышли 7 томов этого настольного справочника, причем некоторые части непосредственно написаны самим Е. В.

Нужно настоятельно пожелать, чтобы эта важная сводка, несмотря на уход из жизни ее главного инициатора, была доведена до конца. Окончание этой работы также явится одним из прекрасных венков на могилу покойного.

Е. В. рассказывал пишущему эти строки, что им в рукописи закончена обширная сводка, касающаяся всех культурных растений земного шара, с анализом их географического распространения, центров развития, форм использования, систематики и т. п. Нужно надеяться, что после войны рукопись этой сводки также будет напечатана. В 1930 г. Е. В. выпустил в свет книгу «Новые культуры», а в 1940 г. в научно-популярной серии Сельхозгиза издал описание и очерк происхождения культурных растений [153]. Книги эти содержат много свежего материала о результатах грандиозных работ, проведенных в Союзе по изучению и освоению нового растительного сырья.

История ботаники. Е. В. всегда придерживался правила: чтобы строить современную ботанику, необходимо познать прошлое этой науки и использовать часто забытые, рассеянные по труднодоступным архивам и журналам ценности, которые были добыты нашими предшественниками. Из серии работ покойного, относящихся к истории нашей науки, можно отметить лишь некоторые. Незадолго до своей смерти Е. В. опубликовал прекрасную монографию, посвященную жизни и творчеству основоположника учения о поле у растений — И. Кёльрейтера (1733—1806) [154]. Эта работа впервые была напечатана в «Архиве истории науки и техники» [110] и сокращенно в журнале «Природа» [109], затем в дополненном виде приложена к изданному в серии книг «Классики естествознания» (издание Сельхозгиза) переводу работы Кёльрейтера о поле у растений. Издание последнего труда снабжено комментариями Е. В. и вышло под его редакцией. Для своей статьи о Кёльрейтере Е. В. использовал неопубликованные материалы из архива Академии Наук.

В бытность работником Никитского ботанического сада Е. В. опубликовал в «Трудах Таврической архивной комиссии» три части исследования [15, 17, 18], посвященного анализу архива Никитского ботанического сада (первые годы его существования), этого старейшего и заслуженного рассадника ботанической науки и акклиматизации растений на юге нашей страны. В 1925 г. Е. В. сообщает материалы по истории опытной деятельности этого учреждения за период с 1813 по 1860 г. [26], в 1927 г. — «О Симферопольском древесном питомнике» [56].

В «Вестнике русской флоры» Е. В. Вульф поместил [14] перевод писем, которыми обменивались два крупнейших исследователя флоры Крыма и Кавказа — Стевен и Маршаль Биберштейн. Осуществление этой работы по истории русской ботаники было возможно лишь благодаря тому, что в руки Е. В. случайно поступила подлинная переписка двух замечательных русских ботаников начала XIX в.

Личность Стевена, основателя Никитского ботанического сада, всю жизнь интересовала Вульфа. Он посвятил ему одну статью, напечатанную в «Записках Крымского общества естествоиспытателей» [5]; постоянно интересовался (частично сохранил и для будущих поколений) некоторые материалы из архива Стевена. На заседании, устроенном Московским обществом испытателей природы, посвященном 75-летию

со дня смерти Стевена, Е. В. выступил с обширным докладом, осветившим жизненный путь Стевена, и дал анализ его научного наследия и заслуг. Стевен был одним из энергичнейших членов старейшего русского Общества естествоиспытателей.

Небольшая статья Вульфа касается другого забытого исследователя флоры Крыма — Компера; она помещена в «Архиве истории науки и техники» [112]. Взаимоотношениям Линнея и Демидова и происхождению ряда видов, описанных Линнеем, посвящена особая статья покойного [144].

Наконец, нужно упомянуть о множестве некрологов и биографических заметок как о русских, так и об иностранных ботаниках (Энглер, Веттштейн, Воронов и др.), которые Вульф систематически публиковал на страницах ряда периодических изданий («Природа», «Труды по прикладной ботанике» и т. д.).

Обширная научно-исследовательская работа, которую провел Е. В. за свою жизнь, так неожиданно оборванную, не мешала ему уделять должное внимание и педагогической деятельности. Он преподавал в Таврическом (позднее Крымском) университете, а также в Ленинградском педагогическом институте. Е. В. прочитал ряд курсов по общей ботанике, ботанической географии, полезным растениям и т. д. Многие молодые советские ботаники, особенно занимающиеся изучением Крыма и Кавказа, являются учениками Вульфа. Несомненно на тематике их работ сказалось непосредственное влияние их учителя.

В личной жизни покойный Е. В. обладал исключительно приятными качествами. Это был человек необычайной доброты, благожелательности к людям, всегда готовый поделиться своими обширными знаниями, радовавшийся успехам в области любимой им ботаники, без которой он не мыслил себе жизнь. Характерна фраза из письма Е. В., отправленного мне в начале войны: «борьба с фашизмом — долг каждого честного человека и ученого». Вот почему преждевременная смерть Е. В. Вульфа, вина которой всецело ложится на фашизм, вызывает в памяти слова А. Блока: «Не может сердце жить покоем», и призывает к продолжению трудов покойного на пользу советской науке и обществу.

СПИСОК ТРУДОВ Е. В. ВУЛЬФА [1]

НАУЧНЫЕ РАБОТЫ И ЗАМЕТКИ

1909

1. Ueber Pollensterität bei *Potentilla*. Oesterr. Bot. Ztschr., Wien, No 10, 20S.

1910

1a Ueb(er) Heteromorphose bei *Dasycladus clavaeformis*. Ber. d. deutsch. Botan. Gesellsch. XXVIII, 6, 1910, 264—268.

1912

2. К номенклатуре *Veronica multifida* L. Труды Бот. сада Юрьевск. унив., XIII, вып. 1, 16—18.

3. К эндемичной флоре Крыма. Труды Бот. сада Юрьевск. унив., XIII, 198—207.

1913

4. Предварительная таблица для определения крымско-кавказских видов рода *Veronica*. Вестн. Тифл. бот. сада, вып. 28, 1—18.

5. Христиан Стевен как ботаник (К 50-летию со дня его смерти). Зап. Крымск. о-ва естествоисп. и любит. природы, III. Симферополь, 1—8+ портрет.

1914

6. Демерджи и Караби — Яйла в Крыму и задачи мелиорации Яйлы. Симферополь, 36 стр. (Из сборн. «По Крыму», вып. II, 1914, 19—52 + 7 рис. в тексте. Крымск. об-во естествоисп.).

1915

7. Крымско-кавказские виды рода *Veronica* и значение их для истории флоры Кавказа. Труды Тифл. бот. сада, XV, 1—180 + 12 карт.

1916

8. К культуре лекарственных растений в Крыму. Симферополь, 27 стр., табл. I—III.

9. [Совместно с Калайда Ф. К. и Плотницким Т. А. Под общ. ред. проф. Н. И. Кузнецова]. Культура маслины *Olea europaea* L. на Южном берегу Крыма. Ялта, 24 стр. [Бот. кабинет и Бот. сад. Никитск. сада, № 1].

10. [Совместно с Пигулевским Г. В. и Альбрехт Э. А. Под общ. ред. проф.Н.И. Кузнецова]. Культура растений, дающих эфирные масла на Южном берегу Крыма, Ялта, 40 стр. [Бот. кабинет и Бот. сад, Никитск. сада № 3].

11. О культуре маслины *Olea europaea* L. на Южном берегу Крыма. Вестн. русск. флоры, II, 26—31 + 2 рис.

12. Распространение белладонны *Atropa Belladonna* L. в крымских лесах. Предв. сообщ. Зап. Крымск. об-ва естествоисп. Симферополь, VI, 7 стр.

---

[1] Список, особенно в отделе рефератов и рецензий, не претендует на исчерпывающую полноту. Работы расположены по годам выхода, внутри года — по алфавиту. Рефераты и рецензии — по годам опубликования их покойным Е. В. Вульфом.

1917

13. [Совместно с Любименко В. Н., Плотницким Г. А. и Альбрехт Э. А. Под общ. ред. проф. Н. И. Кузнецова]. Белладонна. *Atropa Belladona* L. Ее распространение и культура в Крыму. Ялта, 46 стр. + карта. [Бот. кабинет Никитск. бот. сада, № 7).

14. Материалы для биографии Хр. Стевена. I. Письма Хр. Стевена к Маршалю Биберштейну 1800—1826 гг. Вестн. русск. флоры, III, № 1, 55—77 + портрет Стевена.

15. Материалы для истории Никитского ботанического сада. Симферополь, 1—3. Изв. № 54 Таврич. учен. архивн. комиссии [Ср. также № 17, 18].

16. Новые для флоры Кавказского края виды *Verbascum* и *Celsia* и предварительные таблицы для определения крымско-кавказских видов этих родов. Изв. Кавк. музея, XI, 1—19, табл. IV—VIII.

1918

17. Материалы для истории Никитского ботанического сада, II. Архив Никитского ботанического сада за 1813—1815 гг. Симферополь, 35 стр., Изв. № 55 Таврич. учен. архивн. комиссии.

18. Материалы для истории Никитского ботанического сада. III. Журнал исходящим бумагам по Никитскому казенному саду за 1816 г. Симферополь (без года), 39 стр. Изв. № 56 Таврич. учен. архивн. комиссии.

1919

19. К флоре вершин Крымских гор. I. Сююр-Кая, Парагельмен, Гелин-Кая, Большая и Малая Цюцюли, гора Черная, Симферополь, 1—28 (Труды Нац. заповедн. в Крыму).

20. Отчет о научной деятельности Ботанического кабинета Никитского ботанического сада за 1914—1919 гг. Симферополь, 1—14.

1923

21. Флора Крыма. Симферополь, 1—29. Путеводитель «Крым», 2-е изд., Крымиздат.

1924

22. Определение родственных отношений у растений при помощи серумов крови. Природа, № 1—6, 43—56.

23. [Совместно с Zyrina T.] Die Buche in der Krim. Oesterr. Bot. Ztsch., Bd. 73. No. 10—12, 276—280.

1925

24. Дубильные растения Крыма (преимущественно виды сумаха — *Rhus cotinus* и *R. coriaria* и возможность их промышленного использования. Зап. Никитск. бот. сада VIII, 17—41 + карта.

25. [Совместно с Цыриной Т. С.] Материалы для изучения крымского бука. Зап. Крымск. об-ва естествоисп. и любит. природы, VIII, 75—82.

26. Материалы для истории опытной деятельности Никитского ботанического сада за период времени с 1813 по 1860 гг. Зап. Никитск. бот. сада, VIII, 177—188.

27. Материалы по фито-фенологии Южного берега Крыма. Зап. Никитск. бот. сада, VIII, 47—61 + табл.

28. [Совместно с Поповой Е. М.] Обыкновенная сосна в Крыму. Труды Ленингр. об-ва естествоисп., LV, вып. 3, 17—28.

29. Растительность восточных Яйл Крыма, их мелиорация и хозяйственное использование. М., «Новая деревня», 166 стр. + 7 л. карт.

30. Die Vegetation der Jaila-Gebirge der Krim. Engler's Bot. Jahrb., Bd. LIX, 5. Beiblatt 134, 1—15 + Taf. 21—25. Leipzig.

31. Ueber Variieren der Zahl der Staubblätter bei *Verbascum pyramidatum* MB. Berichte der deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. XLIII, 3, 115—117.

1926

32. Ботанические экскурсии по Яйле. Библиот. крымоведения, Крымгосиздат, Симферополь, 1—40.

33. Географическое распространение растений в связи с вопросом о происхождении материков. Природа, № 1—2, столб. 51—78.

34. К вопросу о получении эфирных масел в Крыму. Труды по прикл. бот., ген. и сел., XVI, вып. 4, 259—291.

35. Керченский полуостров и его растительность в связи с вопросом о происхождении флоры Крыма. Дневн. Всес. съезда ботаников. М., 58—60.

36. Новое местонахождение орхидеи Компера. Природа, № 7—8, столб. 101.

37. О видах рода *Alchemilla* L. в Крыму. Труды Крымск. научно-исслед. инст., I, 49—56.

38. Одноклеточные водоросли как пища кораллов. Природа, № 7—8, столб. 101.

39. Первые «покрытосеменные». Природа, № 11—12, столб. 95—96.

40. Печеночные мхи в палеозое. Природа, № 7—8, столб. 101—102.

41. Продолжительность сохранения всхожести семян лотоса. Природа, № 9—10, столб. 93.

42. Происхождение флоры Крыма. Зап. Крымск. об-ва естествоисп., IX, 81—108.

43. [Совместно с Любименко В. Н.] Ранние весенние растения. Экскурс. библ. под ред. Д. Ангерта и Райкова. Госиздат, 138 стр + 30 рис.

44. Родина банана. Природа, № 7—8, столб. 101.

45. Der Nikitsky Bot. Garten in der Krim. Mitteil. Deutsch. Dendrol. Gesellsch., Bd. 37, 98—104 + 6 Abb.

46. Entwicklungsgeschichte der Flora der Krim. Engler's Bot. Jahrb., Bd. LX, 407—438 + 2 Karten.

47. Vegetationsbilder aus der Krim. Vegetationsbilder herausg. v. Karsten und Schenk. 17 Reihe, Heft I, Tafl. 1—6. Jena.

1927

48. Ареал и возраст. Труды по прикл. бот., ген. и сел., XVII, вып. 4, 515—538,

49. Возраст как фактор географического распространения растений. Природа, № 4, столб. 300—301.

50. Изменения климата и истории лесов в Европейской части СССР в послеледниковую эпоху по данным изучения торфяных болот. Природа, № 4, столб. 292—293.

51. Институт Томпсона для изучения растений в Нью-Йорке. Природа, № 1, столб. 61—63.

52. Исследование Бозе над чувствительностью растений. Природа, № 12, 975—996.

53. К вопросу об изучении влияния леса на оползни. Изв. Гос. инст. оп. агрон., V, вып. 2—3, 156—158.

54. Крымско-кавказские *Scrophulariaceae* II. Роды: *Cymbaria* L., *Antirrhinum* L., *Chaennorrhinum* (DC) Reich., *Gratiola* L. Симферополь. Труды Крымск. научно-исслед. инст., I, вып. II, 62—70.

55. О некоторых случаях бесплодности культивируемых растений. Природа, № 5, столб. 406—407.

56. О Симферопольском древесном питомнике. Симферополь, 1—5. Изв. Таврич. об-ва ист., археол. и этногр. I.

57. Подземные цветы. Природа, № 5, столб. 395—396.

58. Получение эфирных масел в СССР. Маслобойно-жировое дело, № 12, 44—48.

59. Флора Крыма. Библиот. крымоведения. Крымгосиздат. Симферополь 127—158.

60. Флора Крыма. Государственный Никитский ботанический сад, I, вып. 1. Папоротникообразные. Голосеменные, Л., 1927, 54 стр. [См. также № 83, 91].

61. Эфиромасличные растения и их культура. Труды по прикл. бот., ген. и сел. XVII, вып. 4, 283—341.

1928

62. Бадан в Сибирском крае. Природа, 17, № 7—8, столб. 748—751.

63. Ботаническая карта СССР. Природа, № 7—8, столб. 763.

64. Гваюла — мексиканское каучуковое растение. Природа, № 10, столб. 925—926.

65. Камфарная полынь. Природа, № 5, столб. 496.

66. Культура эфиромасличных растений в Италии и на юге Франции. Труды по прикл. бот., ген. и сел., XVIII, вып. 5, 405—476.

67. Находка лиственницы в ископаемом состоянии в Псковской губ., Природа, № 5, столб. 496—497.

68. Общедоступная библиотека, издаваемая Институтом прикладной ботаники. Природа, № 6, столб. 612—613.

69. [Совместно с Любименко В. Н.] Осенние растения. Госиздат, М.—Л., 92 стр. + 29 рис.

70. Победители в борьбе за существование. Природа, № 5, столб. 502—503.

71. Съезды ботаников. Природа, № 12, столб. 1095—1097.

72. Хвойные, натурализованные в Никитском ботаническому саду на южном берегу Крыма. Труды по прикл. бот., ген. и сел., XVIII, вып. 2 (1927—1928), 15—66 +17 рис.

73. Flora der Krim. Conspectus Florae Tauricae. Fedde, Repert. spec. nov., XXV, 49—86.

1929

74. Геоботанические исследования в Нижегородской губ. Природа, № 10, столб. 901.

75. Земледельческий Афганистан и проблема происхождения культурных растений. Природа, № 3, 239—254.

76. Кавказские наперстянки — виды рода Digitalis L. (В связи с вопросом об использовании их для лекарственных целей.) Труды по прикл. бот., ген. и сел., XX, 347—357.

77. Керченский полуостров и его растительность в связи с вопросом о происхождении флоры Крыма. Зап. Крымск. об-ва естествоисп., XI, 15—101.

78. Крым. Растительный мир, Крымгосиздат, Симферополь, 30 стр.

79. Культура «герани» — видов рода Pelargonium за границей (по литературным данным) в связи с задачами введения ее в СССР. Субтропики, № 5—6, 1—29. Сухум.

80. О получении эфирных масел, содержащих тимол (айован). Субтропики, № 3—4, 35—48.

81. Происхождение наземной растительности. Природа, № 7—8, столб. 711.

82. Современное состояние вопроса об эфиромасличных культурах в СССР. Достиж. и персп. в обл. прикл. бот., ген. и сел., Л., 539—558.

83. Флора Крыма. Государственный Никитский ботанический сад, I, вып. 2. Однодольные *Monocotyledoneae*, Л., 77 стр. [См. также 60, 91].

1930

84. Адольф Энглер. Природа, № 11—12, столб. 1175.

85. Дикорастущий виноград в Туркестане. Природа, № 1, столб. 89—91.

86. В качестве естествоиспытателя в Индию. Природа, № 9, столб. 923—925.

87. Новые культуры. М.—Л., Сельхозгиз, 60 + [2] стр.

88. Остров Кракатао и проблема распространения растений. Природа, № 5, столб. 547—552.

89. Палеолит Крыма. Природа, № 2, столб. 227—230 + таблица-вклейка.

90. Происхождение картофеля. Природа, № 1, столб. 88—89.

91. Флора Крыма. Государственный Никитский ботанический сад, I, вып. 3, Однодольные *Monocotyledoneae*, Л., 126 стр. [См. также № 60, 83].

92. Эфиромасличные растения. Хим.-техн. справ., ч. IV. Растит. сырье, вып. 7, 123 стр.

1931

93. Современные проблемы прикладной ботаники и систематики растений. Природа, № 1, столб. 88—90.

94. Die Birke in der Krim. Mitt. d. Deutsch. Dendrolog. Gesellsch., Bd. XLIII, 370—372.

94a. [Совместно с Zyrina T.] Zur Systematik der taurischen Buche. Mitt. d. Deutsch. Dendrolog. Gesellsch., Bd. XLIII, 373—377.

1932

95. Гете как ботаник и эволюционист. Природа, № 5, столб. 383—398.

96. Введение в историческую географию растений. Прилож. 52-е к Трудам по прикл. бот., ген. и сел., 356 стр.

97. Дарвин и ботаническая география. Природа, № 6—7, 545—560.

98. Дубильные растения, ОНТИ, Л. Хим.-техн. справ., ч. IV. Растит. сырье. Под ред. Любименко, вып. 11, 111 стр.

99. Рихард Ветштейн (30 VI 1863—30 VIII 1931). Природа, № 4, столб. 359—360.

100. Роль технико-химических завоеваний в истории культурных растений. Природа, № 3, столб. 237—250.

101. Юрий Николаевич Воронов. Природа, № 4, столб. 358—359 + портрет.

102. The Beech in the Crimea, its systematic position and origin. Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich. H. 8, 223—260.

1933

103. Введение в историческую географию растений. Изд. 2-е, испр. и доп.. М.—Л. Сельхозгиз, 415 стр.

104. Мировое производство эфирных масел. Эфирномасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. проф. Е. В. Вульфа, I, 141—150. [См. также № 105, 106, 114, 116, 117, 118, 133, 136, 137, 138].

105. Предисловие к кн. «Эфирномасл. раст., их культура и эфирные масла». Под ред. Е. В. Вульфа, I, 3—6.

106. Растения и эфирные масла. Эфирномасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. Е. В. Вульфа, I, 7—14.

1934

107. Гербарий академика Палласа. Сов. ботаника, № 6, 148.

108. Герман Крист (Hermann Christ) (1833—1933). Природа, № 9, 93—95.

109. Иозеф Готлиб Кёльрейтер (1733—1806). Природа, № 2, 67—68.

110. Иозеф Готлиб Кёльрейтер (1733—1806). К истории изучения пола у растений. Акад. Наук СССР. Труды инст. ист. науки и техники, сер. I, вып. 4. Л., 69—122.

111. Итоги изучения истории развития флоры СССР за последние 16 лет. Бот. журн., СССР, XIX, 64—100.

112. Компер, первый ботаник-любитель в Крыму. Страничка из истории изучения флоры Крыма. Акад. Наук СССР. Труды Инст. ист. науки и техники, сер. I, вып. 3, Л., 139—149.

113. Красильные растения. Сельскохоз. энциклопедия, т. 3, столб. 257—259.

114. Лишайники — *Lichenes*. Эфирномасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. Е. В. Вульфа, II, 5—9.

115. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов (Предв. сообщ.). Л., 66 стр. + карта [Из Трудов по прикл. бот., ген. и сел. сер. I, № 2].

116. Сем. злаков — *Gramineae*. Ароматические злаки — *Cymbopogon, Vetiyeria* и *Andropogon* sp. Эфирномасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. Е. В. Вульфа, II, 15—49.

117. [Совместно с Сааковым С. Г., Микельсон Л. А. и Демьяновым В. Я.]. Сем. злаковых — *Gramineae*. Эфирномасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. Е. В. Вульфа, II, 15—49.

118. [Совместно с Демьяновым В. Я.], Цитрусы (*Citrus* sp.) Эфирномасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. Е. В. Вульфа, II, 223—287.

1935

119. В. А. Монюшко. Природа, № 2, 80—81 + портрет.

120. Кавказский бук, его распространение и систематическое положение. Бот. журн. СССР, XX, № 5, 494—544.

121. Указатель имен к «Происхождению видов», в кн. «Ч. Дарвин, Происхождение видов». Классики естествознания. Сельхозгиз, М.—Л., 600—613.

122. Die kaukasische Buche, ihre Verbreitung, systematische Stellung und Entwicklungsgeschichte. Sonderabdruck aus Beihefte zum Bot. Centralbl., B. LIV, Abt. B., 108—139. Dresden.

123. Versuch einer Einteilung der Vegetation der Erde in pflanzengeographische Gebiete auf Grund der Artenzahl (Verl. Mitt.). Fedde's Repert. spec. nov. reg. vegetab. Beihefte 81, 57—83 + 1 Karte. Berlin.

1936

124. Александр Гумбольдт. Биографический очерк, в кн. «Александр Гумбольдт География растений». Классики естествознания. Сельхозгиз, М.—Л., стр. 15—46 [См. также № 126, 127, 129].

125. Бук, *Fagus* L. Флора СССР, V, 354—359.

126. Значение работ Александра Гумбольдта для географии растений; в кн. «Александр Гумбольдт, География растений». Классики естествознания. Сельхозгиз, М.—Л. 5—14 [См. также № 124, 127, 129].

127. Именной указатель [с краткими биографическими сведениями]: в кн. «Александр Гумбольдт, География растений». Классики естествознания, Сельхозгиз, М.—Л., 216—228. [см. также № 124, 126, 129].

128. Историческая география растений. М.—Л., Акад. Наук СССР, 321 стр. [География растений под ред. и с вводн. статьей акад. Б. А. Келлера, т. I.].

129. Список видов, приводимых в «Пролегоменах» А. Гумбольдта, с обозначением семейств и современной синонимики в кн. «Александр Гумбольдт, География растений». Классики естествознания. Сельхозгиз, М.—Л., 162—171 [См. также № 124, 126, 127].

130. Фотография и научные исследования. Природа № 2, столб. 142.

131. *Scrohulariaceae* — норичниковые (без родов *Veronica* и *Euphrasia* L.] Флора Юго-Востока, VI, 190—202, 212—217, 220—228.

1937

132. География растений и теория Вегенера. Природа, № 3, 28—37.

133. Здравец (герань) — *Geranium macrorrhizum* L. Эфирномасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. Е. В. Вульфа, Л., III, 5—7.

134. К вопросу о реликтовой флоре. Сов. ботаника, № 2, 9—18.

134а. Некоторые современные вопросы географии растений в свете новой литературы. Изв. Гос. геогр. об-ва. LXIX, 3, 473.

135. Полиплоидия и географическое распространение растений. Успехи соврем. биолог., VII, вып. 2, 161—197.

136. [Совместно с Михельсон Л. А.]. Сем. масличных — *Oleaceae*. Жасмин — *Jasminum* sp. Эфиромасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. Е. В. Вульфа. Л., III, 137—142. [См. также № 104, 105, 106, 114, 116, 117, 118, 133, 137, 138].

137. Сем. сложноцветных — *Compositae*. Полынь — *Artemisi* sp. Эфиромасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. Е. В. Вульфа. Л., III, 339—350.

138. Тимиан — *Thymus* sp. Эфиромасл. раст., их культура и эфирные масла. Под ред. Е. В. Вульфа, Л., III, 294—299.

139. *Chronica botanica*. Природа, № 1, 124—125.

1938

140. Издание международного справочника по гербариям — Index herbariorum. Природа, № 9, 105—106.

151. Понятие о реликте в ботанической географии. Проблема реликтов во флоре СССР (Тезисы совещания.). Вып. II, Акад. Наук СССР. Бот. инст., М.—Л., 7.

142. Понятие о реликтовых видах в ботанической географии. Сов. ботаника, № 2, 30.

143. Справочник по гербариям. Index herbariorum. Сов. ботаника, № 4—5, 190.

1939

144. К истории линнеевских видов растений. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., XLVIII, 5—6, 27—31 +2 рисунка.

145. Материалы для истории флоры Крыма. Сб. Президенту Академии Наук СССР Владимиру Леонтьевичу Комарову к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности. М.—Л. 199—218.

146. Новые данные по географии восточного бука. Сов. Ботаника, №3, 77—81.

147. Новый вид льна для флоры СССР. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., XLVIII, вып. 2—3, 15—17 + рисунок (в тексте).

148. О диком винограде — *Vitis silvestris* Gmel. в Крыму. Сов. ботаника, № 3, 80—85.

149. Очерк истории флоры Восточной Азии. Изв. Гос. геогр. об-ва, № 10, 1426—1447.

150. Потери науки. Карл Шрётер (1885—1939). Г. Брокман-Иерош (1879—1939). Природа, № 7, 121—123.

151. Седьмой международный ботанический конгресс. Природа, № 9, 119.

152. Флора Антарктического материка. Природа, № 4, 56—59.

1940

153. Главнейшие культурные растения, их описание и происхождение. Научно-популярная серия. Сельхозгиз, М., 151 стр. + 85 стр.

154. Иозеф Кёльрейтер, его жизнь и научные труды (1733—1806); в кн. «И. Кёльрейтер. Учение о поле и гибридизации растений». Классики естествознания. М.—Л. Сельхозгиз, 9—46.

155. Новая международная адресная книга ботаников-систематиков, географов и экологов. Сов. ботаника, № 2, 104—105.

156. Сем. *Linaceae* (DC.) Dumort. Льновые. Культурная флора СССР, V. Прядильные. Ч. I. М.—Л., 97—108, рис. 38—41.

1941

157. Памяти Генриха Гандель-Маццетти (1882—1940). Природа, № 3, 122—123 + портрет.

158. Понятие «элемент флоры» в ботанической географии. Изв. Всес. геогр. об-ва, LXXIII, 2, 155—168.

159. Понятие о реликте в ботанической географии. Мат. по истории флоры и растит. СССР I. М.—Л. 1941, 28—60.

160. [Без года]. Крымско-кавказские *Scrophulariaceae*. III. Род *Celsia*. Симферополь, 1—9 (Труды Крымск. научно-исслед. инст., II, вып. 1).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК РАБОТ

1. Дубильные материалы Крыма и их использование. Экономическая жизнь Крыма, 2—3, 1921.

2. Карты ботанико-географического и хозяйственного использования Яйлы. Масштаб 1 верста в дюйме. Феодосия, 1921.

3. Перспективный план работ Никитского опытного Ботанического сада на ближайшее пятилетие. Записки Никитского бот. сада. VIII, 1925, 189—193.

4. Никитский Ботанический сад. Путеводитель по акклиматизационному парку. Крымгосиздат, 1926.

5. Что дает и может дать Крым сельскому хозяину, 1926.

6. Экскурсия на водопад Джар-Джур. В кн. Станков С. С. Южный берег Крыма. Н.-Новгород, 1926, стр. 117—122.

7. The Beech in Crimea. Fifth Internat. Bot. Congress. Abst. of communic. Cambridge, 1930.

8. [Совместно с Цыриной Т.]. К систематике бука в Крыму. Юбилейный сборник в честь В. В. Лункевича, 1931.

9. Культура лаванды на Яйле. Экономика и культура Крыма, 3, 1931.

10. Sur l'origine de la flore de la Crimée. Comptes rendus de la Société d. Biogéographie. № 69, 1931.

11. Aréa y Edael. Revista Argentinea Agronomia, 1, 1936.

12. Красильные растения. Большая советская энциклопедия, 34, 1937, 561—563.

13. Александр Гумбольдт. Журнал «Что читать», № 4—5, 1939.

РЕФЕРАТЫ И РЕЦЕНЗИИ

1. Алехин В. В. Некоторые новые сведения относительно растительности Аскания Нова. Труды Бот. сада Юрьевск. унив., XIII, 1912.—Зап. Крымск. общ. естествоисп. и любит. природы, III, 1913, 200.

2. Жадовский А. Э. Материалы по географии *Polypodium vulgare* L. Труды Бот. музея Акад. Наук, 1912. — Зап. Крымск. общ. естествоисп., III, 1913, 199—200.

3. Козо-Полянский Б. М. Таблица для определения видов *Bupleurum* L. Крымско-кавказской флоры. Труды Бот. сада Юрьевск. унив., XIII, 1912. — Зап Крымск. общ. естествоисп., III, 1913, 198—199.

4. Лоначевский А. Таблица для определения крымских и кавказских шиповников *(Rosa)*. Труды Бот. сада Юрьевск. унив., XII, 1912.—Зап. Крымск. общ. естествоисп., III, 1913, 198.

5. Маркевич А. И. Академик П. С. Паллас. Его жизнь, пребывание в Крыму и ученые труды. Симферополь, 1912. — Зап. Крымск. общ. естествоисп., II (1912), 1913, 186—187.

6. Мищенко П. И. Дикие виды *Tulipa* и *Scilia* Кавказа, Крыма и Средней Азии как материал для культуры. Труды Бюро по прикл. бот., V, 1912. — Зап. Крымск. общ. естествоисп., III, 1913, 199.

7. Облесение Австрийского карста как образец горно-культурных работ. Изд. Лесн. департ. Главн. упр. землед. и землеустр. СПб., 1911. — Зап. Крымск. общ. естествоисп., II (1912), 1913, 183—186.

8. Ширяев Г. К флоре гранитов востока Таврической губ. Труды Об-ва испыт. природы при Харьк. унив., XLV, 1912. — Зап. Крымск. об-ва естествоисп., III, 1913, 199.

9. В ответ на рецензию Б. Козо-Полянского моей работы «Крымско-кавказские виды рода *Veronica* и значение их для истории флоры Кавказа». Изв. Бот. сада Петра Великого, № 5—6, 1915, 660—668.

10. Серебровский А. К вопросу о безлесии Крымской Яйлы. Естествозн. и геогр. № 10, 1913, 70—76. — Вестн. русской флоры, I, № 4, 1915, 215—218.

11. Янишевский М. И. О миоценовой флоре окрестностей г. Томска. — Вестн. русской флоры, III, вып. 1. 1917, 52—53.

12. Записки Крымского общества естествоиспытателей и любителей природы, IX, 1926. — Природа, 1927, № 5, столб. 411.

13. Савицкий П. Н. Географические особенности России. Ч. I. Растительность и почва. Прага, 1927. — Природа, № 5, 1927, столб. 413—414.

14. Скотт Д. Эволюция растительного мира. Перев. с англ. под ред. и с доп. Л. М. Кречетовича. Госиздат, 1927. — Природа, № 10, 1927, столб. 831—832.

15. Талиев В. И. Определитель высших растений Европейской части СССР. Изд. испр. и доп. Госиздат М., 1927. — Природа, № 6, 1927, столб. 520—521.

16. Удачный опыт Никитского ботанического сада по инициативе Всес. текст. синдиката (по поводу работы Г. К. Гунько, «Как разводить ворсовальную шишку», Ялта, 1926). Изв. Гос. инст. опытн. агрон., V, вып. 2—3, 1927, 224—225.

17. Юбилейный сборник в честь академика И. П. Бородина.—Природа, № 4, 1927, столб. 310—311.

18. Рабочая книга по крымоведению. Книга I. Естествознание. Крымгосиздат, 1927. — Природа, № 7—8, 1928, столб. 763—764.

19. Сырейщиков Д. П. Определитель растений Московской губ. Москва, 1927, 293 стр. — Природа, № 5, 1928, столб. 506—507.

20. Флора Кавказа. — Природа, № 7—8, 1928, столб. 763.

21. Ануфриев Г. И. Стационарные ботанические наблюдения в пойме р. Волхова. Мат. по исслед. р. Волхова и его басс., вып. XXII, Л. 1928. — Природа, № 1, 1929, столб. 92.

22. Крым. Путеводитель. Изд. Крымск. общ. естествоисп., 3-е изд. Симферополь. 1929. — Природа, № 10, 1929, столб. 913—914.

23. Кузнецов Н. И. Геоботаническая карта Европейской части СССР в масшт. 1: 1 050 000. Лист. 14. Краткая пояснительная записка (Казанский край), 54 стр. Изд. Главн. бот. сада, Л., 1928. — Природа, № 1, 1929, столб. 92—93.

24. Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. Изд. Инст. прикл. бот. и Гос. инст. опытн. агрон., 662 стр. Л., 1929. — Природа, № 1, 1930, столб. 101—102.

25. Субтропики, № 1, 1929, июль — август, 190 стр. — Природа, № 1, 1930, 102.

26. Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. — Природа, № 2, 1930, столб. 234.

27. Аверкиев Д. С. На ботанической экскурсии в Жолнине. Н.-Новгород-1931, 1—103.— Природа, № 4, 1931, столб. 365.

28. Буковые леса Европы (Новый сборник работ по буковым лесам). Сов. Ботаника, № 2, 1933, 111—112.

29. Труды по геоботаническому обследованию пастбищ ССР Азербайджана. Изд. Наркомзема ССР Азербайджана. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., сер. XIII, № 1. Рефер. и библиогр., Л., 1933, 224—225.

30. Палибин И. В. Сарматская флора Восточной Грузии, 1933. — Природа, № 12, 1934, 87—88.

31. Жуковский П. М. Земледельческая Турция (Азиатская часть — Анатолия), 1933, 908 стр. + 381 фиг. + 12 табл. + 1 карта. — Природа № 2, 1934, 78—80.

32. Гроссет Г. Э. Следует ли считать отвечное безлесие степей доказанным. Землеведение, т. 36, вып. 1. 1924. — Природа, № 2, 1935, 86—87.

33. Шлыков Г. Н. Интродукция растений. Сельхозгиз, 1936. — Сов. Ботаника, № 2, 1938, 140—151.

34. Алехин В. В. География растений. Учпедгиз. М., 1938, 328 стр. — Успехи соврем. биол., XI, вып. 3, 1939, 557—563.

35. Комаров В. Л. Учение о виде у растений (страница из истории биологии). Изд. Акад. Наук СССР. М.—Л., 1940, 212 стр.— Успехи соврем. биол., XIII, вып. I, 1940, 176—180.

35а. Растительность СССР, том I, М.—Л., 1938. — Вестник Акад. Наук, 1—2, 1940, 149—152.

36. Иорданов Д. Растительные соотношения во флоре болгарской части Странджа Планина. Годишник Софийск. унив., 1937/38, т. 34, кн. 3, 409—476; 1938/39, т. 35, кн. 3, 1—90. — Сов. ботаника, № 3, 1941, 176—177.

37. Wettstein. Rhododendron ponticum in d. Balkanhalbinsel, Oesterr. Bot. Ztsch. 1918. — Бот. обозр., I, вып. 3, 1923, 70.

38. Molisch H. Pflanzenbiologie in Japan. Jena, 1926. — Природа, № 11—12, 1926, столб. 111—112.

39. Molisch H. Im Lande der aufgehenden Sonne. Wien, 1927. — Природа, № 10, 1927, столб. 830—831.

40. Gothan. Pflanzenleben der Vorzeit. Breslau, 1926. — Природа, № 6, 1928, стр. 613—614.

41. International adress book of botanists. London, 1931. — Природа, № 5, 1932, столб. 468.

42. International adress book of botanists. London. 1931 — Труды по прикл. бот., ген. и сел., сер. XIII, № 1. Рефер. и библиогр., 1933, 5.

43. Matsuura H. A. Bibliographical monograph on plant genetics. 1909—1925. Tokyo. 1929. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., сер. XIII, № 1. Рефер. и библиогр., 1933, 78.

44. Curtis Botanical Magazine Delications, 1827—1927. London, 1932. — Архив ист. науки и техн., вып. 3. Л., 1934, 322.

45. Fischer H. Mittelalterliche Pflanzenkunde. München, 1929. — Архив ист. науки и техн., 3, Л., 1934, 319—321.

46. Sprague T. A. Botanical Terms in Isidorus. Kew. Bull. of Misc. Inform. No 8, 1933, 401—407.—Архив. ист. науки и техн., вып. 4, Л., 1934, 455.

47. Sprague T. A. Botanical Terms in Pliny's Natural History. Bull. of Misc. Inform. Kew-Garden. No 1, 1933, 30—40. — Архив ист. науки и техн., вып. 3. Л., 1934, 322—323.

48. Wein K. Die Wandlungen im Sinne des Wortes «Flora». Fedde's Repert. spec. nov. regni vegetab. Beihefte, Bd. LXVI, 1932, 74—87. — Архив ист. науки и техн., 4, Л., 1934, 454.

49. Wellensick E. Statistical Data regarding the Botanical Literatur of 1930. Rec. d. Trav. Bot. Neerland, XXVIII, 1931. — Природа, № 9, 1934, 95—96.

50. Zirkle C. Some Forgotten Records of Hybridization and Sex in Plants, 1715—1729. The Journ. of Heredity, vol. 23, № 11, 1932. — Архив ист. науки и техн., 3, 1934, 321—322.

51. Constantin J. Aperçu historique des progrès de la botanique depuis cent ans (1834—1934). Paris, 1934. — Природа, № 3, 1936, 150.

52. Singer Ch. Histoire de la Biologie. Edit. française par le D-r F. Gidon, 1—600. Paris, 1934. — Природа № 1, 1936, 103—104.

53. Marie-Victorin. Quelques résultats statistiques nouveaux concernant la flore vasculaire du Québec. Contribution du Laboratoire de Botanique de l'Université de Monréal, No. 26. Transact. of the Royal. Soc. of Canada, 1935, ser. 3—Сов. ботаника, № 3, 1937, 139—140.

54. Arber Agnes. Herbals, their origin and evolution. A chapter in the history of botany. Cambridge, 1938, 326, fig. 130. — Природа, № 10, 1939, 112.

55. Fairchild D. The World was my Garden. Travels of a Plant explorer. London. 1938, 494.—Природа, № 8, 1939, 122—123.

56. 1) Mac Dougall D. T. Tree growth, 1938, 240; 2) Grant J. Wood pulp. 1928, 209. — Природа. № 3, 1939, 124—125.

57. Manual of Pteridology, edit. by F. Verdoorn. Hague, 1938. — Природа. № 2, 1939, 127—128.

58. Merill E. a. Valker E. A. Bibliography of Eastern Asiatic Botany. The Arnold Arbctetum of Harvard University, 1938, 1—719. — Природа, № 8, 1939, 122.

59. Bertsch K. Geschichte des deutschen Waldes. G. Fischer, Jena, 1940, 1—120. — Сов. ботаника, № 3, 1941, 177.

60. Chronica botanica, VI, 1940. — Природа, № 3, 1941, 128.

61. Guyot H. Sur la différenciation systématique du *Fagus orientalis* Lipsky. Bull. Soc. bot. de Genève, 2 sér., V. 30, 1940. — Сов. ботаника, № 3, 1941, 180—181.

62. Tansley A. G. The British Islands and their Vegetation. Cambridge University Press. 1939, 1—930. — Сов. ботаника, № 3, 1941, 177—178.

ИСТОРИЯ ФЛОР ЗЕМНОГО ШАРА

КЛАССИКУ СОВЕТСКОЙ БОТАНИКИ
ГЛУБОКОУВАЖАЕМОМУ
ВЛАДИМИРУ ЛЕОНТЬЕВИЧУ КОМАРОВУ
С ЛЮБОВЬЮ ПОСВЯЩАЕТ
СВОЙ ТРУД АВТОР

ПРЕДИСЛОВИЕ

В 1879—1882 гг. Энглер, продолжая работы Гукера, сподвижника Дарвина, в своем замечательном произведении, озаглавленном «Опыт истории развития растительного мира, в особенности флористических областей, с третичного периода», дал блестящую картину эволюции флоры земного шара, использовав все имевшиеся к тому времени палеоботанические и флористические данные. Книга Энглера пробудила интерес к исторической географии растений, в результате чего появился ряд работ, продолжавших развивать его идеи. Сам Энглер в дальнейшем опубликовал свыше 250 работ, многие из которых являются не только обоснованием, но и дальнейшим развитием его первоначальных предположений и выводов.

За эти же годы палеоботаника достигла громадных успехов, особенно в области изучения третичных флор. Открытый всего лет тридцать назад метод исследования пыльцы в торфе помог изучению до этого времени совершенно неведомой четвертичной истории лесной флоры; недавно этот метод начали применять к исследованию пыльцы и в лессах и уже получили очень ценные результаты. Историческая геология, палеогеография и палеоклиматология шагнули далеко вперед, резко изменив представления, существовавшие полстолетия назад. Сама ботаническая география за это же время сделала громадные успехи.

Уже давно чувствовалась потребность свести воедино накопившийся богатый материал по истории развития флор, имеющийся не только в посвященных этому вопросу книгах, но и разбросанный в статьях по различным периодическим изданиям.

Особенно остро потребность в этом сказывается у нас в СССР, где интерес к истории развития нашей флоры с каждым годом все больше возрастает в связи с пересмотром учения о развитии природы на основе диалектического материализма. Такая сводка необходима и учащимся старших курсов высших учебных заведений, и аспирантам, специализирующимся в области ботанической географии, равно как и преподавателям вузов, тем более что книга Энглера на русский язык переведена не была и является достоянием лишь немногих.

Имея под руками такую сводку, молодые исследователи смогут начать свою работу с того уровня, на котором стоит современная наука, и будут избавлены от необходимости кропотливых и длительных поисков того, что уже выполнено их предшественниками.

Приступив много лет тому назад к попытке такого синтеза, я опубликовал в 1932 г. первую часть труда, посвященную общим и теоретическим вопросам, второе издание которой вышло в 1933 г. под названием «Введение в историческую географию растений».

Настоящая книга представляет собой вторую, основную часть этого раздела географии растений и имеет целью подвести итоги данных изучения ископаемой и современной флоры, истории ее развития до начала воздействия на нее человека. Изменения же флор под влиянием этого нового, мощного фактора так разнообразны, что уже не могут войти в данную книгу и составят третью часть моей работы, подготавливаемую к печати.

Я выражаю мою глубокую благодарность Б. Н. Городкову, М. М. Ильину, Н. Е. Кабанову, И. М. Крашенинникову, В. И. Кречетовичу, Е. М. Лавренко, В. П. Малееву, П. Н. Овчинникову, В. В. Ревердатто, М. С. Шалыт, ознакомившимся с отдельными частями рукописи и давшим мне ряд ценных указаний. Особенно признателен я А. Н. Криштофовичу, оказавшему мне большую помощь своими указаниями по палеоботанике, не являющейся моей специальностью, и редактору этой книги С. Ю. Липшицу.

Приношу также мою благодарность персоналу библиотек Института растениеводства и Ботанического института Академии Наук, в течение многих лет с неизменным вниманием доставлявшему мне необходимую литературу.

Приводимые списки литературы не являются библиографическими указателями: в них вошли лишь те работы, которые я мог непосредственно использовать, и незначительное число тех, с которыми я был знаком только по рефератам.

Чтобы не загромождать текста, названия семейств приводимых видов растений даны в указателе.

Я прекрасно сознаю, что настоящая книга не свободна от ряда недочетов. Это объясняется богатством литературы и обширностью темы, разделы которой так многочисленны, что ни один специалист ныне не может охватить их с одинаковой полнотой.

Я сделал то, что мог, и надеюсь, что эта книга пробудит в нашей молодежи еще больший интерес к истории развития флоры СССР и облегчит другим работу в этой области.

ВВЕДЕНИЕ

При составлении настоящей книги были приняты нижеследующие основные положения.

1. География видов и объединений их во флоры должна отражать происхождение и распространение видов по земному шару не только в пространственном отношении, но и во времени, не как статический, а как динамический процесс. «Законы, управляющие жизнью, представляют замечательный параллелизм во времени и пространстве» (Д., 517).[1]

2. География растений является отражением их эволюции как в отношении строения, биологии, приспособлений к условиям обитания и взаимоотношениям с другими организмами, так и в отношении их объединений во флоры.

3. Распространение растений определяется реагированием их не только на современные условия обитания, но и на орографические, климатические, почвенные условия прежних геологических периодов, а также зависит от древних конфигураций и расположения материков.

4. В додарвиновский период география растений, существовавшая уже в течение полустолетия в качестве самостоятельной науки, при остававшемся незыблемом господстве догмы постоянства видов, не имела почвы для своего развития, так как эта догма исключала понимание не только эволюции видов, но и характера их ареалов и самой эволюции флор. Отдельные блестящие исследования, как, например, Гукера, сохранившие и сейчас свое значение для понимания исторического процесса развития изученных им флор, не имели обоснования в доэволюционных знаниях.

5. Гениальная теория эволюции организмов, созданная и обоснованная Дарвином, явилась фундаментом для развития всей новой биологии, в том числе и биогеографии, дав для нее историческую основу. Совершенно непонятные и загадочные моменты в географии организмов стали в свете ее ясны как отдельные этапы в непрерывном процессе их развития и распространения.

6. География организмов, явившаяся основой всех взглядов Дарвина (см. гл. II),[2] дала большой и ценный материал для понимания процесса эволюции растений и животных. Вследствие этого в «Происхождении видов» Дарвина мы черпаем и те положения, на которых строится современная историческая биогеография и которые могут быть представлены в нижеследующих положениях.

7. Исходным моментом для изучения географии организмов является установление их ареала и его происхождения (см. гл. III).

---

[1] Д. обозначает здесь и повсюду дальше «Дарвин», 517— страницу «Происхождения видов» по изданию Сельхозгиза 1935 г.

[2] Имеется в виду подробное изложение данного положения в указанной главе книги Е. В. Вульф, Введение в историческую географию растений, изд. 2-е, М.-Л. 1933.

Существование «центра происхождения каждого вида есть закон» (Д., 475). Этот центр и является центром происхождения ареала вида, потому что «каждый вид появился первоначально только в одной области и потом расселился отсюда так далеко, как это ему позволили его средства к распространению и условия прошедшего и настоящего времени» (Д., 474).

8. Возникновение вида, а следовательно и его ареала, является монотопным (см. гл. III), так как «особи одного и того же вида, хотя и живущие в настоящее время в удаленных и изолированных областях, должны были произойти из одного места, где первоначально жили их родители, потому что... невероятно, чтобы совершенно сходные между собой особи могли произойти от родителей, принадлежащих к различным видам» (Д., 473).

9. В свете эволюционной теории существование разорванных ареалов может быть легко объяснено, так как «географические и климатические изменения, которые происходили в течение позднейших геологических периодов, могли сделать прерывчатыми первоначально сплошные области многих видов».

«Все особи одного и того же вида, равно как и виды того же рода или даже более обширные группы, происходят от общих родителей, и, следовательно, как бы ни были изолированы и удалены одна от другой те части света, где бы они теперь ни встречались, они должны были в течение последующих рядов поколений переселиться с одного какого-то пункта во все остальные. Мы часто даже не в состоянии угадать, как это могло совершиться. Тем не менее, так как мы имеем полное основание предполагать, что некоторые виды сохранили те же самые видовые формы в течение долгих периодов времени, периодов громадных, если их измерять годами, то не следует придавать особого значения случаям широкого распространения одного и того же вида, так как в течение таких длинных периодов могли найтись обстоятельства, благоприятствовавшие расселению тем или иным путем. Разбитая на участки или прерванная область расселения может быть легко объяснена вымиранием видов в промежуточных зонах» (Д., 568).

Установленные изменения климатической зональности (см. гл. XI), влияние ледникового периода, осушение климата, а также связанность до относительно позднего времени материков и их позднейшее расхождение (см. гл. XI) дали несокрушимое обоснование этому положению.

10. Происхождение видов в определенном центре и от одних и тех же родителей делает понятным существование замещающих (викарных) видов, возникших в процессе распространения в результате изоляции вследствие климатических (физико-географических) или пространственных изменений (см. гл. III).

11. Центр ареала не является точкой, так как возникновение вида даже от одной пары (гибридное) или от одной особи (мутационное) связано с большим, измеряемым сотнями и тысячами индивидуумов, потомством. Это потомство может развиться уже в первом же поколении и потому требует для своего существования территории соответствующего размера.

«Особи одного вида, живущие в одной области, сохранят свое однообразие благодаря скрещиванию, так что многие из них будут претерпевать о д н о в р е м е н н ы е изменения и вся сумма изменений на каждой стадии не будет определяться происхождением от одного только родителя» (Д., 476).

Поэтому возникновение новых видов или форм, вследствие одновременного изменения многих особей на протяжении всего или части ареала исходного вида, при наличии одинаковых условий обитания и отсутствии территориальной отдаленности не будет политопным, а все же монотопным возникновением вида.

12. Роды также имеют центры своего происхождения, так как центры происхождения видов сосредоточиваются в определенных областях. «Виды и группы видов имеют центры наибольшего развития одинаково как во времени, так и в пространстве» (Д., 495). «Факты... свидетельствуют о том, что отдельные виды одного рода расселялись от общего центра по радиусам» (Д., 495).

13. Изучение систематики и филогении родов на основе географического распространения их видов дает чрезвычайно важные указания для географии растений, так же как и «географическое распространение может... принести пользу при классификации обширных родов, потому что все виды, населяющие какую-нибудь отдельную, обособленную область, по всей вероятности, произошли от одних и тех же производителей» (Д., 531).

14. Отсюда вытекает, что сосредоточение центров происхождения ряда родов в определенной области дает указание на центр происхождения данной флоры.

15. Род в центрах (первичном или вторичном) будет обладать наибольшей способностью к изменчивости. Вследствие этого, в результате дивергенции и отбора, род будет представлен тем бо́льшим разнообразием видов, чем разнообразнее будут как макро-, так и микроусловия обитания. Вследствие этого горные области являются центрами сосредоточения большого разнообразия видов и форм и их эндемизма.

«Различные подчиненные группы в пределах одного класса не могут быть распределены в прямолинейном порядке, а скучиваются вокруг точек, которые в свою очередь располагаются вокруг других точек, и так почти бесконечными кругами» (Д., 229).

16. Поскольку разновидность представляет собой «зачаточный вид» (Д., 160), мы должны ожидать, что в центрах сосредоточения разнообразия родов и виды должны быть представлены наибольшим разнообразием форм, «так как везде, где уже образовалось много близких видов (т. е. видов одного рода), должно, как общее правило, еще продолжаться образование новых разновидностей или зачаточных видов... Где образовалось много видов того же рода путем изменчивости, там обстоятельства благоприятствовали и, можно ожидать, продолжают благоприятствовать этой изменчивости» (Д., 162). Этим объясняется тот хорошо известный факт, что молодые виды и неоэндемики обладают в большой степени изменчивостью, изолированные же в своих обитаниях древние реликтовые виды почти совершенно ее лишены.

Только у тех, кто продолжает «смотреть на виды как на отдельные творческие акты,... нет никакого основания ожидать, чтобы разновидности были более многочисленны в группе, богатой видами, чем в группе, бедной ими» (Д., 163).

17. Смена флор определяется изменениями в составе их видов в результате аутохтонного развития этих флор, сопровождаемого возникновением новых видов и вымиранием старых, а также в результате проникновения в их пределы миграционных элементов из состава других флор. Эти смены являются следствием изменений в совокупности условий обитания.

«Пока условия жизни остаются те же, мы имеем полное основание предполагать, что изменения, унаследованные несколькими поколениями, могут передаваться в почти неограниченном числе поколений» (Д., 572)... «Только немногие из видов одного и того же рода подвергаются изменениям: остальные виды вымирают, не оставляя по

себе измененного потомства. Из числа тех видов, которые изменяются, лишь немногие изменяются в той же стране, в то же время, и все изменения совершаются крайне медленно» (Д., 568).

18. Изменения условий обитания являются результатом присущей растениям способности распространяться и удаляться от центра происхождения вида. Вследствие этого периферии ареала достигает лишь часть видов того же рода или часть форм того же вида. Благодаря претерпеваемым ими изменениям они получают возможность дальнейшего распространения и вступают часто в стадию нового формообразовательного процесса. Этот процесс приводит к дальнейшей эволюции рода (или вида) и к возникновению вторичных центров их ареалов, иногда очень удаленных от своих первичных центров происхождения.

19. В прежние геологические периоды, при условиях более влажного и более однородного климата, а также вследствие связанности материков, роды и виды имели значительно большее, часто циркумполярное распространение, подобно тому как это наблюдается сейчас в пределах арктической и тропической зон.

В процессе географического распространения растений, по мере осушения климата и дифференциации физико-географических условий обитания растений, эти крупные роды и виды в результате борьбы за существование и естественного отбора в процессе дивергенции разбились на ряд более мелких, более специализированных и ограниченных в своем распространении видов, что привело в свою очередь к необходимости выделения подродов или даже разделения крупных родов на более мелкие.

«Однако не следует предполагать, чтобы процесс дивергенции видов был непрерывен; гораздо более вероятно, что каждая форма в течение долгих периодов остается неизменной, а затем вновь подвергается изменению» (Д., 217).

«...Изменения в жизненных условиях сообщают толчок усиленной изменчивости» (Д., 187). «Если материалом высокой организации мы признаем степень дифференцирования и специализации различных органов взрослого организма..., то в этом направлении действие естественного отбора будет очевидным»... «Накопление изменений, клонящихся к специализации, входит в круг действия естественного отбора» (Д., 223).

«Как общее правило, чем разнообразнее станет строение потомков какого-нибудь вида, тем значительнее будет число мест в природе, которыми они успевают завладеть, и тем более разрастется их измененное потомство» (Д., 217).

20. Формы, образовавшиеся из какого-либо вида «вследствие расхождения признаков, в последующих поколениях обнаруживают глубокие, хотя, быть может, и неравные различия как между собой, так и с прародительской формой»... «...малые различия между разновидностями достигают крупных видовых различий. Таким путем... умножается число видов и образуются роды» (Д., 218).

«Если... измененные потомки какого-нибудь вида попадут в совершенно иную страну или быстро приспособятся к совершенно новому местообитанию, где потомок и родоначальник не будут конкурировать, то оба могут сохраниться» (Д., 219).

«Таким образом... из двух и более видов одного рода путем родственного преемства, сопровождаемого изменением, могут произойти два рода или еще большее число их» (Д., 220). «Новый вид... будет являться непосредственно промежуточным не между существующими видами, а скорее между типами обеих групп» (Д., 220).

Геология освещает «сродство с вымершими формами, которые, хотя обыкновенно могут быть отнесены к современным родам, семействам и отрядам, тем не менее нередко представляют нечто среднее между современными группами. И мы легко можем понять этот факт, так как вымершие виды жили в те отдаленные эпохи, когда ветви... родословной еще не успели так разойтись, как сейчас» (Д., 221).

21. «Изолирование является важным элементом в процессе изменения видов посредством естественного отбора. В ограниченной и изолированной области, если она не очень велика, органические и неорганические условия жизни будут вообще почти однородны, так что естественный отбор будет стремиться изменить все уклоняющиеся особи одного и того же рода в одном и том же направлении» (Д., 205).

22. «Хотя малые, ограниченные области в некотором отношении и представлялись крайне благоприятными для образования новых видов, но тем не менее в обширных областях изменения в большинстве случаев совершались быстрее, и, что еще важнее, формы, вновь образовавшиеся на больших территориях и уже победившие многих соперников, будут более способны к широкому расселению и, следовательно, положат начало наибольшему числу разновидностей и видов. Они, таким образом, сыграют более выдающуюся роль в изменчивой истории органического мира» (Д., 207).

23. «Естественный отбор действует с крайней медленностью. Он может действовать только тогда, когда в органическом строе страны открываются свободные места, которые могут быть заняты видоизмененными формами ее обитателей. Появление таких свободных мест часто будет зависеть от изменения физических условий — на что обыкновенно нужно много времени — и от одновременного предотвращения иммиграции лучше приспособленных форм» (Д., 208).

24. «Дарвин... нанес сильнейший удар метафизическому взгляду на природу, доказав, что весь современный мир, растения и животные, а следовательно, также и человек, есть продукт процесса развития, длившегося миллионы лет» (Энгельс, Анти-Дюринг, стр. 23, 1938).

«Вся природа, начиная от мельчайших частиц ее до величайших тел, начиная от песчинки и кончая солнцем, начиная от протиста и кончая человеком, находится в вечном возникновении и уничтожении, в непрерывном течении, в неустанном движении и изменении» (Энгельс, Диалектика природы, стр. 483, 1938).

Поэтому и география организмов представляет их распространение не только в пространстве, но и во времени, не только в момент возникновения — генезиса, но и как непрерывный исторический процесс.

ГЛАВА I

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ДОТРЕТИЧНЫХ ФЛОР

Как возникла наземная флора — до настоящего времени не установлено, но не подлежит сомнению, что сухопутные растения произошли от высокоорганизованных морских водорослей, обладавших уже развитым тканевым строением. Все характерные особенности наземных растений: сложное морфологическое расчленение, не менее сложное анатомическое строение и наиболее характерная, ясно выраженная смена поколений, т. е. смена полового поколения бесполым в цикле их индивидуального развития, — все эти присущие сухопутной растительности черты не представляют собой каких-либо новообразований, возникших специально как приспособления к наземному существованию. Мы их уже находим, хотя и в более примитивных формах проявления, и у морских водорослей. С переходом на сушу, с возникновением необходимости защиты от потери влаги и от высыхания, усложнилось как морфологическое, так и анатомическое строение, приведшее к созданию, с одной стороны, приспособлений и тканей, защищавших растение от потери влаги, с другой же стороны — к образованию механических тканей, заменяющих растению скелет животных.

Вместе с этим шел еще и другой, не менее важный процесс дальнейшего обособления растения от жизни в условиях постоянной влажности. Он выразился в постепенном упрощении полового поколения, в утрате подвижности и самостоятельности движения мужских половых клеток и в развитии пыльцевой трубки как проводника неподвижных половых ядер. Этот процесс завершился почти полной редукцией полового, гаплоидного поколения и доминирующим развитием бесполого, диплоидного поколения у всех высших растений, начиная от разноспоровых папоротникообразных. Таким образом, сравнительная морфология растений устанавливает процесс эволюции в развитии строения и функций растительного организма, который может быть обозначен как переход от гидрофитов к гигрофитам, а затем ксерофитам. Мы увидим в дальнейшем, что эволюция растительного мира определялась приспособлением к недостатку влаги.

До конца силурийского периода в отложениях, образовавшихся в течение громадного промежутка времени, найдены лишь бактерии и водоросли, т. е. до начала девонского периода господствовала лишь водная растительность. Правда, в отложениях верхнего силура о. Готланда были найдены остатки, хотя еще и не вполне достоверные, первого наземного растения, относимого к псилофитовым, но это еще лишь первые и редкие пионеры по завоеванию земли растительностью.

Несомненное существование наземной флоры установлено лишь с начала девонского периода. К этому времени создаются благоприятные условия для существования сухопутной растительности. Эта растительность дает начало первому торфу, а в середине этого периода уже появляются древовидные и кустарниковые формы. Появляются и

папоротникообразные, достигающие в течение этого периода значительного развития. В отложениях конца девонского периода известны уже первые голосеменные, являющиеся наиболее высокоорганизованными растениями того времени. Их отделяет еще несколько сотен миллионов лет от появления первых покрытосеменных растений, от которых и произошли главные представители современной растительности земли.

Эволюция наземной растительности[1] девонского периода уже вполне определенно выявлена. Отложения нижнего и среднего девона характеризуются еще низкоорганизованной растительностью, известной под названием «псилофитовой», наиболее типичным представителем которой является примитивное папоротникообразное — псилофитон.

Эта псилофитовая флора в верхнем девоне резко сменяется более высокоорганизованной «археоптериевой» флорой. Главный представитель последней — археоптерис — является уже несомненным папоротником, относимым одними палеонтологами к так называемым семенным папоротникам — птеридоспермам, другими же — к настоящим папоротникам. Эта флора, представленная уже рядом разнообразных родов, содержит все зачатки растительности следующего, каменноугольного периода, в том числе и предшественников таких характерных для каменноугольной флоры растений, как лепидодендроны, сигиллярии, каламиты и др.

Характерными особенностями девонской флоры являются ее значительное однообразие на всем протяжении известных ныне нахождений и полная невозможность подразделения ее на какие-либо флористические провинции. Одни и те же — или же очень близкие — виды этой флоры известны из современной арктической области — Гренландии, Шпицбергена, Медвежьих о-вов, из восточной Канады и ряда штатов США; в СССР — из Донецкого бассейна, Урала, по Енисею; в З. Европе — из Норвегии, Шотландии, Ирландии, Чехии и Германии; из Австралии и, по всей вероятности, с Антарктического материка. Это указывает на значительное однообразие условий обитания этой флоры, а вместе с тем на значительную примитивность ее представителей, обусловливавшее громадное протяжение ареалов их распространения и отсутствие специализированных форм, приспособленных к узко ограниченным обитаниям.

В противоположность примитивной наземной растительности девонского периода каменноугольные отложения знакомят нас с чрезвычайно богатой и высокоорганизованной растительностью, пришедшей ей на смену. Характерной особенностью рассматриваемого периода является чрезвычайное однообразие растительности начала каменноугольного периода, распространенной почти по всему земному шару, от Шпицбергена, С. Америки и Европы до Австралии, и резкое различие в конце этого периода растительности северного полушария от растительности южного. Таким образом, здесь мы впервые встречаемся с существованием ботанико-географических областей, что представляет для исторической географии растений исключительный интерес.

Разработка в ряде стран земного шара залежей каменного угля, образованных мощными скоплениями остатков каменноугольных растений, не только помогла ознакомиться со всем богатством этой флоры, но и дала возможность установить ее географическое распространение и сделать выводы об условиях ее обитания. Морфологическое строение подземных частей каменноугольных деревьев с их распростертыми стигмариями говорит о произрастании этих растений на

[1] Здесь и далее обозначение «растительность» не всегда понимается в геоботаническом смысле, а обозначает совокупность растений.

влажной почве. Об этом же свидетельствует и анатомическое строение отростков стигмариев, а также корней каламитов, характеризующееся наличием воздушных полостей, — особенность, часто встречающаяся у водных растений. Строение же надземных органов растений, их папоротникообразный характер, отсутствие каких-либо приспособлений, защищающих от потери влаги, говорят о произрастании этих растений в условиях значительной влажности атмосферы.

По вопросу о климате каменноугольного периода, в особенности о его температурных условиях, взгляды ученых расходятся. Одни объясняют мощные скопления растительных остатков, превратившихся в дальнейшем в каменный уголь, наличием тропических условий обитания этой растительности с их ровным, теплым и влажным климатом. Об этом говорит и ряд особенностей в биологии каменноугольных растений, например, наличие лианных форм папоротников, как в современных тропических лесах, развитие и «цветов» и «плодов» не на ветвях, а на самых стволах, так называемая каулифлория, что имело место у сигиллярий, ботродендронов и других растений и обычно для современных тропических растений. Но особенно подтверждает отсутствие какой-либо смены времен года — теплого периода холодным или влажного сухим — ненахождение каких-либо следов колец утолщения в древесине растений, как, например, у кордаитовых, каламитов и др.

Полная однородность древесины каменноугольных растений говорит об отсутствии в областях их произрастания смены времен года и наличии ровных климатических условий, что в настоящее время имеет место в некоторых тропических странах. Таким образом, имеется основание предполагать, что характер накопления растительных отложений в каменноугольном периоде напоминал то, что происходит теперь в наших торфяных болотах. Разница заключалась в том, что каменноугольным болотам была свойственна не скудная растительность, как в настоящее время, а наоборот, пышная лесная растительность тропического характера. Подтверждением этого взгляда служит тот факт, что в современных тропических лесах имеются и сейчас болота именно такого типа, в которых, несмотря на высокую температуру, все же происходит отложение торфа.

Сторонники другого взгляда хотя и признают наличие в каменноугольный период теплого влажного климата, исключавшего смену холодных и теплых времен года, но отрицают тропический характер климата. Основанием для этого служит географическое расположение местонахождений каменного угля в северном полушарии вплоть до Шпицбергена и Гренландии еще на 81° с. ш. При этом интересно то обстоятельство, что растительность во всех местонахождениях каменного угля, от Шпицбергена и Гренландии и до Ю. Америки и Ю. Африки, в течение нижнего каменноугольного периода поразительно однообразна. Это вызвало необходимость допустить отсутствие в то время климатических зон и наличие одинакового климата на всем земном шаре.

Такому выводу противоречит ряд фактов, свидетельствующих о наличии во все моменты истории Земли климатических зон, хотя, быть может, и не столь резко выраженных, как в настоящее время. Помимо того, как сейчас установлено, возраст каменноугольных отложений становится более молодым по направлению с севера к экватору, что говорит о перемещении зоны образования каменноугольных отложений.

Все приведенные затруднения легко разрешаются, если допустить, согласно теории Вегенера, существование в каменноугольном периоде единой суши, являвшейся совокупностью всех — позже разошедших-

ся — современных материков. Тогда однообразие нижнекаменноугольной флоры не будет представлять собой что-либо невозможное. Расположение же каменноугольных отложений будет соответствовать зоне тогдашнего прохождения экватора и, следовательно, отвечать тропическим и субтропическим условиям их образования.

Но если нижнекаменноугольная флора свидетельствует об однообразии входивших в ее состав видов, имевших громадные ареалы распространения, наравне с которым, впрочем, существовали, согласно Готану (Gothan, 15), и более узко локализованные флоры, то в верхнем карбоне и начале пермского периода этот характер распределения флор резко меняется. В то время как в Европе и С. Америке до конца каменноугольного периода продолжала развиваться описанная выше флора, в южном полушарии эта тропическая флора сменяется значительно более бедной.

Эта флора, известная под названием «глоссоптериевой», в противоположность нижнекаменноугольной флоре с ее громадными лепидодендронами и сигиллариями, с ее древовидными крупнолистными папоротниками, отличалась наличием по большей части низкорослых, кустистых или травянистых форм с мелкими, плотными листьями. Для этой флоры особенно характерен род папоротников с очень своеобразным жилкованием листьев — Glossopteris, по имени которого эта флора и названа. Для древесины видов этой флоры характерно уже наличие колец утолщения, не оставляющих сомнения в существовании в зоне ее обитания климатической смены времен года, в то время как древесина растений Европы того же периода еще вполне однородна.

Указанные обстоятельства объясняются резким изменением климатических условий в южном полушарии в смысле снижения температуры. Геологические данные с несомненностью свидетельствуют о наличии в пермо-карбоне ледников, занимавших значительные пространства в Ю. Америке, Ю. Африке, Индии и Австралии. Это говорит, следовательно, о существовании в то время в южном полушарии ледникового периода.

Такое громадное распространение ледниковых явлений, которое при современном расположении материков должно было захватывать чуть ли не половину земного шара, переходя в Индии экватор и достигая почти тропика Рака, при наличии во многих местах в другой половине земного шара тропических условий, представляло собой совершенно неразрешимую загадку, которая, однако, также объясняется, если допустить сомкнутость всех указанных материков в единый материк — «Гондвану». Допуская, что в верхнем карбоне южный полюс находился в Ю. Африке, мы получаем область, подвергшуюся в каменноугольном периоде оледенению и по своим размерам соответствующую приблизительно области оледенения в четвертичном периоде в северном полушарии. Таким образом, глоссоптериевая флора представляет собой антарктическую флору того времени, когда арктической флоры, ей соответствующей, не существовало, так как при расположении южного полюса в Ю. Африке северный полюс должен был находиться в области Тихого океана, значительно дальше от берегов Европы и С. Америки, чем в настоящее время. Это обстоятельство объясняет возможность существования каменноугольной флоры вплоть до северных побережий этих материков и даже до отдаленных островов, как, например, Шпицберген.

Таким образом, в пермо-карбоне, т. е. на грани перехода каменноугольного периода в пермский, мы уже с несомненностью можем установить существование различных флористических и экологических областей, дифференцировка которых к концу пермского периода становится еще более выраженной. Для пермо-карбона можно наметить две основные области: северную, называемую Готаном применительно

к современному распределению материков — аркто-карбоновой, охватывавшую Европу, С. Азию и С. Америку, и область глоссоптериевой или гондванской флоры, лежащую в южном полушарии. Эти области в свою очередь могут быть подразделены на провинции, соответственно имевшейся разнице видового состава флоры в различных их частях, на чем мы здась останавливаться не можем.

В то время как растительность северной области до середины пермского периода продолжала сохранять описанный выше тропический или субтропический характер флоры прежнего видового состава, в южном полушарии верхнекарбоновая флора под влиянием перемены климатических условий претерпела значительные изменения в своем составе, в результате чего в связи с гондвандским оледенением и развилась глоссоптериевая флора. Связь ее с ледниковыми условиями климата с несомненностью устанавливается по находкам остатков этой флоры, лежащих непосредственно на моренах или зажатых между ледниковыми образованиями.

При последовавшем в дальнейшем, при переходе нижнего пермского периода (красный лежень) в верхний (цехштейн), перемещении материков на запад, что вызвало смещение полюсов к востоку, происходят новые изменения климата. В северном полушарии, в особенности в Европе, влажность климата значительно уменьшилась, что повлекло изменения в составе карбоновой флоры. В Гондване же эти изменения вызвали прекращение оледенения, вследствие чего на освободившейся от льда территории распространилась глоссоптериевая флора, что и дало толчок к дальнейшему ее развитию.

К этому же времени относится и возникновение мощных миграционных движений растительности, имевших значительно более сильный размах и охватывавших значительно бо́льшие территории, чем перемещения современной нам растительности после отступания четвертичных ледников.

Глоссоптериевая флора с Гондваны проникла в Европу через Индию и тропическую Африку и Азию, вступив в состязание не только с карбоновыми, но и с пермскими элементами их флоры — состязание, в котором она, очевидно, осталась победительницей, так как ее представители были найдены на севере СССР в устье Двины, а также в Швеции и Гренландии. И, таким образом, согласно предположению А. Н. Криштофовича (33), весьма вероятно, что север Азии в это время был местом столкновения вторгшейся с юга флоры Гондваны и двигавшейся с запада пермской флоры Европы. Как мы увидим дальше, в начале четвертичного периода будет происходить как раз обратное передвижение элементов азиатской флоры на запад, в область Европы, только что освободившейся от ледникового покрова.

Только области Ю.-В. Азии в то время сохраняли еще прежние черты своего климата и флоры. Здесь в области Китая карбоновая флора удерживалась дольше всего, и пермская флора развилась самостоятельно как естественный переход одной флоры в другую, а не под воздействием мигрирующих, чуждых элементов. Это спокойное развитие растительности было и здесь нарушено, вследствие того что в верхнепермском периоде, а местами и позднее, климат стал значительно суше.

А в это время в Европе и С. Азии обедневшая каменноугольная флора, утратившая часть влаголюбивых элементов, сменяется расцветом более ксерофитных своих элементов, в особенности образовывавших семена птеридоспермов и кордаитов, как более приспособленных к неблагоприятным временам года. В это же время появляется и ряд голосеменных, как, например, близкий к гинкго род Baiera и настоящие хвойные, представленные видами рода Walchia и других. Это зарождающиеся уже элементы будущей флоры, которая сменит угасающую

пермо-карбоновую флору и достигнет в юрском периоде своего апогея.

Эти процессы изменения и перемещения флор приводят к еще большей их географической дифференциации. Благодаря последней, согласно Криштофовичу, флористическую область, охватывавшую Европу, С. Америку, С. Азию, Ангариду и В. Азию, можно подразделить на следующие четыре провинции: 1) Европу, 2) Ангариду, 3) В. Азию и 4) С. Америку. Черты различия между ними выражаются в следующем: флора Ангариды содержит как европейские элементы, так и элементы глоссоптериевой флоры Гондваны с родом Gigantopteris, характерным для флоры Китая и Америки; для Китая общими с Европой являются главным образом лишь более древние типы, новые же типы сходны с С. Америкой; флора С. Америки имеет большое сходство с флорой Европы и отчасти с флорой Китая. По словам Криштофовича, совершенно ясно, что разница этих флор объясняется не разницей их возрастов, а «сложилась на почве климатических и эдафизических условий и дальнейших путей развития различных растительных комплексов, заложенных под различными влияниями и воздействиями и частью обогащенных мигрантами, преимущественно из недавно еще возникших групп».

Начавшееся в конце палеозоя увеличение сухости климата в северном полушарии продолжало прогрессировать и в начале мезозоя и достигло своего наибольшего проявления в течение триасового периода в связи с сильным отступанием морей и соответственным увеличением континентов. Вместе с этим продолжалось и дальнейшее развитие флоры в направлении все большего увеличения числа сухолюбивых элементов.

Разделение геологических периодов установлено главным образом на основе смены их животного населения, всегда несколько запаздывавшей по сравнению с изменениями, происходившими в составе растительности. Вследствие этого в отношении растительного мира начало мезозоя следовало бы отнести к концу палеозоя, так как уже в пермском периоде получают свое развитие элементы, делающиеся обычными в триасе.

Помимо многочисленных папоротникообразных и семенных папоротников, в это время сильно развиваются голосеменные, в особенности цикадовые и гинкговые. Из числа последних до наших дней сохранился в заповедных рощах Японии и Китая один, последний представитель гинкго — Ginkgo biloba, широко распространенный в верхнем триасе от Гренландии и Швеции до Индии, Ю. Африки, Австралии и Ю. Америки. Но в то время как в Европе преобладали папоротники и цикадовые, в Сибири господствовали хвойные и гинкговые, образуя род своеобразной тайги.

Несмотря на наличие многих космополитных родов, сравнение флор этого периода в разных странах свидетельствует о значительной разнице между ними. Растения флоры нижнего триаса в Центральной Европе обнаруживают ярко выраженное ксерофитное строение. Но в то время как в течение нижнего триаса в Европе все усиливалась сухость климата, вызывавшая изменение в ее флоре, в С.-В. Азии (Ангариде) и в особенности в В. Азии еще продолжалось спокойное развитие флор, сохранившихся от палеозоя. Но во второй половине триаса ксерофитные элементы проникают и сюда или развиваются здесь на месте, постепенно сглаживая различия в составе флор.

Резкая разница флористических областей северного и южного полушарий (Гондваны), указанная выше для пермо-карбона, стала постепенно исчезать вследствие, с одной стороны, вымирания палеозойских элементов Гондваны, а с другой стороны — обмена элементами флор между ней и Ангаридой. Эти миграции видов, представ-

ляющие исключительный интерес для понимания соотношения видов в современных флорах, простирались в то время на громадные пространства. Согласно данным Криштофовича (33), расселение растений на территориях протяжением в 8000—9000 км происходило в относительно короткий, с геологической точки зрения, срок — меньше чем в течение одной эпохи. Так, еще в перми миграции родов флоры Гондваны достигали Двины (Glossopteris), Печоры (Rhipidopsis) и Ангариды (Naeggerathiopsis, Phyllotheca), а в триасе один из видов рода Schizoneura достигает Ферганы, а ряд других его видов распространяется в Европе. В это же время — в нижнем триасе — ксерофитное плауновое Pleuromeia, передвигаясь, повидимому, из Европы, достигает уже В. Азии. Эти мигранты вместе с получившими преобладание местными ксерофитными элементами положили основание тому однообразному составу флор, который охватил поверхность всей суши во время юрского периода, не подвергаясь существенным изменениям в течение продолжительного времени.

Юрская растительность характеризуется еще почти полным отсутствием родов, образующих современную флору, но факты, все более и более накапливающиеся в последнее время, позволяют предполагать, что уже в то время впервые появились покрытосеменные растения, составляющие главную массу современной растительности.

Юрские ископаемые растения представлены хвощами, по своим размерам занимающими среднее место между крупными триасовыми и современными формами, а также мелкими, за немногими исключениями, приближающимися к современным плауновым, многочисленными папоротниками с большим количеством древовидных форм. Но все эти группы растений, достигшие в палеозое наибольшего своего расцвета, в мезозое находились уже в состоянии регресса, который продолжается и до наших дней. Господствующей группой в мезозое являются голосеменные растения — гинкговые, цикадовые, игравшие в то время в составе растительности такую же роль, как в наше время двудольные. Немногие роды гинкговых и цикадовых, встречающиеся теперь в некоторых тропических и субтропических странах северного и южного полушарий, являются прямыми вымирающими потомками форм, имевших в триасе и юре повсеместное распространение.

Эта юрская флора покрывала однообразным покровом земную поверхность, сохраняя тот же состав на территориях громадного протяжения, в настоящее время резко различающихся по своим климатическим условиям и растительности. Наличие этой флоры установлено не только в Европе, Азии и С. Америке, но даже и на Антарктическом материке. Здесь на земле Грехэма (Graham Land) на 63°15′ ю. ш., где в настоящее время, помимо мхов и лишайников, растут лишь два травянистых цветковых растения, были найдены в юрских отложениях ископаемые остатки различных видов растений, из числа которых 25 видов должны быть отнесены к папоротникообразным, по всей вероятности, семенным папоротникам (птеридоспермам), 19 — к цикадовым и 13 — к хвойным. На растениях, найденных по окраинам страны, покрытой сейчас почти на всем своем протяжении ледником, и оказавшихся тождественными росшим в то же время в Индии, Англии, С. Америке, не обнаруживается никакого влияния близости южного полюса к месту их произрастания. Это обстоятельство свидетельствует о том, что в то время Антарктический материк был иначе расположен по отношению к южному полюсу.

К концу первой половины следующего — мелового — периода происходят изменения как в конфигурации материков, так и в условиях климата. И те и другие связаны с наибольшей трансгрессией моря из когда-либо имевших место за все время истории Земли. Средиземное

море затопило всю Северную и Восточную Африку до Сахары включительно; Ю. Европа и Азия, так же как и острова Малайского архипелага и значительная часть Австралии, были покрыты морем; тихоокеанское побережье и южная оконечность Америки были затоплены, и море вдавалось в глубь восточного побережья Ю. Америки.

Эта трансгрессия моря, затопившая громадные поверхности суши и уничтожившая покрывавшую их растительность, и послужила, весьма вероятно, толчком к тому резкому изменению растительного мира, которое произошло в течение мелового периода. Территории, освобождавшиеся из-под моря, давали возможность проникавшим на них растениям, благодаря полному отсутствию конкуренции, быстро развиваться, что и способствовало дальнейшему формообразованию.

Когда появились покрытосеменные — до сих пор неизвестно. Мы уже видели, что в юрском периоде, предшествующем меловому, существовали группы растений, которым была присуща «покрытосемянность», т. е. замкнутость семени внутри сростной завязи. И хотя настоящие покрытосеменные юрского периода пока неизвестны, но тем не менее мы должны предположить, что первые их представители в это время уже существовали. Основанием для этого служит внезапное появление в отложениях нижнего мела высокоорганизованных как двудольных, так и однодольных.

Изумительный факт такого быстрого развития вновь возникшего типа растений и вытеснение им прежних обитателей земли до сих пор не может считаться объясненным. Очень удачная гипотеза причины этого явления принадлежит М. И. Голенкину (27), изложившему ее в своей работе под заглавием «Победители в борьбе за существование».

Ни покрытосемянность, ни приспособление к опылению при содействии насекомых, присущее главным образом покрытосеменным, не могли обусловить победного распространения этих последних. Голенкин считает, что условием для этого явилось наличие у покрытосеменных приспособленности к яркому, незащищенному солнцу. Эта световыносливость, а в то же время и сухоустойчивость отсутствуют у папоротников, саговниковых и древних хвойных. Этим и объясняется их господство в составе населявшей землю растительности вплоть до середины мелового периода, так как до этого времени климат Земли характеризовался большей влажностью воздуха и менее интенсивным освещением.

Наблюдения над современной растительностью указывают, что покрытосеменные вполне приспособлены к существующим сейчас условиям климата, в то время как для папоротников и древних голосеменных они являются неблагоприятными. Этот процесс эволюции растительности в меловом периоде должен был, несмотря на значительное ее однообразие, установившееся к концу периода, несомненно, привести к формированию ботанико-географических провинций.

Меловой период представляет собой пока последнюю эру истории земли, в течение которой произошла резкая смена одной флоры другой, в эволюционном отношении стоящей выше. В дальнейшем все изменения третичной растительности сводятся, главным образом, к географическим перемещениям, а с наступлением четвертичного периода — и к сильному сокращению ареалов многих видов или вымиранию последних.

С этого момента начинается и история современных покрытосеменных флор, которой и посвящены нижеследующие главы.

Карело-Финская База Академии Наук СССР БИБЛИОТЕКА

ГЛАВА II

ИСТОРИЯ ПАЛЕОТРОПИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ АЗИИ

Для понимания истории развития современных флор необходимо иметь в качестве отправного пункта конкретное представление о третичной флоре, видоизменениями которой и являются флоры, покрывающие земной шар в современный период. Это представление нам, конечно, дает изучение ископаемых остатков третичной флоры, по которым мы до известной степени можем наметить основные черты ее прежнего облика. Но эти данные чересчур фрагментарны и случайны, чтобы можно было восстановить картину сочетаний третичной растительности во всей ее полноте. Этой цели можно достигнуть, найдя в составе современных флор такие, которые относительно полно сохранили свои третичные черты и свой третичный состав. Такие флоры существуют — это тропические флоры, сопоставление с которыми и явится тем критерием, который поможет уяснить изменения, происшедшие в характере остальных флор земного шара.

Под тропическими флорами мы понимаем флоры, расположенные по обе стороны от экватора между тропиками Рака и Козерога, в некоторых местах выступающие за их пределы к северу и югу. Для утверждения, что эти флоры представляют собой третичные флоры, сохранившиеся до настоящего времени, мы имеем данные, вытекающие из изучения как их современного, так и ископаемого состава.

Но необходимо иметь в виду, что и сами тропические флоры не однородны; это связано с изменением климата, имевшим место если и не во всех, то во многих областях тропиков и в основном выразившимся в уменьшении влажности климата. В результате мы можем в пределах тропиков различать растительность, сложенную флорами нескольких типов. Первый из них — вечнозеленые леса, произрастающие в областях с большим количеством осадков, достигающих не менее 1500 мм в год и распределенных равномерно в течение всего года. Второй, также лесной, тип приурочен к областям с периодически выпадающими осадками — одним-двумя периодами дождей, причем в промежуточные засушливые периоды часть древесной растительности теряет листья. Третий тип представлен растительностью саванн, и, наконец, четвертый — растительностью тропических пустынь.

Пустынные флоры, несомненно, существовали уже в третичное время и являлись также исходными для флор современных пустынь — мы в дальнейшем остановимся на этом более подробно. Из флор лесного типа более других сохранили третичный характер вечнозеленые леса наиболее влажных областей земного шара. На них мы прежде всего и остановим наше внимание.

Для этих лесов характерны грандиозность и мощность растительности при чрезвычайном разнообразии видового состава, не образующем сплошных массивов, что наблюдается в лесах умеренной области, а растущих единичными экземплярами в сочетании с большим количеством представителей других видов. Можно сказать, что лесная растительность влажных тропиков характеризуется богатством видов, но бедностью числа индивидуумов, которыми представлен каждый из них, тогда как леса умеренных флор характеризуются, как раз наоборот, громадным количеством индивидуумов одного и того же вида и бедностью видового состава.

Благоприятные температурные условия, равномерность и обилие осадков создают оптимальные условия для произрастания растительности, чем, очевидно, и обусловливается совместное произрастание большого количества видов, несмотря на конкуренцию их друг с другом.

Для двух областей земного шара особенно характерно наличие такой богатой флоры: во-первых, в восточном полушарии — Малезия, образованная совокупностью Малайского п-ова и островов Индийского и прилегающей части Тихого океанов, и, во-вторых, в западном полушарии — тропическая Ю. Америка. Флора первой из них заключает около 40 000—45 000 видов, второй — не менее 40 000 видов. Такого богатства не достигает ни одна из других флор земного шара.

Уже эти особенности указанных тропических флор говорят о том, что их развитие протекало без тех потрясений, которым подверглись флоры умеренных и арктических областей. Но, несмотря на эту относительную неизменность, и эти флоры находились в состоянии непрекращающегося исторического развития. Изучение последнего дает нам еще бо́льшую уверенность в третичном характере этих тропических лесов.

Малезия

Под Малезией [термин этот предложен еще в 1857 г. Цоллингером (Zollinger)] мы будем в биогеографическом смысле понимать всю совокупность островов, лежащих между Азией и Австралией, начиная от относимого к ней Малайского п-ова, к югу от 7° с. ш., и Филиппинских о-вов на севере и до Новой Гвинеи включительно на юге (Steenis, 37). Все большие острова, лежащие в пределах этих границ, связаны друг с другом множеством мелких островов, представляя собой, таким образом, как бы единое целое.

Характерно, что северная группа островов — Суматра, Ява, Борнео — отделяются друг от друга и от Азиатского материка мелким морем. Такое же мелкое море отделяет Новую Гвинею и прилегающие острова от Австралии. Таким образом, мы имеем два шельфа — азиатский и австралийский. Глубины же моря между ними достигают значительных величин.

Уоллес (Wallace, 68), один из первых ученых, давший естественно-историческое описание природы этого архипелага островов, указал на отличие западной и восточной его частей, выражающееся также в характере флоры и фауны. Проведенная им линия, разделявшая эти две части Малезии, была названа Гекели «линией Уоллеса». В это в дальнейшем были внесены изменения, на чем мы ниже еще остановимся.

Это обстоятельство, а также систематический состав флоры и фауны этих двух частей Малезии с несомненностью говорят о том, что ее западная часть, состоящая из островов Малайского архипелага и Филиппин, составляла некогда единое целое с тропической Азией, южная оконечность которой — Малайский п-ов — сейчас включается в состав Малезии. Восточная же группа островов, прилегающая к Австралии, была некогда связана с последней, образуя единый материк.

Несмотря на резкое различие этих частей Малезии по флоре и фауне, обусловленное чисто историческими причинами — отсутствием материковой связи друг с другом, климатические и другие физико-гео-

графические условия совершенно не представляют такого контраста, а являются более или менее однородными.

Почти для всей этой области характерен ровный, жаркий и очень влажный климат, благодаря чему Малайский п-ов и острова в своих нижних поясах, за немногими исключениями, покрыты роскошной тропической и лесной растительностью.

Отсутствие каких-либо резких климатических изменений уже начиная с третичного периода способствовало беспрепятственному развитию растительности. Этому обстоятельству рассматриваемая флора и обязана своим богатством видового состава.

Палеоботанические данные и элементы современной флоры островов Малезии

О третичном характере флоры Малезии мы в настоящее время можем судить по ряду палеоботанических данных, позволяющих разобраться в истории этой флоры.

При исследовании отложений плиоценового или, быть может, самого начала четвертичного периода на о. Ява, близ Тринила, лежащих на высоте 65 м над уровнем моря и знаменитых тем, что в них были найдены остатки предка человека — питекантропа, были обнаружены растительные ископаемые остатки. Эти остатки состояли из многочисленных листьев, а также древесины, заключенных в вулканических туфах и находящихся в хорошей сохранности. Это дало возможность Шустеру (Schuster, 11) бесспорно определить 51 вид растений. Все эти виды произрастают и в настоящее время, входя в состав современной палеотропической флоры; при этом 32 из них, или 62,7%, растут и сейчас на Яве, а 10 видов, или 19,6% входят и в данный момент в состав лесов Тринила, где они были найдены в ископаемом состоянии.

Оценивая эти виды с точки зрения их общего распространения, мы находим, что 29 из них, или 56,8%, центром своего распространения имеют Индо-Малайскую область (6 из них встречаются только на островах Малайского архипелага, а 23 также и в Индии), 14 видов, или 27,6%, распространены от Индии до Новой Каледонии, 5 видов, или 9,8%, имеют восточной границей своего распространения Филиппины, а 3 вида, или 5,8% — Целебес. Только один из этих видов растет сейчас также и в Австралии.

Большинство из найденных в Триниле видов имеет в настоящее время наибольшее распространение в северной части Малезии. Согласно Шустеру, ботаник, который направился бы из Новой Каледонии на сезер через Новую Гвинею, Целебес, Филиппины, Борнео, Яву и Суматру и оттуда достиг материка в пределах Индии, по мере приближения к Гималаям встречал бы все больше и больше видов, найденных в ископаемом состоянии в Триниле. Только один вид — Polyscias pinnata — сопровождал бы его от Австралии (Новый Южный Уэльс) до Явы.

Смешанный характер ископаемой флоры свидетельствует о том, что повторявшееся несколько раз и достигшее апогея в плиоцене поднятие соединяло все острова этого архипелага в единую сушу, что обусловливало возможность расселения видов, шедшего, повидимому, с материка Азии на юг, но несомненно также и из малайского центра на север. Начавшийся к концу плиоцена и в начале четвертичного периода распад этой суши на отдельные острова, вследствие нового ее опускания, и отделения их от Индии привели к тому, что не все виды при своей миграции на юг и восток успели достигнуть одних и тех же пределов. Так, например, фикусы — Ficus infectoria и F. retusa — распространены от Индии до Новой Гвинеи, F. indica достигает восточной

границы своего распространения на Филиппинах; унона (Unona discolo), распространенная совместно с видами фикуса в Ассаме, доходит до Целебеса; пределом распространения калины (Viburnum coriaceum) является Ява.

Разнообразие этих ботанико-географических взаимоотношений очень хорошо показано ван-Стеенисом в работе, посвященной южной Суматре (Steenis, 33). Им приведены списки родов и видов, известных в Ю. Азии: 1) дошедших до Суматры, 2) дошедших до Суматры и Борнео, но отсутствующих уже на Яве, 3) дошедших до Суматры и Явы, но отсутствующих на Борнео, 4) распространенных в Ю. Азии (Бирма) и на Яве с прилегающими мелкими островами, но отсутствующих на Суматре и Борнео. Эта разница в распространении видов обусловливается не только историческими причинами — разновременным отделением островов, но и экологическими условиями последних. Горные и низинные виды, виды наиболее влажных условий обитаний и пр. не могли, конечно, иметь совершенно тождественные ареалы, поскольку климатические условия островов Малезии не идентичны.

С геологическими изменениями связано большей частью и происхождение эндемичных видов островов, возникших благодаря тому, что ранее широко распространенный вид разбился, вследствие изоляции, на ряд викарных видов.

Установленная находками на Яве идентичность третичной и современной флор, на которую указывал еще в 1854 г. первый исследователь ископаемой флоры Малезии Гепперт (Goeppert), подтверждается и другими находками не только листьев, но и древесин. Так, Крейзель (Kräusel, 22, 26) дал новые определения ископаемых древесинам с Явы, в свое время неправильно описанным Геппертом, и в свою очередь описал окаменелый ствол найденного на Яве дерева и его анатомическое строение, причем отнес все эти древесины к характерному для современной палеотропической флоры семейству Dipterocarpaceae. Ископаемые древесины видов этого семейства были найдены, помимо Явы, на Суматре и в Бирме. Это обстоятельство указывает на то, что данное семейство уже в третичном периоде играло во флоре этой области такую же роль, как и в настоящее время, что дает еще одно подтверждение того, что эта флора с третичного периода по настоящее время подвергалась относительно незначительным изменениям.

Об этом же говорят и ископаемые листья из миоценовых и плиоценовых отложений южной части Суматры, близ Палембанга, исследованные тем же автором (Kräusel, 29). Ткань этих листьев настолько сохранилась, что можно было ее мацерировать и изучать анатомическое строение. Определенные виды оказались относящимися к родам, которые и в настоящее время образуют лесные ценозы Суматры: к папоротникам, пандануса м, пальмам, ароидным и ряду двудольных.

Среди ископаемых листьев из более молодого, плиоценового местонахождения на Суматре оказался ряд видов, совершенно тождественных или чрезвычайно близких (материал недостаточен для полного определения) к живущим в данное время в районе исследованных отложений. Таблица, помещенная на стр. 22, иллюстрирует результаты этих исследований.

На основании результатов этих исследований автор с полной уверенностью считает, что сочетание видов, образующих леса южной Суматры, со времени верхнего миоцена не подверглось значительным изменениям, а, следовательно, и климат оставался более или менее одинаковым.

Тот же автор (Kräusel, 23) описал плод пальмы нипы (Nipadites borneensis) из нижнетретичных отложений о. Борнео, чрезвычайно близкий к плодам современной Nipa fruticans. Род Nipa, к которому

мы еще не раз вернемся, представляет собой изолированный филогенетический древний тип пальмы. Эта пальма растет в настоящее время по берегам рек на Цейлоне, в Индии, на Филиппинах, на островах Малайского архипелага, на Новой Гвинее и в тропических районах Австралии. Нахождение ее ископаемого плода на Борнео, т. е. в пределах современного ареала, указывает на произрастание этой пальмы в местах теперешних ее обитаний уже с третичного периода.

Название вида	Местонахождение ископаемого: Третичные отложения окрестностей Палембанга на Суматре		Отношение к видам современной флоры Малайского архипелага
	верхний миоцен	плиоцен	
Polypodium quercifolium	+	—	Тождествен современному того же названия; распространен повсеместно на Малайском архипелаге как эпифит
Meniscium prolifera	—	+	Тождествен современному того же названия; распространен по всей тропической Азии, в особенности в Малезии, от Индии до Формозы, Филиппин, Явы, Суматры, Целебеса и Новой Каледонии, а также в Ю. Китае, в С. Австралии и в тропической Африке. Лиана тропических лесов
Pandanus helicapus		+	Тождествен современному того же названия. Растет на Суматре
Palmae (обломки листьев, не позволяющие дать точное определение).	—	+	Один из листьев очень близок к Zalacca edulis, растущей на о-вах Малайского архипелага
Araceophyllum Engleri	+	—	Близки к индо-малайским видам Pothos (Araceae): P. iovatifolius, Rumphia, Seemannia и др.
Araceophyllum Tobleri	—	+	Совершенно совпадает по строению листьев с индо-малайским видом Rhaphid phora Wrayi (Малезия).
Ficus cf. Kurzii	+		Близок к найденному на Яве и определенному как F. Kurzii; близок к современным F. indica и F. retusa
Mayogynophyllum paucinervium	+		Близок к современному Mayogyne paucinervia, растущему на Филиппинах
Laurophyllum minimum		+	Близок к Crytocarya lucida (Lauraceae) с Филиппин
Calophyllum Nathorstii	—	+	Близок в особенности к Calophyllum polyanthum из Индии
Dipterocarpaceophyllum	—	+	Особенно близок к видам Balanocarpus, например, B. cajavanensis (Филиппины)
Myrtophyllum eugenioides	—	+	Очень близок к Eugenia jambolana (Филиппины) и E. jamboloides

В отношении о. Борнео Беккари (Beccari, III, 86) приходит, на основании изучения семейства Bombaceae (триба Durioneae), к таким же выводам о древности этой флоры. Он считает, что это одно из немногих мест земного шара, где сохранилась исходная тропическая

флора, по всей вероятности, еще с миоцена. Эти ботанические выводы вполне согласуются с данными геологии.

Постумус (Posthumus, 31) в сводной работе о палеоботанических исследованиях в Нидерландской Индии приводит список 52 видов, относящихся к 39 родам и сейчас произрастающих в тропической Азии.

На Филиппинах мы можем тоже констатировать полную преемственность растительности уже с третичного периода. Ископаемая растительность Филиппин, в связи с историей их современной флоры, была детально исследована Дикерсоном, посвятившим им ряд работ (Dickerson, 22, 23, 24, 24a), и Мерриллом (Merrill, 23, 26). Филиппины представляют собой архипелаг многочисленных островов, лежащих между 5° и 20° с. ш. Наиболее крупными из островов этого архипелага являются Лусон, Минданао и Палаун. К северу от Филиппинских о-вов находятся Формоза и Японские о-ва, к югу — Борнео и Целебес.

Согласно имеющимся геологическим данным, Филиппинский архипелаг подвергался сильным географическим изменениям. Имеются данные о связи о. Лусон с Формозой, прекратившейся в первой половине третичного периода, и с Борнео через посредство островов Каламиан, Палаван и Балабак на севере и архипелага Сулу на юге, продолжавшейся значительно дольше. Помимо того, Филиппинский архипелаг соединялся с Целебесом и Молуккскими о-вами, а также с Новой Гвинеей. Это и обусловило сочетание элементов современной флоры.

Флора Филиппин, по данным Меррилла (Merrill, 26), состоит из 7620 видов (не считая 500 интродуцированных видов), из которых 5532 вида, т. е. 76,5%, являются эндемичными. Такой высокий процент эндемизма указывает на давность изоляции островов.

Обратимся теперь к характеристике растительности Филиппин. Нижние и средние пояса возвышенностей Филиппин покрыты тропическими лесами того же типа, который является характерным и для других частей западной Малезии.

На неизменность этой тропической флоры с третичного периода указывают великолепно сохранившиеся отпечатки листьев, найденные в туфах, приуроченных к коралловым известнякам на возвышенности Сагада (Sagada) на севере о. Лусон. По определению Меррилла почти все эти листья относятся к видам,[1] произрастающим и в настоящее время на Филиппинах в нижнем и в среднем поясах, поднимаясь до 800 м над уровнем моря. Очевидно, эта местность поднялась уже после того, как она была покрыта тропическими лесами, которые вследствие этого в верхнем поясе возвышенности в дальнейшем исчезли. Это поднятие относят к плиоцену.

Растительность, покрывающая возвышенности, находящиеся в северной части о. Лусона и достигающие 1500 м над уровнем моря, резко отличается от тропической. По мере подъема на них тропические лиственные леса, тропические культуры — банан, кокосовая пальма, бамбуки — исчезают; их сменяют сосновые леса из Pinus insularis, кустарники и яркая травянистая растительность. Растительность образована родами, характерными для внетропических областей, — получается впечатление как бы перехода от тропической к умеренной области.

Согласно произведенному Мерриллом анализу горной флоры (Merrill, 26; Dickerson, 23), входящие в ее состав хорошо представленные семейства характерны для умеренной области, тогда как чисто тропические семейства развиты слабо или совсем не представлены. Так,

[1] Shorea polysperma и Guiso, Anisoptera thurifera (Dipterocarpaceae); Beilschmiedia cairocan, Phoebe sterculoides (Lauraceae); Calophyllum Blancoi (Guttiferae) и др.

например, из семейства Dipterocarpaceae, доминирующего в лесах нижней и средней зон Филиппин и представленного здесь 9 родами и 50 видами, на возвышенном плато не растет ни одного вида. Всего на плато отсутствует 24 наиболее характерных тропических семейства, но зато здесь имеется 17 семейств умеренной флоры.[1]

Те же соотношения характерны и для родов. Общее число последних исчисляется в 70, причем бо́льшая часть их характерна для умеренной области.[2] Лишь незначительная часть этих родов представлена и в других местах Филиппин, но здесь она достигла наибольшего развития.[3]

Что касается видового состава, то из 500 видов, образующих эту флору, около 350, или 70%, являются эндемичными для Филиппин, тогда как остальные 30% найдены на возвышенностях этого архипелага, главным образом в Индии, Китае, Японии и на Формозе; немногие доходят до Целебеса и Тимора. Эта многочисленность эндемичных видов и наличие не менее 6 эндемичных родов указывают на давность изоляции этой флоры.

На вопрос, каково же происхождение этой флоры умеренного типа, находящейся в самом центре тропической зоны земного шара, может быть лишь один ответ — она является дериватом высокогорной флоры В. Азии, а эти возвышенности Лусона являлись некогда восточной оконечностью горных систем Китая. Многие из этих видов северного Лусона растут в Китае, Японии, на островах Рю-кю и в особенности на Формозе. Эти местонахождения представляют собой конечные восточные точки распространения китайской горной флоры, продолжением которой на запад является флора Гималаев.

Горы Лусона образовались и достигли высоты 900—1500 м самое позднее в начале миоцена. Основываясь на этом, Меррилл относит появление указанной флоры на Лусоне к олигоцену или нижнему миоцену, когда возвышенности Китая были связаны с поднятиями Филиппинских островов и Формозы, составлявших с ними единое целое. Эта связь нарушилась уже в первой половине третичного периода, и флоры Формозы и Филиппин были изолированы как друг от друга, так и от Азиатского материка.

Таким образом, мы не можем не притти к выводу, что эта китайско-гималайская горная флора продолжает с первой половины третичного периода непрерывно существовать на Филиппинах и Формозе, будучи лишена по климатическим условиям возможности спуститься ниже 1200 м над уровнем моря. Этот вывод чрезвычайно важен для понимания истории горной флоры В. Азии и Гималаев и ее дальнейшего развития; позже мы к нему вернемся.

Необходимо отметить, что влияние ледникового периода на Филиппинах, очевидно, было незначительно, так как установленное существование коралловых рифов на разных горизонтах плейстоценовых отложений указывает на наличие теплых морских вод в течение всего этого периода.

Растительность того же умеренного типа имеется и на возвышенностях о. Минданао, являясь, очевидно, также реликтом флоры горного кряжа, тянувшегося некогда (в миоцене) с о. Лусона до Целебеса.

Обращаясь к анализу элементов флоры Филиппин, мы можем кон-

[1] Pinaceae, Gramineae, Cyperaceae, Juncaceae, Liliaceae, Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Berberidaceae, Saxifragaceae, Rosaceae, Violaceae, Ericaceae, Primulaceae, Gentianaceae, Labiatae, Scrophulariaceae и Compositae.

[2] Agrostis, Bromus, Poa, Luzula, Lilium, Anemone, Ranunculus, Thalictrum, Berberis, Fragaria, Rosa, Vitis, Daphne, Epilobium, Veronica, Gallium, Aster, Cirsium, Solidago и др.

[3] Carex, Juncus, Rubus, Hypericum, Viola, Vaccinium, Rhododendron, Lysimahia, Gentiana, Ajuga, Salvia, Gnaphalium, Artemisia и др.

статировать преобладающий малезийский их характер. Количественно меньше представлены упомянутые выше азиатские, а также и австралийские элементы. Помимо того, имеются немногочисленные широко распространенные элементы, указывающие на существовавшие отдаленные связи с Новой Каледонией, Новой Зеландией, Гавайскими о-вами и о-вами Таити на юге и востоке и с тропической Африкой на западе.

История нахождения этих элементов на Филиппинах расшифрована Мерриллом в ряде исследований, данные которых приведены им в IV томе его «Флоры Филиппин» (Merrill, 26). Его выводы, согласованные с данными геологии и зоогеографии, сводятся к следующему.

1. Малезия как целое, включая и Филиппины в меловом периоде, составляла часть Азиатско-австралийского материка. К этому времени относятся малезийские элементы флоры Филиппин, представленные родами, широко распространенными в Малезии.

2. В конце мелового периода или в эоцене этот материк распался, Австралия навсегда отделилась от Азии, а Филиппины превратились в архипелаг островов, временами вступавших в соединение между собой и с другими прилегающими островами, а именно с Формозой на севере, с Борнео на юго-западе, с Целебесом и Молуккскими о-вами на юге и через их посредство — с Новой Гвинеей.

3. Соединение Филиппин и Формозы, а через посредство последней и с Ю.-В. Азией оборвалось в первой половине третичного периода и более не возобновлялось.[1] На это указывает большая разница во флоре и фауне этих островов, а также и то обстоятельство, что австралийские и малезийские типы, представленные на Филиппинах, отсутствуют на Формозе. Имеющиеся в составе флоры Формозы малезийские элементы проникли через Индо-Китай, в южный Китай, во флоре которого они широко представлены.

4. Наличие в составе флоры Филиппин 34 азиатских родов, отсутствующих в остальной части Малезии, указывает на существование уже упомянутой связи их с Азией в начале третичного периода.[2] Другой путь из Азии, существовавший с перерывами еще в течение всего плейстоцена, шел через Малайский п-ов — Суматру.[3]

5. Флора Филиппин носит в основном малезийский характер с преобладанием западномалезийских элементов. На это указывает тот факт, что из 356 родов западной Малезии, отсутствующих в восточной Малезии, 280, или почти 61%, имеются на Филиппинах, тогда как из 225 родов восточной Малезии, не распространенных в западной ее части, только 56, или около 25%, достигли Филиппин.

6. Связи Филиппин с другими частями Малезии с конца мелового

[1] Из 1185 родов флоры Формозы не менее 265 не представлены на Филиппинах, в том числе: Abies, Chamaecyparis, Cunninghamia, Juniperus, Libocedrus, Picea, Pseudotsuga, Tsuga, Trillium, Aira, Alopecurus, Astragalus, Lotus, Vicia, Agrimonia, Cotoneaster, Malus, Pirus, Potentilla, Sanguisorba, Sorbus, Spiraea, Ribes, Saxifraga, Circaea-Angelica, Apium, Bupleurum, Pimpinella, Peucedanum, Hedera, Cornus, Abelia, Valeriana, Petasites, Taraxacum, Pyrola, Monotropa, Primula, Aconitum, Nuphar, Corydalis, Arabis, Dianthus, Silene, Cuscuta, Paulownia, Pedicularis, Orobanche, Glechoma, Lamium, Brunella, Asarum, Humulus, Ulmus, Juglans, Alnus, Carpinus, Corylus, Fagus и др.

[2] Anthoxanthum, Lilium, Liriope, Saururus, Thesium, Arenaria, Sedum, Deutzia, Sycopsis, Rosa, Skimmia, Buxus, Pistacia, Litchi, Acanthopanax, Androsace, Hoppea, Salvia, Bythophyton, Ellisiophyllum, Hemiphragme, Peracarpa, Aster, Solidago, Anisopappus, Artemisia, Senecio (за исключением секции Emilia); помимо этих распространенных в горах, главным образом на о. Лусон, еще роды нижней зоны — Stixis, Allaeanthus, Kingiodendron, Trichadenia, Symphorema, Litchi, Gleditschia.

[3] Азиатские роды, представленные на островах Зондского архипелага, но отсутствующие на Филиппинах, следующие: Primula, Potentilla, Hierochloë, Avena, Gymnopogon, Festuca, Neillia, Alchemilla, Agrimonia, Pimpinella, Styrax, Lithospermum, Valeriana.

периода, т. е. с момента превращения их в архипелаг островов, носили характер узких соединений. Наиболее позднее из этих соединений связывало Филиппины с Борнео, но во всяком случае уже в плейстоцене оно было нарушено.

7. Австралийские типы более многочисленны во флоре Филиппин, чем в западной Малезии, что объясняется геологической историей зоны промежуточных островов, лежащих между западной и восточной Малезией.

Продолжая дальше рассмотрение растительности островов Малезии, мы можем остановиться на Пальмовых о-вах (Miangas). Они лежат на 5°33′ с. ш. и образуют наиболее северное звено в архипелаге островов Талауды, находящемся между Филиппинами, к югу от о. Минданао, и Целебесом. Согласно исследованиям Лама (Lam, 32), аборигенная растительность этих островов почти совершенно уничтожена. Он мог привести лишь 73 дикорастущих вида, из которых бо́льшая часть имеет широкий пантропический или же охватывающий весь Малайский архипелаг ареал, что указывает на возможность заносного их характера. Только 11 видов имеют характерные, ограниченные ареалы, дающие возможность судить о происхождении аборигенной флоры островов.

Несмотря на незначительное количество этих видов, мы все же можем совершенно ясно установить направление их ареалов, связывающее Филиппины с Целебесом и Новой Гвинеей, т. е. с островами восточной части Малезии, а также свидетельствующее о пути, по которому проникли в Филиппины австралийские элементы их флоры.

Наибольший интерес для истории флоры восточной Малезии представляет Новая Гвинея, флора которой была довольно детально исследована рядом ботаников.

Новая Гвинея лежит между экватором и 10° ю. ш., лишь незначительно простираясь от него к югу, и является типично тропическим островом. Соответственно этому бо́льшая его часть покрыта тропическими лесами дождевой зоны. Лишь в немногих местах, преимущественно в южной части острова с более засушливыми климатическими условиями, эти леса сменяются растительностью типа саванн, сходной с растительностью западной части Северного Квинсленда в Австралии, характеризующейся таким же количеством осадков.

Флора Новой Гвинеи, согласно сводке Лама (Lam, 34), образована 834 родами, включающими 6872 вида, причем эндемичных видов автор насчитывает 4614. Это дает право выделить Новую Гвинею и прилегающие острова в особую провинцию папуасской флоры. Географически флора Новой Гвинеи подразделяется тем же автором на 4 группы. Первая из них, наиболее многочисленная, образована азиатскими и малезийскими видами, восточной границей распространения которых является Новая Гвинея; ко второй группе относятся полинезийские элементы, для которых Новая Гвинея является западной границей распространения; третья группа представлена антарктическими элементами, ареалы которых в большинстве случаев продолжаются в Ю. Америке, и, наконец, четвертая группа — австралийских элементов, северным пределом распространения которых является Новая Гвинея.

Эти группы элементов отражают различные этапы в истории развития флоры Новой Гвинеи. Решающий вывод об их исторической последовательности может быть сделан на основании оценки эндемичных элементов в отношении их древности и систематических взаимоотношений.

Лам, сопоставляя эндемизм Новой Гвинеи с эндемизмом о. Борнео, хотя и имеющего иные геологические связи, но почти равного ей по занимаемой площади, приходит к заключению о значительно более молодом возрасте эндемиков Новой Гвинеи.

Это вытекает, во-первых, из почти вдвое более сильно развитого видового эндемизма — на Новой Гвинее 84,7%, а на Борнео 49,0% — что указывает на более молодой возраст видов, продолжающих еще находиться в стадии формообразовательных процессов; во-вторых, из наличия тесных связей с родственными родами и видами и, следовательно, отсутствия систематической изоляции, что характерно для неоэндемичных видов.

Вследствие этого надо принять, что эндемичные элементы Новой Гвинеи носят неоэндемичный характер, что процесс их дифференциации начался лишь после изоляции этого острова от материковых масс. Таким образом, Новая Гвинея лишь в относительно недавнее время сделалась центром расселения видов, на что уже указывали и другие авторы [Копеланд, Шлехтер (Copeland, Schlechter) и др.]

Остановимся теперь на связях флоры Новой Гвинеи с прилегающими флорами — флорами западной Малезии, Австралии и Полинезии. Мы имеем возможность это сделать прежде всего на основе ряда работ, посвященных анализу флоры Новой Гвинеи. Из них наиболее крупной является ботанико-географическое исследование папуасской флоры, принадлежащее Варбургу (Warburg, 91). В результате его экспедиции на Новую Гвинею и прилегающие острова был собран гербарий в 753 вида, в том числе 206 (т. е. 27%) эндемичных видов, из которых 153 были описаны впервые.

Новая Гвинея в флористическом отношении, согласно анализу этих сборов, является частью южноазиатской области муссонов. Родственные связи ее флористических элементов с малайской флорой выражены значительно ярче, чем с какой-либо другой из близлежащих флор. Прежде всего необходимо определить положение папуасской флоры в пределах самой Малезии, т. е. в отношении флор западной и восточной ее частей. В сборах Варбурга имеются лишь 19 видов, общих только Новой Гвинее и восточной Малезии: из них 5 на о. Тимор (2 вида также и в Австралии), 14 на Молуккских о-вах, причем 11 из этих видов представляют собой береговые или легко распространяющиеся виды. Этим ничтожным цифрам должны быть противопоставлены 527 видов и 423 рода, общих флоре Новой Гвинеи и западной Малезии. Нужно учесть еще, что 1) роды, общие флоре Папуасии и восточной Малезии, не являются древними представителями этой флоры, а характеризуют собой результаты относительно молодых миграций, и что 2) западная и восточная части Малезии имеют многочисленные виды и роды, отсутствующие в составе папуасской флоры. Это говорит за то, что восточная Малезия должна быть в свою очередь подразделена с выделением Новой Гвинеи и составляющих с ней единое целое островов, флора которых представляет собой производное южноазиатской флоры.

Точка зрения Уоллеса, отнесшего флору всех островов, лежащих к востоку от линии, проходящей между о-вами Бали и Ломбок, к австралийской, не подтвердилась позднейшими исследованиями. Уже Гризебах отнес Новую Гвинею к области индийской флоры муссонов, как и Энглер и Друде, присоединившие сюда еще С.-В. Австралию. Из 547 неэндемичных видов сборов Варбурга на Новой Гвинее, как мы видели, 527 (96%) являются общими с западной частью Малезии, тогда как общих с Австралией имеется лишь 209 (38%), причем из последних очень незначительное количество может быть отнесено к первично-лесным видам. Значительная их часть — 55 видов — представлена береговыми растениями, приспособленными к распространению морскими течениями, чем и объясняется нахождение их и в Полинезии; 50 следующих видов являются травянистыми широко распространенными растениями, в значительной части сорняками. Остальные виды, за исключением только 9, представляют собой обитателей вторичных

растительных ассоциаций, происхождение которых связано с деятельностью человека. Таким образом, только эти 9 первично-лесных видов могут итти в счет при сопоставлении папуасской и австралийской флор. Но, анализируя их ареалы, мы убеждаемся в том, что почти все они широко распространены в тропиках Азии, а в одном случае и Африки.

К таким же выводам о незначительности связей папуасской и австралийской флор можно притти еще иным путем, а именно, сопоставляя саванные леса Новой Гвинеи и Австралии. Действительно, первые образованы почти исключительно одним видом банксии, одним видом эвкалипта и двумя видами акаций — растениями австралийской флоры. Но если сопоставить это ничтожное количество с видовым разнообразием гомологичной растительности Австралии, то станет совершенно очевидным, что флора саванн Новой Гвинеи носит вторичный и недавний характер.

Если из числа собранных Варбургом 547 неэндемичных видов исключить имеющие широкие ареалы, то виды с хорошо отграниченными ареалами будут представлены 273 видами (50%), общими только с островами западной Малезии, 6 видами (1%), общими только с Австралией, и 9 видами, общими с флорой тихоокеанских островов и Австралии, но отсутствующими в Малезии.

К этим данным, свидетельствующим о западномалезийском характере современной флоры Новой Гвинеи, можно прибавить еще и ряд других. Приведем некоторые из них. Обработанная Варбургом (Warburg, 93, XVI) коллекция растений, собранная Гельвигом (Hellwig) на возвышенностях восточной части Новой Гвинеи (Земля императора Вильгельма), состояла из 53 видов покрытосеменных, из которых 32 были эндемичными. Все неэндемичные виды относились к родам представленным, главным образом, в Малезии или же имевшим в Малезии свои ближайшие родственные связи. В этой коллекции австралийские элементы совершенно отсутствовали: хотя 5 из этих растений и произрастают в Австралии, но они представляют собой широко распространенные виды, центр распространения которых лежит в Южной или Юго-Восточной Азии.

970 видов папоротникообразных, произрастающих на Новой Гвинее, по своему распространению, согласно Ламу, распределяются следующим образом.

Малайский архипелаг . .	249	428 (Малезия)
Филиппины	179	
Полинезия	165	
Австралия	78	

А из 25 родов семейства Sapindaceae 9 являются азиатскими, 12 полинезийскими и только 4 австралийскими.

Небольшая коллекция в 155 видов, собранная Ламом на возвышенности Новой Гвинеи — Doorman peak, достигающей 3580 м, подразделяется по происхождению составляющих ее элементов следующим образом: 60% видов азиатского происхождения (19% умеренного характера, 37% имевших взаимоотношения с флорой Ю.-В. Азии и 4%, относившихся к эндемичным родам с азиатскими связями) и 40% неазиатского происхождения (16% австралийского, 9% антарктическо-полинезийского, 15% относившихся к эндемичным родам, имеющим связи с австралийской флорой).

Орхидеи возвышенностей Новой Гвинеи представлены родами, распространенными в Новой Гвинее лишь в поясе туманов, или же их ареалы захватывают на западе Молуккские о-ва и северный Целебес, на восток же только немногие виды заходят на острова Полинезии.

Такие ареалы имеют роды ряда секций, более или менее распространенных в тропиках Старого Света. Австралийский же элемент среди новогвинейских орхидей представлен лишь видами рода Pterostylis (Diels, 29, p. 446).

Маттфельд (Mattfeld *in* Diels, 29, p. 500) описал новый вид сложноцветного — Lactuca (Ixeris) umbellata. Секция Ixeris этого рода особенно развита в В. Азии, но включает несколько видов распространенных в Малезии, в том числе и на Новой Гвинее, близких к вновь описанному виду.[1] В Австралии же этот род совершенно не представлен.

Таким образом, эти данные говорят о том, что флора Папуасии преимущественно азиатского происхождения, полинезийские же и австралийские элементы играют подчиненную роль, причем последние сосредоточены главным образом в горах.

Это обстоятельство выявлено с достаточной полнотой в двух работах Дильса (Diels, 21, 30), в которых он суммировал результаты экспедиций ряда исследователей высокогорной флоры Новой Гвинеи. Согласно его выводам, горная флора Новой Гвинеи представляет собой часть флоры умеренной части южного полушария. Анализируя эту флору по ее географическим компонентам, можно установить, что из них наиболее ясно выражены три: антарктический, австралийский и азиатский. Антарктические элементы представлены видами родов,[2] произрастающих в Папуасии, В. Австралии, Новой Зеландии и Ю. Америке, но не встречающихся в З. Австралии и на островах Малезии. Австралазийские элементы,[3] общие также с Новой Каледонией и Новой Зеландией, отсутствуют на материке Ю. Америки, но встречаются на горных вершинах Малезии. Эти элементы имеют тенденцию к ксерофитизму. Можно констатировать распространение этих элементов из Папуасии на запад. Наконец, третий, азиатский элемент представлен видами родов, растущими в умеренных районах Ю.-В. Азии как на материке, так и на вершинах возвышенностей Малезии, но большей частью отсутствующими в Австралии.[4]

Все вышеизложенное приводит Лама (Lam, 34), с нашей точки зрения, к правильному выводу, что прежними взглядами на происхождение материков мы эти соотношения элементов объяснить не сможем. Согласно этим взглядам, Малайский архипелаг и Новая Гвинея образовывали древнюю межконтинентальную сушу, связывавшую Азиатский и Австралийский материки в единое целое, что не может дать ответа на существующие соотношения в составе флоры Папуасии. Если бы Новая Гвинея была действительно частью такой древней межконтинентальной суши, то в состав ее флоры должны были бы входить древние азиатские виды и реликтовые палеоэндемики. Анализ флоры Новой Гвинеи, как мы это видели, показал, что это не имеет места. С точки зрения Лама, представления Вегенера, касающиеся этой части земного шара, подтверждаемые геологическими исследованиями, на которых мы не можем здесь подробно останавливаться, дают указанным флористическим соотношениям более приемлемое объяснение.

Согласно теории Вегенера, Австралия отделилась от Антарктического материка в эоцене. Передвигаясь на север и северо-запад, она, имея впереди себя Новую Гвинею, вошла в соединение с юго-восточ-

[1] Так, Lactuca laevigata имеет ареал: Малезия, Формоза, Аннам, Новая Гвинея, L. Kanitziana — Борнео, L. pygmaea — Ява, L. prolixa — Новая Гвинея.

[2] Eu-Libocedrus, Carpha, Astelia, Libertia, Acaena, Oxalis, Hebe, Abrotanella.

[3] Phyllocladus, Centrolepis, Patersonia, Casuarina, Haloragis, Didiscus, Kelleria, Leucopogon, Coprosma.

[4] Quercus, Thalictrum, Astilbe, Potentilla, Rubus sect. Pungentes, Eurya, Rhododendron, Vaccinium, Sweertia, Gentiana sect. Chondrophylla, Triplostegia, Emilia, Lactuca sect. Ixeris.

ной частью Азии через посредство теперешних островов Малайского архипелага. До этого момента Новая Гвинея, составлявшая часть Австралии, должна была иметь состав флоры, значительно отличающийся от флоры Азии, и притом более бедный.

Австралия в карбоне была расположена вблизи южного полюса и лишь в относительно позднее время продвинулась к северу, вступив частично в тропическую зону. Этим объясняется и бедность Новой Гвинеи чисто австралийскими элементами, уцелевшими лишь высоко в горах и в сухих саваннах, и богатство тропическими, азиатскими элементами, занявшими место, освобожденное древними представителями флоры Новой Гвинеи вследствие их несоответствия изменявшимся климатическим условиям.

Мы можем закончить рассмотрение этих моментов истории развития флоры Малезии анализом этой флоры, произведенным Мерриллом на основе распространения характерного, как мы уже указывали, для тропиков Азии — семейства диптерокарповых — Dipterocarpaceae (Merrill, 23; см. также Van Slooten, 23). Хорошо отграниченные от близких семейств Dipterocarpaceae распространены преимущественно в Индии и Малезии. Они не представлены в тропической Америке и Австралии, а в тропической Африке имеется лишь один вид рода Vatica и 13 видов рода Monotes; последний род, впрочем, многие ботаники исключают из состава этого семейства.

В общем семейство Dipterocarpaceae включает 17 родов и около 377 видов. Кроме указанных видов, распространенных в Африке, еще 1 вид рода Vateria растет на Сейшельских о-вах. В В. Азии имеются: 1 вид рода Shorea в юго-восточном Китае (Гуандунская провинция) и 1 вид рода Vatica в Хайнане; все остальные виды сосредоточены в Индии, Цейлоне и Малезии. Наибольшее количество их — 144 вида (относящиеся к 11 родам) — распространены на Зондских о-вах, причем наиболее богат ими о. Борнео — 11 родов и 103 вида. Индо-Китай имеет 11 родов и 135 видов.

Следующей областью, богатой представителями этого семейства, являются Филиппины, на которых растет 9 родов и 50 видов, на о. Формоза семейство диптерокарповых совершенно не представлено.

Собственно Индия имеет только 6 родов и 13 видов. Резкой ее противоположностью является о. Цейлон, на котором растет 10 родов и 47 видов, т. е. почти столько же, сколько и на Филиппинах.

В то время как западная Малезия очень богата представителями диптерокарповых, восточная ее часть исключительно бедна ими: от Целебеса на юг до Ломбока имеется всего 14 видов, относящихся к 4 родам. Все эти роды широко распространены по всей области обитания этого семейства, а часть из этих видов должна быть по существу объединена, и, таким образом, общее их число еще более сократится.

Отсюда вытекает, что Индо-Китай и западная Малезия представляют собой центр максимального развития родов и видов семейства Dipterocarpaceae. Индия в прежнее время была более богата его представителями, на что указывает богатство ими о. Цейлона.

Геологическая история этого семейства мало известна, но все же имеются третичные остатки с различных мест ареала современного распространения семейства. В частности, отпечатки листьев, найденные на о. Лусон (Филиппины) и относящиеся к видам рода Anisoptera и Shorea, подобно таким же отпечаткам, найденным в Триниле на Яве, совершенно тождественны с листьями сейчас живущих видов. Найденные одновременно с ними отпечатки листьев видов других семейств точно так же схожи с листьями современных видов. При этом все эти семейства и сейчас являются вместе с Dipterocarpaceae членами одной

и той же лесной ассоциации нижней зоны, доходящей на Филиппинах до 700, редко до 800 м, а на Малайском п-ове до 1050 м над уровнем моря.

Диптерокарповые являются особенно благоприятным объектом для характеристики истории флор, в состав которых они входят, так как их современное распространение нельзя объяснить деятельностью человека или заносом случайными факторами: они присущи только первичным лесам и в юности могут развиваться лишь в густых тропических лесах. Во вторичных же лесах, возобновляющихся после вырубки или пожара, они уже больше не развиваются. Большинство их видов имеет крылатые плоды, но эти крылья не приспособлены для переноса обычно чересчур тяжелых плодов ветром, а служат для передвижения плодов уже по земле (см. также Dingler, 14). За исключением видов Vatica и Isoptera, плоды диптерокарповых не приспособлены для переноса водой, но и у этих видов способность плодов держаться на воде не может играть какой-либо роли в распространении, так как семена при высыхании погибают. Вследствие этого для объяснения современного географического распространения Dipterocarpaceae надо предположить наличие материкового соединения во всяком случае в западной части Малезии.

Мы можем считать, что современная флора лесной области Малезии является флорой плиоцена или плейстоцена, дошедшей до нашего времени с относительно незначительными изменениями, несмотря на протекший промежуток времени в несколько сот тысячелетий. Во время громадных смен флор умеренной и арктической областей, имевших место в эти периоды, флора экваториальной области Малезии почти не подвергалась изменению даже в видовом составе. Это приводит к выводу, что и общие климатические условия этой области также не подверглись существенным изменениям, хотя в это время значительная часть северного полушария была ареной уничтожающего действия ледникового покрова. Эти выводы подтверждаются также морскими ископаемыми фаунами Явы и Филиппин плиоценового и плейстоценового периодов. На основании этой оценки современного распространения видов флоры Малезии Мерилл приходит к следующим выводам:

1. Согласно геологическим и гидрографическим исследованиям, геологическая история восточной Малезии в корне отличается от истории западной ее части. Область, примерно ограниченная азиатским материковым шельфом, заканчивающимся к югу от Зондских о-вов, представляла собой в плейстоцене и в предшествующие геологические периоды во всяком случае с начала неогена (Molengraaf, 21) материковую сушу. Соответственно этому область, ограниченная австралийским материковым шельфом, заканчивающимся к северу от Новой Гвинеи, представляла также материковую сушу, которая еще в плейстоцене соединяла Новую Гвинею и о-ва Ару с Австралией.

Между этими двумя постоянными материковыми областями, т. е. от проливов Ломбок и Макассарского на восток до западной оконечности Новой Гвинеи и на север через Филиппинский архипелаг находилась область, представлявшая собой резкий контраст по сравнению с этими постоянными материковыми областями. Эта промежуточная область находилась и продолжает находиться в состоянии непрекращающихся поднятий и опусканий. Другими словами, вся эта область, вероятно, еще с третичного периода представляла собой архипелаг островов.

2. Линия Уоллеса представляет собой флористическую и фаунистическую границу азиатской материковой области. На запад от этой линии растения и животные могли беспрепятственно мигрировать по существовавшей материковой суше, на восток же от этой линии пре-

пятствием миграции из Австралии в Азию или, наоборот, служил перерыв суши.

Согласно Мерриллу, непосредственного соединения между Целебесом и Борнео через Макассарский пролив с начала третичного периода не существовало, но тем не менее связь между ними имелась через существовавшее соединение островов архипелага Сулу, о-вов Минданао и Санги с северной, а между восточной частью Явы, Бали,

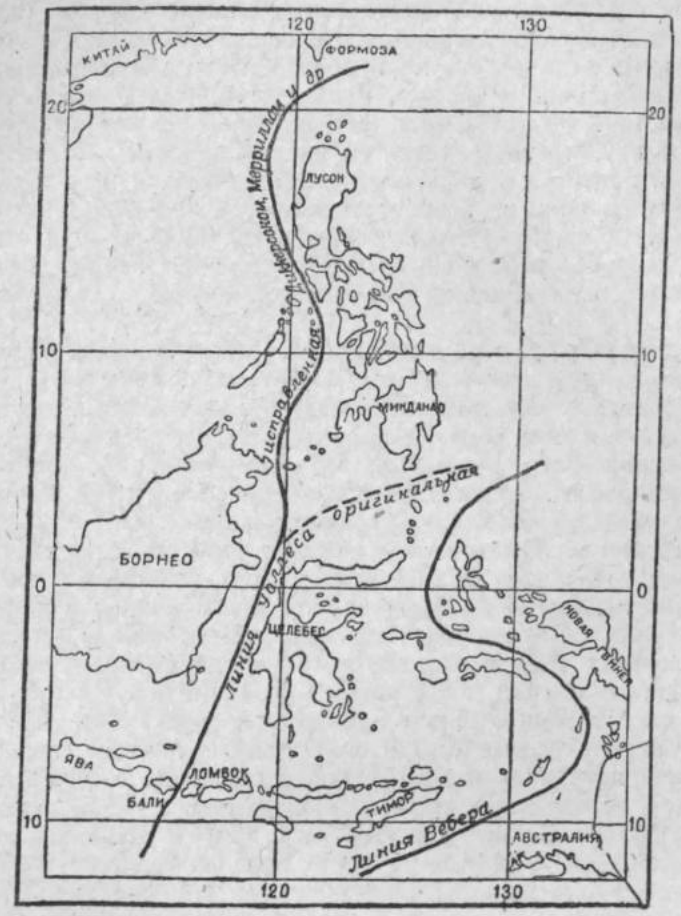


Рис. 1. Непостоянная зона островов между Зондскими островами и Австралией. Показаны линии: Уоллеса, с изменениями Меррилла и др. и Вебера (Merrill, 1923)

Ломбок и других мелких островов — с юго-западной частью Целебеса.

Правильность этих выводов подтверждается аналогичными данными распространения и других семейств [например, Polygonaceae (Danser, 27)], но имеется некоторое незначительное количество несовпадений с этими данными: так, близкие роды, как Styrax и Bruinsmia, распространились из западной Малезии в восточную и перешли Макассарский пролив, минуя Филиппины, где пока они не найдены (Steenis, 32).

Линия Вебера является границей восточной Малезии, имевшей иную геологическую историю, чем западная ее часть. Но тем не менее связь флоры западной и восточной Малезии существовала через посредство Филиппин. О-в Минданао соединялся с Целебесом, Галоло,

Молуккскими о-вами и Новой Гвинеей. Таким образом, Филиппины являлись связующим звеном между зондской и папуасской флорами.

Не может быть, конечно, никакого сомнения, что все эти разграничительные линии следует принимать лишь условно, как выражающие разницу в основных чертах флоры западной и восточной частей Малезии.

Эти обстоятельства делают вполне понятными те соотношения в распространении видов Dipterocarpaceae, о которых говорилось выше. То же самое получится, если сопоставить всю совокупность флор обеих частей Малезии: около 356 родов цветковых растений флоры западной Малезии отсутствует во флоре восточной Малезии, причем из них 118 родов, или 61%, доходят до Филиппин. Вместе с тем 225 родов флоры восточной Малезии отсутствуют в западной, из них 56 родов, или около 56%, достигают Филиппин.

3. О-в Минданао и острова, лежащие к югу и юго-востоку, обеспечили возможность миграции на север целебесским, молуккским, а также в незначительной степени и австралийским типам флор, вплоть до о. Лусона и даже севернее его и в то же время обусловили миграцию малайских и вообще западномалезийских элементов на юг, чем объясняется богатство ими Новой Гвинеи.

4. Полное отсутствие на Формозе Dipterocarpaceae, а также за немногими исключениями представителей флоры Австралии и вообще восточной Малезии указывает на то, что связь между о-вами Лусон и Формозой прекратилась уже в начале третичного периода.

К этому же выводу приходит и Van Steenis (27) на основании изучения географического распространения семейства Bignoniaceae, широко распространенного в Малезии, а также на Филиппинах, но совершенно отсутствующего на Формозе. Это указывает на то, что связь и распространение этого семейства шли через Китай, Малайский п-ов, Борнео и Филиппины, но не через Формозу.

Эти же выводы подтверждаются и сопоставлением остальных семейств флоры Филиппин и Формозы (Merrill, 23; Engler, 23). Последние острова отделены друг от друга глубоким проливом, тогда как глубина моря между Формозой и Азиатским материком достигает всего 150 м. Помимо того, геологические данные указывают, что начиная с первой половины третичного периода никаких соединений между Формозой и Филиппинами не существовало.

Ряд семейств, характерных для Формозы, отсутствует на Филиппинах и, наоборот, семейства, представленные на последних многочисленными родами и видами, отсутствуют на Формозе.

Из 950 родов, образующих флору Формозы, 225 не имеют представителей на Филиппинах. И, наоборот, из 1400 родов флоры Филиппин 600 родов отсутствуют на Формозе.

Небольшое число общих видов приурочено главным образом к северной части о. Лусон. К числу этих видов относятся уже указанные представители умеренных родов, некоторые из которых являются несомненными гималайскими элементами (Anemone vitifolia, Peracarpa, Ellisiophyllum, Hemiphragma). Эти общие виды, очевидно, произрастали на Формозе уже в самом начале третичного периода, когда существовала связь возвышенностей Лусона и Формозы между собой.

В противоположность этой незначительной связи с Формозой флора Филиппин носит ясно выраженный малайский характер. Это указывает на издавна существовавшую связь Филиппин с о-вами Малайского архипелага через посредство Зондских о-вов и Борнео. Благодаря этим соединениям во флору Филиппин проникли австралийские элементы, отсутствующие на Формозе. Имеющиеся же в составе флоры Формозы малезийские элементы являются общими с элементами Индо-Китая и

южного Китая и проникли на нее во время ее связи с материком Азии.

5. Непостоянная зона заселялась растениями путем их миграции с одного острова на другой из двух центров: на западе — с Зондских о-вов, на востоке — с Новой Гвинеи.

Надо думать, что и Новая Гвинея, помимо непосредственного контакта через Филиппины, могла получить часть своего растительного населения с Малайского архипелага через посредство этой непостоянной зоны.

Эти ботанические данные находят подтверждение в распространении птиц, рептилий, рыб, млекопитающих и многих групп насекомых.

Нам остается рассмотреть еще взаимоотношения флоры Малезии с флорами о-вов Полинезии и тропической Африки. Вопрос о взаимоотношениях флор Малезии и Полинезии как раз недавно был разобран в специальной работе Мерриллом (Merrill, 35, 36). В ней он указал на то обстоятельство, что многие виды, найденные первоначально в Полинезии, а затем оказавшиеся растущими также и в пределах Малезии, считались полинезийскими элементами флоры последней. Между тем позднейшие исследования и находки показали, что в данном случае было бы правильнее говорить не о полинезийских элементах флоры Малезии, а о малезийских элементах во флоре Полинезии. Так, в 1846 г. был описан первый вид рода Vavaea, найденный в Vavau на о-вах Тонга. Когда позже был найден на Филиппинах второй вид этого рода, то его рассматривали как полинезийский элемент филиппинской флоры. В настоящее время известно всего 7 видов на Филиппинах, 1 — на Яве, 3 — в Новой Гвинее, 1 — на Каролинских о-вах и только 3 — в Полинезии. Это не оставляет сомнения, что род Vavaea имеет малезийское происхождение.

Род Conthovia был впервые описан в 1838 г. и содержал два вида: 1 на Гавайских о-вах и 1 на о-вах Фиджи (Полинезия). В 1883 г. был описан третий вид, найденный в Новой Гвинее; десятью годами позже был найден четвертый вид на Целебесе, через четыре года установленный также и на Филиппинах. В настоящее время известно 11 видов рода Conthovia на Новой Гвинее и 2 вида на Каролинских о-вах. Таким образом, этот род имеет папуасское происхождение; позже он распространился на север — Каролинские о-ва (2 вида), на юго-восток — Новая Каледония (1 вид), на восток — Полинезия (Фиджи и Гавai, 2 вида) и на северо-запад — Целебес и Филиппины (1 вид).

Род Dolicholobium был описан в 1860 г. с о. Фиджи. В настоящее время известно 5 видов этого рода на о. Фиджи, на Новой Гвинее — 8, на Соломоновых о-вах — 1, на Филиппинах — 1. Подобно предшествующим двум и этот род не полинезийского, а папуасского происхождения; распространялся он, повидимому, с Новой Гвинеи — к северу до Филиппин и на восток в Полинезию.

То же самое можно сказать и относительно родов Joinvillea и Tetraplasandra, ранее известных только в Полинезии; теперь же первый найден на Малайском п-ове, на Суматре, Борнео и Филиппинах, а второй — на Филиппинах и Целебесе.

Лам (Lam, 35) при исследовании представителей группы Eumadhuceae (роды Madhuca, Payena, Ganua, Burckella) семейства Sapotaceae в Малезии, тоже пришел к выводу, что существовавший Зондский материк должен был быть центром ее происхождения. Отсюда виды этой группы мигрировали на запад (Индия, Цейлон, Индо-Китай) и на восток (Полинезия). Уверенность в правильности этого вывода дает, во-первых, современное распространение видов, во-вторых, направление филогенетического развития строения плода, выражающееся в прогрессивном уменьшении числа его плодолистиков, наблюдающееся по направлению от центра происхождения этой группы видов к периферии их ареала.

Это не единичные примеры; количество их все более увеличивается по мере изучения флоры Малезии, в особенности ее восточной части, и не оставляет более сомнения в том, что центром происхождения значительной части флоры Полинезии является Малезия, в частности Новая Гвинея.

Это подтверждает выводы Лама, говорящие в пользу относительно недавнего продвижения Австралии и сопутствующих ей островов на север, в область Малезии.

Остановимся теперь на втором вопросе — о связях флоры Малезии с флорой тропической Африки. Эти связи существуют и в большинстве случаев свидетельствуют о давнем разъединении этих флор. Так, например, родами флоры Малезии, имеющими наибольшее количество



Рис. 2. Центр происхождения и вероятные пути распространения родов сем. Sapotaceae (Lam, 1935)

своих видов в Африке и на Маскаренских о-вах, являются: Angrecum, Combretodendron (Petersia, Petersianthus), Erythrophloeum и Baphia (Merrill, 35, p. 53). Очень интересным реликтом во флоре Малезии, указывающим на эти же связи, является недавно более детально описанный вид молочаев — Euphorbia Ridleyi (Croizad, 37) с о. Пенанг. Этот вид должен быть отнесен к секции Goniostema, не имеющей представителей в Азии. Близким к нему видом является другой вид молочая — E. epiphylloides, эндемичный для Андаманских о-вов. Указанный вид имеет родственные отношения главным образом с видами Мадагаскара и прилегающих к Африке островов Индийского океана; из этих видов наиболее близким является E. pyrifolia. Эти два изолированных, древних вида расположены один на западной, другой — на восточной оконечностях некогда, не позднее начала третичного периода, связанной территории.

Точно так же южноафриканское происхождение имеют виды группы Chlolopterae рода Polygala, распространенные от Цейлона до С. Австралии. Многие из этих видов чрезвычайно близки к южноафриканским. Это обстоятельство, а также и то, что эти виды в Азии не имеют никаких родственных связей, свидетельствует об их африканском происхождении и проникновении в пределы тропической Азии в то время, когда последняя была непосредственно связана с Африкой (Chodat, 14).

При рассмотрении флоры как тропической Азии, так и Африки мы еще не раз остановимся на многочисленных примерах обратных связей — проникновения азиатских видов в пределы Африки.

Малайский полуостров

Площадь, занимаемая Малайским п-овом, составляет 52 000 квадратных миль, длина — 485 миль, а наибольшая ширина — 200 миль. Значительная часть полуострова занята горами, достигающими обычно около 1500 м высоты, причем некоторые вершины выше 2100 м. Вдоль западного побережья имеется низменность, заросшая мангровыми, а вдоль восточного побережья песчаная равнина. Климат полуострова влажный, тропический, чем обусловливается то, что он, за исключением указанных низменностей, покрыт тропическими лесами, состоящими из громадных деревьев, достигающих 55 м высоты, с лианами, большим числом эпифитов и тропическими травянистыми растениями. Леса достигают большей частью вершины гор, но начиная примерно с высоты 1300 м размеры деревьев заметно уменьшаются.

Мы имеем очень ценные итоги долголетнего изучения флоры Малайского п-ова Ридлеем, опубликованные им в виде небольшой статьи, посвященной происхождению этой флоры (Ridley, 37). Граница малайской флоры на севере проходит между 6 и 7° с. ш. или, более точно, она начинается несколько севернее пика Кедах на 6,5° с. ш. и тянется к Кота Бахру на 6°10′ с. ш. На этой же границе примерно заканчиваются Гранитные горы полуострова. К северу от этой линии происходит резкая смена флоры, соответствующая смене климатических и почвенных условий. Здесь флора Малайского п-ова сменяется флорой Индо-Китая. Более 60 типичных для малайской флоры родов совершенно исчезает к северу от этой границы, а значительно большее число родов имеет лишь единичные виды, переходящие за указанную границу и в свою очередь исчезающие в южной провинции Нижней Бирмы — Тенассерим.[1] Можно также наблюдать проникновение в обратном направлении, с севера из Таи (Сиама) и Камбоджи (Французского Индо-Китая) немногих видов в пределы Малайского п-ова.

Эти обстоятельства с несомненностью свидетельствуют о том, что еще в относительно недавнее время Малайский п-ов был отделен от южного Индо-Китая в пределах Тенассерим — Таи (Сиама) проливом, находившимся на месте современного перешейка Кра, и представлял собой остров или же в известные периоды составлял единое целое с островами Малайского архипелага.

Исключая растения, явно занесенные морскими течениями или деятельностью человека, флора Малайского п-ова может быть подразделена на 5 элементов: эндемичный, зондский (связывающий ее с лежащими к югу островами западной Малезии), гималайский, индийско-индокитайский и австралийский.

Эндемичный элемент во флоре Малайского п-ова представлен 37 эндемичными родами покрытосеменных и очень большим числом эндемичных видов. Это богатство эндемичными элементами объясняется относительной девственностью лесов Малайского п-ова, только самая южная часть которого — Малакка — усиленно культивируется лишь с начала XIX столетия, тогда как Суматра и Ява в течение многих столетий были густо заселены, чем и объясняется уничтожение их аборигенной растительности. Вследствие этого весьма вероятно, что значительная часть родов и видов, считающихся эндемичными, должна быть присоединена к следующему, зондскому элементу.

Зондский элемент, образующий главную массу видового состава флоры Малайского п-ова, свидетельствует об общности его флоры и флор островов Суматры, Явы и Бали, составлявших некогда единое

[1] Durioneae, Lowiaceae, Schismatoglottis, Homalomena, Cyrtandra, Neuwiedia Plocoglotti , Leptaspis и многие пальмы.

целое. Большой процент малайских растений является общим с флорой Борнео, но связь этих флор обусловливается в большинстве случаев непосредственным соединением Борнео с восточной частью Малайского п-ова, а не через посредство Явы и Суматры. Об этом свидетельствуют не только флористические, но и фаунистические данные. О самостоятельности связей Борнео с Малайским п-овом свидетельствует еще и то обстоятельство, что на горах Явы и Суматры имеется большое количество представителей умеренной флоры Гималаев и гор Юньнаня, совершенно отсутствующих на Борнео. Это обстоятельство было подвергнуто специальному рассмотрению Стеенисом (Steenis, 33), отметившим наличие тесных связей лесной флоры нижней зоны Малайского п-ова, Суматры, Борнео и Филиппин и отсутствие типичных ее представителей на Яве и, наоборот, тесную связь горной флоры Суматры и Явы, образованной преимущественно гималайскими элементами, но, вместе с тем, не имеющей ничего общего с горной флорой Борнео. Это указывает на различный возраст этих флор и на разновременность их распространения.

К числу этих рассмотренных элементов малайской флоры относится значительное число родов, найденных в ископаемом состоянии в эоценовых отложениях Англии, на чем мы ниже еще остановимся и что свидетельствует о древности этой флоры, развивавшейся в местах своего современного обитания с начала третичного, а вероятнее всего, с конца мелового периода.

Гималайский элемент во флоре Малайского п-ова представлен относительно небольшим числом видов. За немногими исключениями эти виды произрастают в горах Суматры и Явы и отсутствуют на Борнео. Они сосредоточены в большинстве случаев в западной части Малайского п-ова, куда они, повидимому, попали не с севера, а с юга — с возвышенностей восточной части Суматры. Это указывает на то, что эти растения проникли на Суматру и Яву по горному хребту, соединявшему их — быть может, через Никобарские и Адамановы о-ва — непосредственно с горами Индии и Бирмы.

Австралийский элемент проник на Малайский п-ов через Борнео в то время, когда они находились в соединении, или же непосредственно через Филиппины, южный Китай и Индо-Китай. Примером этого элемента в малайской флоре может служить типичное австралийское миртовое — Melaleuca lencadendron, культивируемое в настоящее время в Малакке и в Сингапуре. Оно же произрастает вместе с другими австралийскими видами в диком состоянии на Амбойне и в Кохинхине и от южного Таи (Сиама) до северной части Малайского п-ова включительно. Индийско-индокитайский элемент проник с севера, повидимому, разновременно, так как образование пролива и исчезновение его на месте перешейка Кра происходило неоднократно. Вследствие этого некоторые из этих растений индийского и индокитайского происхождения широко распространены по полуострову — это более ранние пришельцы; другие же, проникшие относительно недавно, распространены только в северной части полуострова.

Горная флора островов Малезии

Когда говорят о флоре тропиков, то обычно имеют в виду флору местностей, лежащих невысоко над уровнем моря, образованную видами, связанными в своем обитании с жаркими условиями климата. Но в тропиках имеется не только эта «тропическая растительность». При подъеме в горы она постепенно видоизменяется, приобретая все более и более черты умеренной флоры и, в конце концов, на вершинах имеет характер альпийской.

Уже Уоллес (Wallace, 69, I, стр. 164) следующим образом описывал свой подъем на гору Пангеранго на Яве. «При подъеме мы на высоте около 900 м над уровнем моря встретили травы умеренной зоны; там растут земляника и фиалка, но первая лишена вкуса, а вторая имеет очень маленькие и бледные цветы... между 600 и 900 м леса отличаются наибольшим развитием тропической роскоши и красоты. Множество благородных, достигающих 15 м высоты древовидных папоротников определяют, главным образом, общее впечатление от ландшафта, так как из всех тропических растений они, несомненно, производят наибольшее впечатление и наиболее красивы. Некоторые из глубоких ущелий... заполнены ими от основания до самого верху; и там, где дорога пересекает одну из этих долин, кроны их перистых листьев, расположенных над путешественником и ниже по склону, производят впечатление незабываемой живописной красоты. Блестящая листва бананов и имбирные с их редкими и яркими цветами... постоянно привлекают к себе внимание. Промежутки между деревьями и крупными растениями заполняют орхидеи, папоротники и плауны, во множестве растущие также на каждой ветке и на каждом пне; свисая и опутывая друг друга, они образуют самые разнообразные сплетения.

Примерно на высоте в 1500 м я увидел хвощ (Equisetum), похожий на наши виды. На высоте 1800 м росла в большом количестве малина, а между этим местом и вершиной я нашел три вида ожины (Rubus. — *E. B.*) со съедобными плодами. Начиная с высоты в 200 м кипарисы и лесные деревья уменьшаются в размерах и в большей степени покрыты мхами и лишайниками. Последние при дальнейшем подъеме все увеличиваются . . . , так что скалы и лавы, образующие склон горы, сплошь окутаны моховым покровом.

На высоте примерно 2500 м европейские формы растений становятся очень многочисленными. Повсюду можно видеть жимолость, смородину и калину, а на высоте около 2700 м впервые появляется редкая и прекрасная примула — Primula imperialis».

Наличие нескольких поясов растительности, в зависимости от высоты места в тропиках, было специально изучено Шимпером (Schimper, 93). В результате он устанавливает для Явы три пояса, не считая равнинной зоны: 1) пояс дождей — тропические леса, от 600 до 1500 м над уровнем моря; лес имеет чисто тропический вид и образован тропическими элементами; роскошное развитие растительности, богатство эпифитов, сильное развитие лиан; 2) пояс туманов — леса субтропические, от 1500 до 2400 м над уровнем моря; несмотря на наличие постоянных туманов, климат менее влажный, чем в предыдущем поясе; растительность по составу и общему характеру не имеет чисто тропических черт, а носит уже субтропический характер; этот пояс занимает как бы промежуточное положение между выраженно гидрофильным и почти ксерофильным характером растительности; 3) верхний пояс — леса и альпийские матты, от 2400 до 3000 м над уровнем моря. Леса имеют угнетенный характер, так же как на границе леса в горах Европы; они приобретают ксерофильный тип. Низкие, вечнозеленые, кустарниковые заросли, находящиеся на вершинном плато Пангеранго, имеют еще более ксерофитный характер, напоминая средиземноморский маквис.[1] Еще выше древесные виды сразу исчезают. Растительность приобретает характер луга. Одним из главных образующих ее видов является овсяница (Festuca nubigena). В промежутках между ней растет Leucopogon javanicus. В массовом количестве распространены: манжетка (Alchemilla villosa), бедренец (Pimpinelta pruatjan), гречиха (Polygonum paniculatum), валенбергия (Wahlenbergia lavandulefolia), фиалка, осоки, генциана и сушеница (Gnaphalium). Шимпер приходит к выводу, что «между флорой альпийских высот Явы и верхних поясов Альп и Пиренеев существует большое физиономическое сходство». Причину этого он видит, так же как и на европейских горах, в разреженном воздухе, сильной инсоляции и значительно меньшей, по сравнению с более низко расположенными поясами, влажности — факторах, способствующих потере влаги вследствие испарения и затрудняющих обеспечение растений водой.

[1] Растительность образована видами родов: Vaccinium, Rhododendron, Gaultheria, Photinia, Hypericum, Rubus, Aralia и одиночными древовидными папоротниками (виды Cyathea и Alsophila). Роскошная травянистая растительность образована видами: Plantago, Myriactis, Valeriana, Sanicula, Gaultheria, папоротниками и плаунами.

Отсюда и то обстоятельство, что систематический состав растительности в родовом, а в некоторых случаях и в видовом отношениях приближается к растительности умеренной зоны.

Эта флора умеренного типа на вершинах гор тропиков, на тысячи километров окруженных тропической растительностью, находящихся на островах, лежащих у самого экватора, представляла собой издавна загадку для европейских ботаников. Оценивая флору тропической Азии и сопоставляя ее с флорой Европы, они считали умеренные элементы третичной флоры тропиков «европейскими элементами».

На этой загадке останавливал свое внимание уже Гумбольдт. Дарвин уделил этому же вопросу несколько страниц в своем «Происхождении видов». В настоящее время мы можем дать более или менее отвечающее современному уровню знаний объяснение этому загадочному явлению благодаря ряду специально выполненных исследований высокогорной тропической растительности (Stapf, 94; Schmucker, 27), из которых наиболее исчерпывающей является посвященная этому вопросу монография Стеениса (Steenis, 34—36).

Существующие представления о тропической флоре как состоящей из элементов, присущих жаркому климату, основывается на недостаточном знакомстве с горной флорой тропиков, которая на изолированных горных возвышенностях носит характер островной флоры. Она представлена двумя группами элементов. Согласно терминологии Стеениса, это, во-первых, аутохтонные, или евритермные, виды, представляющие собой высокогорные, умеренные дериваты типичных тропических родов, а во-вторых, умеренные, или стенотермные, виды родов, отсутствующих в нижней тропической зоне и имеющих главное распространение и центры развития в умеренной и холодной зонах земного шара. Примерами родов последней группы могут служить: Potentilla, Primula, Gentiana, Anemone; примером же первой группы род Tecomanthe семейства Bignoniaceae, имеющий 16 сосредоточенных исключительно в тропической зоне видов, из которых 13 растут на Новой Гвинее, 2 — на Молуккских о-вах и один в тропической Австралии, в Квинсленде.

Среди этих видов часть растет в нижней зоне, остальные же растут в горах на разной высоте вплоть до субальпийского пояса, будучи связаны переходами между собой и с видами нижней зоны. Это, следовательно, обитатели тропической зоны, растущие в условиях умеренного климата.

Это последнее обстоятельство указывает на необходимость большой осторожности при оценке климатических условий местонахождений ископаемых видов. Так, если воспользоваться примерами указанного автора, палеоклиматолог при нахождении ископаемых остатков видов Pandanaceae, Zingiberaceae и др. может их считать показателями тропического климата, между тем как в настоящее время имеются виды этих семейств, растущие в горах уже в условиях внетропического климата. С другой стороны, в тропиках же, в горных местообитаниях, растут ро-

ды, характерные для умеренной зоны северного и южного полушарий.[1]

Объяснение происхождения первой группы горных видов тропических возвышенностей не вызывает какого-либо затруднения: они возникли на месте путем видообразовательных процессов, связанных с изменением климата при распространении видов в верхние пояса горных склонов.

Нахождение одинаковых видов на разобщенных возвышенностях легко может быть объяснено одинаковым характером воздействия внешних факторов на различные особи того же вида; такого рода образование тождественных видов в нескольких точках обитания исходного вида не может считаться политопным возникновением видов, как мы это показали выше (ч. I).

Разрешение проблемы происхождения тропической горной флоры заключается в объяснении нахождения в ее составе второй группы — умеренных видов. Они не связаны с видами флоры нижней зоны, хотя и спускаются иногда до довольно низкой высоты над уровнем моря. Роды, к которым они относятся, представлены в этой флоре единичными или немногими видами,[2] что указывает на то, что центры развития разбираемых родов лежат вне рассматриваемых тропических областей, вследствие чего нахождение их в пределах этих областей должно быть объяснено лишь миграцией видов из центров, лежащих в пределах умеренной области.

Наглядным примером может служить род Primula, представленный на горах Малезии на высоте 2050—3000 м лишь одним видом Primula prolifera (= P. imperialis), распространенным также в Индии на горах Кхасиа и в Гималаях на той же высоте. Род Primula, включающий многочисленные виды, произрастающие в северном полушарии, имеет свой центр развития в Гималаях и горных системах западного Китая. Указанный индо-малезийский вид относится к секции Candelabra, включающей 26 видов, распространенных в Ю.-В. Азии, главным образом в западном Китае.

Стеенис при изучении горной флоры Малезии ограничился только этой последней группой видов, и притом лишь теми из них, которые произрастают не ниже 100 м н. у. м. Тем не менее, эта вторая группа элементов представлена 262 родами.

Анализируя списки видов, составленные автором, мы можем разбить все виды на 5 категорий, примеры которых приводим ниже в таблице (стр. 42). К первой категории мы отнесем роды, распространенные, кроме Малезии, в Восточной и Южной Азии. В Малезии они представлены или теми же видами, что и в Азии, или эндемичными видами. При этом надо обратить внимание еще на то обстоятельство, что некоторые из видов сосредоточены на островах Малайского архипелага, другие же только на Филиппинах. Так, род Mosla представлен в Малезии двумя видами, из которых один растет на Суматре, а другой — только на Филиппинах. Это указывает на наличие здесь двух путей проникновения: один — через горы Индии и Индо-Китая на Малайские о-ва, другой — через Формозу на о. Лусон.

Вторая категория включает роды, широко распространенные в умеренной зоне северного полушария, в некоторых случаях представленные и в южном. В Малезии они представлены или теми же видами, что и в Азии, или эндемичными видами.

[1] Как то: Acer, Agathis, Ajuga, Artemisia, Carex p.p., Cladi Cum, Clematis, Dacrydium, Daphne, Diplicosia, Drimys, Evonymus, Gahnia, Hypericum, Lactuca, Ligustrum, Lindera, Litsea, Lysimachia, Myrica, Nasturtium, Oenanthe, Peucedanum, Pinus, Pistacia, Podocarpus, Potamogeton, Prunus, Quercus, Rhododendron, Salvia, Salix, Sambucus, Scutellaria, Spiranthes, Ulmus, Vaccinium.

[2] Из 284 родов 141 представлены в горах Малезии лишь одним видом.

К третьей категории относятся роды, имеющие основное распространение в Австралии и Антарктике.

Наконец, к четвертой категории относятся эндемичные для Малезии роды, часто монотипные, имеющие родственные связи с родами умеренной зоны северного или южного полушария.

Эти данные приводят к необходимости допустить три основных пути миграции: 1) из Азии через Суматру (например, Primula); 2) из Азии через Формозу на Лусон (например, Lilium); 3) из Австралии и Антарктики на Новую Гвинею. Один и тот же род мог проникнуть из Азии в пределы Малезии обоими указанными путями. Примером первого может служить род Sarcococca, сосредоточенный в Азии от Афганистана, Гималаев и Индии до Китая и Формозы; в Малезии он представлен одним видом S. saligna, имеющим тот же ареал, что и род, причем он распространен, с одной стороны, на Суматре, Яве и Зондских о-вах, с другой — на Филиппинах. Примером второго может служить приведенная в таблице Mosla, а также Anemone, представленная в Малезии двумя видами: A. sumatrana — Ю. Азия, Малайский п-ов, Суматра, Зондские о-ва и A. vitifolia — Гималаи, южный Китай, Формоза, Филиппины (Лусон).

Этот вывод ставит перед нами два вопроса: во-первых, каким образом могли осуществиться миграции представителей умеренной флоры на изолированные возвышенности островов Малезии, и во-вторых, к какому времени они должны быть отнесены. Остановимся сначала на первом вопросе и рассмотрим все возможности нахождения в Малезии упомянутых умеренных элементов. Первое предположение, которое может быть сделано, то, что эти виды могут спускаться в нижнюю зону и распространяться по ней среди магетармной тропической растительности. Все данные наблюдения произрастания умеренных элементов, опыты их культуры в нижней зоне показали, что при современных условиях эти виды являются изолированными на своих вершинах, расположенных среди тропической растительности, подобно островам среди океана. Если это предположение отпадает, то может быть выдвинуто другое — и его действительно делали, — что если при современных климатических условиях распространение умеренных элементов в нижней тропической зоне невозможно, то оно могло иметь место при иных климатических условиях. Во время ледникового периода понижение температуры могло и в тропиках достигнуть такой степени, что чисто тропическая растительность должна была вымереть. В это время по всей территории тропиков распространились с севера умеренные элементы. С восстановлением тропических условий климата умеренные элементы поднялись в горы и оказались изолированными на отдельных вершинах, выступавших над окружающей их тропической растительностью.

Но и это предположение опровергается данными наших современных знаний в области палеоклиматологии, палеоботаники и биогеографии. Сейчас можно считать доказанным, что такие тропические области, как Малезия, с очень отдаленных времен не подвергались, как мы это видели, климатическим изменениям. Если охлаждение климата во время ледникового периода и вызвало снижение границы холодной зоны в горах тропиков, то лишь незначительное, не более чем на 500 м.

Нет никаких данных, что такое снижение могло отразиться на изменении тропических условий нижней зоны. Если бы тропическая гигрофитная растительность в четвертичном периоде действительно была уничтожена холодом или пустынными условиями, то она вторично восстановиться уже не могла бы. Наконец, палеоботанические данные, как выше подробно указано, свидетельствуют как раз о том, что современная тропическая растительность произрастала на тех же местах, что

Примеры распространения горных видов в Малезии

Название рода	Его ареал вне Малезии	Название видов	Их ареал в Малезии	Их ареал вне Малезии	Эндемичен ли для Малезии
I					
Actinidia	23 вида — Япония, Формоза, Китай, Гималаи, Индия, Амурская область	A. callosa	Ява	По всему ареалу рода	—
Bucklandia	3 вида — Гималаи, Индия, Индо-Китай	B. populnea	Малайский п-ов, Суматра	Гималаи	—
Mosla	8 видов Гималаи, Индия, Индо-Китай, В. Азия	M. dianthera	Суматра	От Гималаев до Китая	—
		M. formosana	Филиппины (Лусон)	Формоза	—
II					
Crawfurdia	7 видов — Ю. и Ц. Азия	C. fasciculata	Малайский п-ов, Суматра, Ява	Ю.-В. Азия	—
		C. trinervis (близок к C. affinis, Индия)	Малайский п-ов, Суматра, Ява	—	Западная Малезия
		C. luzoniensis	Филиппины	—	Лусон, Минданао
Spodiopogon	6 видов; из них 5 в Азии	S. Beccari	Суматра	—	Суматра
III					
Aster	200 видов: Америка — 100 видов, остальные — Азия, Европа, Африка	A. luzoniensis	Филиппины	—	Лусон
		A. phillippinensis	Филиппины	—	Лусон
		A. trinervis	Филиппины	От Индии до Китая, Японии, Формозы	—
Lilium	70 видов. Умеренная зона северного полушария	L. philippinense	Филиппины (Лусон)	Формоза	—
Carpesium	8 видов. Япония, Гималаи и умеренная и субтропическая Азия, Ю. Европа	C. cernum	Борнео, Суматра, Филиппины	От Японии через Ю. Азию до Ю. Европы	—
Agrimonia	10 видов, широко распространены	A. javanica (близок к A. eupatoria)	Ява	—	Ява
IV					
Piptocalyx	2 вида. 1 вид — Австралия, Папуасия	P. macrurus	Новая Гвинея	—	Новая Гвинея
Wilkiea	4 вида — Австралия	W. macrophylla	Новая Гвинея	—	Новая Гвинея
V					
Hoyella	Монотипный, эндемический род	H. rosea	Суматра	—	Суматра
Oreosparte		O. celebica	Целебес	—	Целебес
Schlechterianthus		S. Merrillii	Филиппины	—	Лусон
Zoelleria		Z. procumbens	Новая Гвинея	—	Новая Гвинея

и в настоящее время, во всяком случае с миоцена и плиоцена. Таким образом, возможность наличия сплошных ареалов умеренных элементов во время ледниковых периодов на территории тропической зоны ничем не доказана.

Из этого затруднения обычно легко выходили, приписывая распространение семян растений с одной горной вершины на другую действию естественных факторов — ветрам, птицам и пр. На этих возможностях мы уже достаточно подробно останавливались (см. ч. I) и показали, что растения подобным образом распространяются лишь на небольшие расстояния. Нахождение же видов, разобщенных большими пространствами, может быть объяснено лишь действием исторических причин.

Для данного случая можно лишь добавить, что протяжение Малезии с севера на юг соответствует расстоянию от Британских о-вов до оз. Балхаш. Помимо того, тождественное распространение видов, имеющих приспособления для переноса семян естественными факторами и не имеющих таковых, указывает, что данный характер распространения обусловливается не этими факторами. Приуроченность эндемичных видов или рас к отдельным горным вершинам свидетельствует о том, что даже при небольших расстояниях обмена между такими вершинами не происходит.

Отсюда можно сделать лишь один вывод, который может быть вполне принят в формулировке Стеениса: происхождение умеренных элементов флоры Малезии может быть понято лишь как результат динамического процесса, т. е. в свете условий прежнего геологического периода. Существование связи островов Малезии с Азией как части Азиатского материка геологически доказано. Окончательно она прервалась лишь в плейстоцене. Необходимо принять, что горы Малезии были связаны между собой и составляли продолжение Бирмо-Юньнанского хребта. На севере они приходили в соприкосновение с Гималаями, на юге шли вдоль Новой Каледонии, восточной части Австралии, Тасмании и Новой Зеландии в Антарктику, через которую осуществлялась связь с Андами Чили. Эта громадная горная цепь могла единовременно и не существовать: отдельные ее части могли вступать в связь в разное время.

Геологические данные подтверждают это предположение. Так, Молленграаф (Molengraaf, 21, p. 108) в работе, посвященной результатам глубоководных исследований в восточной части Индийского архипелага, пишет: «в пределах большого геосинклинального ареала, лежащего между материками Азии и Австралии, находится дуга складчатости, принадлежащая к альпийской системе и известная под названием Малайской дуги. Она, повидимому, берет начало от Бирмской дуги, образующей юго-восточный край Восточно-Гималайской системы, и может быть прослежена через массив Индийского архипелага от северо-западного конца Суматры, через весь этот остров и о. Яву, а оттуда по двойному ряду островов до моря Банда». Этот вывод является единственно возможным, свидетельствующим о реликтовом характере флоры Малезии.

К совершенно аналогичному заключению пришел еще раньше Стапф (Stapf, 94) в результате своего великолепного исследования растительности г. Кинобалу на Борнео. Конечные выводы автора таковы: возвышенность Кинобалу не позже раннего третиэра являлась частью горного хребта, тянувшегося по тогдашней суше от юго-восточной части современного материка Азии и до австрало-антарктической области. Только этой связью можно объяснить близость флоры Гималаев и Кинобалу и наличие на последней бореальных (умеренных) и циркумпацифических элементов, являющихся древними компонентами этой флоры. Флора Кинобалу того времени имела уже все характерные

элементы современной ей флоры. Связь возвышенностей с Азией должна была прекратиться к концу третичного периода, связь же растительности нижнего пояса продолжалась еще некоторое время. В дальнейшем произошел распад на острова Малезии и изоляция Борнео, в частности г. Кинобалу, чем и объясняется высокий эндемизм ее флоры.

Нам остается еще ответить на второй вопрос: к какому времени должно быть отнесено проникновение элементов умеренной флоры на возвышенности Малезии? К сожалению, Стеенис еще не закончил опубликование своей работы, и поэтому его ответа на этот вопрос мы не знаем. Из всего вышеизложенного нам представляется с очевидностью, что проникновение рассматриваемых элементов в пределы Малезии имело место не позднее третичного периода. Позже этого времени не могла существовать указанная связь горных возвышенностей и было бы невозможно объяснить эндемизм этой горной флоры. Такое заключение влечет за собой необходимость существования этих умеренных элементов в Гималаях и на других возвышенностях Индо-Китая и Китая уже в третичном периоде, а не проникновение их из северных широт во время ледникового периода.

Южная Азия

К флорам Ю. Азии должны быть отнесены: прежде всего флора Индии и Цейлона, затем Индо-Китая (за исключением Малайского п-ова, которую мы уже отнесли к Малезии) и южного Китая (провинция Гуандун). Вся эта область лежит уже вне экваториальной, выступая к северу за пределы тропика Рака. Вследствие этого условия влажного тропического климата свойственны лишь части районов этой территории, тогда как для остальных характерна смена влажного периода года сухим. Продолжительность первого по направлению к северу и северо-западу все более сокращается, а второго, наоборот, увеличивается, достигая местами полного господства, в связи с чем устанавливаются пустынные условия климата. Вместе с этим постепенное поднятие местности над уровнем моря на севере Индии и Индо-Китая, завершающейся величайшим горным хребтом Гималаев, в такой же степени изменяет характер растительности: элементы влажной тропической флоры сменяются элементами умеренной флоры, в составе которой, как увидим ниже, значительную роль играют тропические ксерофиты. Последние переносят понижения температуры, являющиеся уже гибельными для влаголюбивых элементов тропической флоры. Этот процесс постепенной ксерофитизации флоры и смены тропического характера умеренным особенно наглядно можно проследить в Индии, с которой мы и начнем рассмотрение флоры тропической Азии, но предварительно остановимся еще на тех данных, которые дает нам палеоботаника для установления прошлого этой флоры.

Палеоботанические данные

К сожалению, сведения об ископаемой флоре тропической Азии поражают свой скудостью и ничтожным количеством работ, посвященных описанию ее третичного состава.

Согласно сводке Сани (Sahni, 38) для Индии наземная меловая флора неизвестна. Из остатков третичной флоры определен ряд пальм, и посейчас произрастающих в Индии (например в Декане — Nipa, Borassus, Bactris, Cocos). В верхнеплиоценовых отложениях Индии и Бирмы впервые появляются хвойные. Это связано, повидимому, с происшедшим в это время подъемом Гималаев, обеспечившим возможность проникновения хвойных в северную Индию.

Плейстоценовая пыльца, найденная в Кашмире (Wodehause, 35), была определена как относящаяся к пихте, кедру, кипарисовым, сосне, ели, эфедре, ольхе, березе, грабу, орешнику, ясеню, ореху, иве, бересту, дубу, рододендрону, а также травянистым злакам, сложноцветным и др.

Для Индо-Китая Сюорд (Seward, 12) описал отпечатки листьев из каменноугольных отложений в Ассаме, относимые им к третичному периоду. Материала было недостаточно для точного определения, но тип листьев был обычный для современных тропических и субтропических двудольных. Одни из найденных отпечатков очень близки к листьям олеандра Nerium oleander, N. odorum, растущих и в настоящее время в северо-западных Гималаях и в центральной Индии.

Эдвардс (Edwards, 28) обработал небольшую коллекцию третичных отпечатков листьев, найденных в Бирме, близ границы Таи. Они были им отнесены к семействам Moraceae, Dipterocarpaceae, Leguminosae, в настоящее время характерным семействам тропической флоры.

Из имеющихся палеоботанических работ наиболее серьезное значение имеет исследование лигнитов — третичных углей Индо-Китая и Юньнаня, выполненное Колани (Colani, 20). На этих лигнитах имеются отпечатки листьев растений, по определению автора относящихся к семействам лавровых (Lauraceae), баобабовых (Artocarpaceae), плюсконосных (Fagaceae) и хвойных (Coniferae). Фикус, Ficus Beauveriei, близкий к современному F. Roxburghii, должен был иметь очень широкий ареал. Очень большое количество отпечатков листьев как в Юньнани, так и в других местонахождениях Индо-Китая принадлежат дубу, что указывает на широкое его распространение в третичном периоде. Но и сейчас дуб как по количеству экземпляров, так и по разнообразию видов представлен очень обильно в Индо-Китае, в особенности в его горных районах.

Ископаемый вид	Современный вид	
	Южный Индо-Китай	
Libocedrus Lantenoiski	Libocedrus macrolepis	Юньнань
Quercus lineata	Quercus lineata	Ява, Гималаи
Engelhardtia spicata(?)	Engelhardtia spicata	Бирма, Индо-Китай, Зондские о-ва
Koelreuteria bipinnata	Koelreuteria bipinnata	Юньнань
	Северный Индо-Китай	
Flabellaria sp.	Trachycarpus excelsus	Китай, Япония
	Trachycarpus khasianus	г. Кхасиа (Индия)
Ficus Beauveriei	Ficus Roxburghii	Ю. Азия, Тонкин
Taxus cf. Taxus baccata	Taxus baccata	Европа, Азия, в том числе Гималаи, С. Африка
Betula sp. (cf. B. alnoides)	Betula alnoides	Гималаи (Непал), Бенгалия
Quercus cf. Quercus glauca	Quercus glauca	Северная Индия, южный Китай, Япония
Quercus aff. sundaica	Quercus sundaica	Малайский п-ов, Зондские о-ва, Тонкин
Quercus incana	Quercus incana	Северная Индия
Cinnamomum camphora	Cinnamomum camphora	Китай, Япония, Формоза
Carpinus vimina	Carpinus vimina	Гималаи, Бирма, Индо-Китай
Dlyptostrobus sp.	Dlyptostrobus heterophyllus	Китай (Шань-дун, окрестности Кантона)

Автор показал, что виды, близкие к ископаемым, найденным в Тонкине и Аннаме, произрастают и теперь почти в одинаковых соотношениях в Ю.-В. Азии (в том числе и в Китае) и в Гималаях, а многие

из них и в той, и в другой областях; часть же этих видов растет на островах Зондского архипелага.

В таблице на стр. 45 дается сопоставление определенных Колани ископаемых растений с современной флорой.

Эти, хотя и скудные, палеоботанические данные все же свидетельствуют о сохранении и здесь, в Ю. Азии, основного ядра флоры с третичного периода. Несомненно, что климат, а следовательно, и флора, в соответствии с большей удаленностью от экватора, не оставались здесь с третичного периода почти неизменными, как это имело место в Малезии. Об этом говорит, например, еще то обстоятельство, что многие из отпечатков листьев, найденных в нижнем поясе Индо-Китая, относятся к видам, растущим сейчас более высоко, а именно в горах. Колани высказывает предположение, что было время, когда климат гор в Ю. Азии был холоднее, чем сейчас; этим и объясняется произрастание в то время означенных видов в более низких полосах. Тем не менее несомненно, что в основном и эту флору надо считать флорой, дошедшей до нас с третичного периода.

Перейдем теперь к анализу современных флор.

Индия

В отношении флоры Индии мы находимся в очень благоприятных условиях, так как имеем оценку ее элементов, сделанную таким выдающимся исследователем и знатоком флор земного шара, в частности Индии, как Джозеф Гукер (Hooker). Выводы из изучения флоры Индии сделаны им дважды: в начале его работы над этой флорой — во введении к «Flora indica» (55); и вторично, в самом конце его научной работы, за несколько лет до смерти (04, 07).

Первоначально задуманная им «Флора Индии», первый и единственный том которой был выпущен под заглавием «Flora indica», должна была включать, помимо собственно-Индии, ряд прилегающих флор, составляющих с ней единое целое, являясь ее непосредственными дериватами. Эта флора на севере включает Гималаи и Тибет, на западе — Афганистан и Белуджистан, на востоке — всю область, отделяемую хребтом Ава (Ava) от Таи (Сиама), Малайский п-ов и Цейлон. Несомненно, что и в таких границах эта флора не является вполне естественной, так как остальная часть Индо-Китая является ее несомненным продолжением, с другой же стороны, флора Малайского п-ова составляет уже часть флоры Малезии, хотя, как мы сейчас увидим, флора Индии является в свою очередь непосредственным продолжением последней. К сожалению, в таком масштабе эта работа Гукером не была доведена до конца, и взамен ее он опубликовал «Флору» лишь одной Британской Индии, но тем не менее в указанном введении он сделал ряд ценных выводов, касающихся первоначально очерченных им границ индийской флоры.

Флора Индии является замечательным объектом для исследования, указывая нам, как надо понимать эволюцию третичной флоры (с наиболее сохранившимся остатком которой мы только что познакомились в виде флоры Малезии) во многие современные реликтовые флоры Старого Света: средиземноморскую и восточноазиатскую, флору пустынь, флору умеренной Азии. Из элементов этой же, эволюционировавшей в разных направлениях третичной флоры сложилась и флора Европы и тех частей Азии, которые были покрыты в четвертичном периоде ледником и заселились уже впоследствии из тех областей и убежищ, где сохранились уцелевшие и измененные остатки этой третичной флоры.

Эти черты некогда единой флоры представляют собой замечательную особенность флоры Индии, отмеченную Гукером. Но при анализе ее элементов он дал неправильную их оценку. Так, в его анализе мы находим в составе флоры Индии элементы — или, как он их называет, типы — европейские, сибирские и т. п. Получается картина обратного изображения развития этой флоры: флора Европы, уничтоженная четвертичными ледниками, сохранившая лишь обрывки своей третичной флоры в виде единичных реликтовых видов и местонахождений, флора Европы, представляющая собой смесь вторичных поселенцев, дала элементы богатейшей флоры Индии, не претерпевавшей катастрофических потрясений, которые обеднили флору северной Евразии. Если такая точка зрения еще была возможна в середине XIX столетия, когда Гукер писал свое введение во «Флору Индии», то сейчас не может уже быть каких-либо сомнений в том, что скорее нужно говорить об индийских элементах во флоре Европы и Сибири, а не наоборот. Но если изменить только предложенные Гукером обозначения элементов флоры Индии, то весь анализ его остается неизменным, сохраняя всю свою тонкость, но в то же время раскрывая картину совершенно иного развития флоры.

Флора Индии, насчитывающая свыше 20 000 видов, отличается исключительным разнообразием сочетания элементов, что обусловливается ее положением в тропической и умеренной зонах, разнообразием расположения областей над уровнем моря, начиная от низменных равнинных частей и кончая высочайшими на земном шаре горами, и, наконец, климатом, изменяющимся от жаркого тропического до альпийского, от влажного климата тропиков до сухого пустынь.

Чрезвычайное богатство флоры Индии родами и видами, превышающее большинство флор других стран земного шара, занимающих такую же территорию, не соответствует относительно незначительному количеству эндемичных родов и видов, насчитывающихся в ней. Это зависит от того, что эта флора не находилась в стадии изоляции, а наоборот, была соединена с прилегающими с востока, запада и севера странами. Она являлась для них в значительной степени центром, откуда происходило пополнение их флор, подвергавшихся сильному обеднению в своих основных элементах вследствие имевшего место в пределах этих флор резкого изменения климатических условий.

Тем не менее мы можем согласиться с Гукером (Hooker, 07), что собственно индийской флоры не существует, но не потому, что, как он предполагал, она составилась из элементов, мигрировавших из разных стран на территорию Индии, а потому, что она составляет лишь часть третичной флоры Азии, дошедшей до нас в различных стадиях своего видоизменения.

Важное подтверждение этому выводу мы находим в прекрасном исследовании Рейда и Чандлера (Reid a. Chandler, 33) ископаемой флоры Британских о-вов. Изучение коллекций плодов и семян ископаемых растений из окрестностей Лондона, относящихся к эоцену, показало, что наибольшее число родов и семейств, к которым относятся эти растения, характерно для современной тропической флоры.

Максимальное количество видов этой флоры представлено древесными формами, что также соответствует современным соотношениям флоры тропиков. С середины эоцена началось охлаждение климата и, очевидно, в связи с этим шло и увеличение травянистых форм. В изученной флоре индо-малайский элемент и в особенности связь с флорой Малайского архипелага являются наиболее выраженными. Значительна также связь с тропической частью Гималаев, Японией и Китаем. Наоборот, со всей Европой и З. Азией эта связь ничтожна.

Проникновение упомянутой выше флоры на Британские о-ва связано, очевидно, с обитанием ее представителей вдоль побережья мор-

ского бассейна, о чем свидетельствуют местонахождения рода Nipa, приуроченные к берегам Тетиса. Авторы отрицают возможность заноса целой флоры реками или течениями и считают, что она произрастала на месте нахождения ее остатков.

Гукер (Hooker, 07) подразделяет Индию на следующие ботанико-географические области: восточную, западную и Гималаи, которые в свою очередь могут быть подразделены еще на 9 провинций. Западная и восточная области хорошо разграничиваются линией, проведенной меридионально от Гималаев к Бенгальскому заливу. Наиболее характерными особенностями этих областей являются нижеследующие. Гималайская область имеет богатую флору как тропического, так и умеренного и альпийского типов; в ее лесах представлено большое количество хвойных, много дубов и огромное число видов орхидей.

В восточной области нет альпийской флоры, а умеренная представлена очень незначительно; в составе ее лесов имеется мало хвойных, много дубов и пальм и большое число орхидей. В западной области встречается лишь один представитель хвойных, нет дубов, мало пальм и сравнительно мало орхидей. Несмотря на широту, под которой расположена Индия, климат и растительность значительной части ее равнинной территории носят тропический характер.

В противоположность этому при подъеме в горы флора постепенно все более и более приобретает черты и состав умеренного типа, на больших высотах окончательно теряет свои тропические элементы и, в конце концов, переходит в альпийскую флору. В постоянно влажных районах Индии примесь умеренных элементов к тропической флоре и утрата последней своего выраженного тропического характера начинаются на высоте 600—1000 м над уровнем моря.[1] В Гималаях растительность умеренного типа на высоте 1200—1800 м окончательно сменяет субтропическую флору. Граница между этими двумя поясами флоры Гималаев совпадает с границей выпадения снега. Соответственно этому и на других возвышенностях эта граница передвигается в зависимости от широты места и локальных условий.

Иной характер изменения флоры происходит при смене влажных условий климата засушливыми, что проявляется не только в составе видов, но и родов, и семейств. Непроходимые джунгли тропических лесов таких областей Индии, как восточная Бенгалия, западное побережье Мадраса и Цейлон, богатых в течение круглого года осадками, служат контрастом сухим областям, лежащим в пределах тропиков, а еще в большей степени — безлесным пространствам центральной Индии и подножия западных Гималаев.

Тропические леса Индии должны быть подразделены на два типа: во-первых, находящиеся в областях постоянно влажного климата, и, во-вторых, расположенные в областях со сменой времен года: летнего — дождливого и зимнего — сухого. Здесь уже в состав флоры входят ксерофитные элементы, и постепенно, по мере продвижения в указанные засушливые области Индии, дифференциация этой тропической флоры все более и более прогрессирует в направлении убывания влаголюбивых тропических элементов и все большего господства ксерофитных элементов этой флоры. Многие из представителей последних отличаются значительно большей морозостойкостью, чем гигрофитные элементы, вследствие чего они продвигаются на север за пределы тропиков, поднимаясь в горы и входя в состав очерченной выше умеренной флоры, доходя у северо-западного подножия Гималаев до 33° с. ш.

[1] Здесь уже появляются Magnoliaceae, Ternstroemiaceae, субтропические Rosaceae (Prunus, Photinia и др.), Sapotaceae, Lauraceae, Rhododendron, Vaccinium, Ilex, Styrax, Olea, Podocarpus и т. п., которые при подъеме в горы постепенно начинают преобладать над тропическими, еще растущими среди них видами.

Однолетние же растения равномерно распределены по всей Индии, вегетируя лишь во время дождливого периода и, следовательно, не подвергаясь действию засухи и холода. Вследствие этого в числе видов, распространенных за пределами тропической зоны, имеются и чисто тропические однолетние представители.

В состав умеренной флоры Индии входят наиболее распространенные и в С. Европе, Сибири и умеренной части Америки роды как деревьев и кустарников, так и трав. Легче указать отсутствующих в составе этой флоры представителей умеренной флоры, чем перечислить имеющихся.[1] Очень важно то обстоятельство, что роды, обычно рассматриваемые как наиболее характерные для стран умеренной зоны, имеют один из центров своего разнообразия на Гималаях.[2]

Высокогорные или альпийские элементы играют сравнительно незначительную роль во флоре Индии. Они появляются в Гималаях лишь выше границы произрастания деревьев. В состав этой флоры входят роды, характерные для умеренной флоры, а также представленные во флоре полярных областей, но также и такие, которые в последних отсутствуют.[3] Некоторые из этих родов редко встречаются в Сибири, так что продолжение их распространения надо искать не во флоре арктической зоны, а в альпийской флоре Европы.

Останавливаясь на составе индийской флоры соответственно географическому распространению ее элементов, мы можем установить следующие ее географические связи. Ядро многолетней флоры влажных областей Индии, как то: долины верхнего Ассама, гор Кхасиа (Khasia), лесов подножия Гималаев от Брамапутры до Непала, Малабарского побережья и Цейлона, образуют элементы, общие с флорой Малезии. Назвать здесь роды и даже семейства этого типа невозможно, так как пришлось бы перечислить бо́льшую часть родов флоры Индии: исключение составили бы лишь северные умеренные типы и относительно незначительное количество элементов, общих с Африкой. В числе этих малезийских элементов имеются роды, произрастающие в горах островов Малезии и распространенные также и в северо-западных Гималаях.[4] Непосредственно с этими элементами флоры Малезии связаны роды и виды, общие с флорой Австралии. Большей частью эти элементы, характерные для флоры Австралии, представлены также и в Малезии и доходят на севере до Индии или же широко распространены в тропиках Старого Света. Эти элементы[5] в Индии при-

[1] Отсутствуют во флоре Индии: Erica, Arbutus, Azalea, Fagus, Cochlearia, Cistaceae, Tilia, Lupinus, Rhinanthus, Empetrum, многие Umbelliferae; представлены очень ограниченным числом видов: Hieracium, Trifolium, Centaurea, Veronica и Dianthus.

[2] К ним, например, относятся: Rhododendron, Monotropa, Pedicularis, Corydalis, Nepeta, Carex, Spiraea, Primula, Cerasus, Lonicera, Viburnum, Saussurea и др.

[3] Например, Ephedra, Gentiana, Valerianaceae, Corydalis и др.

[4] Примеры см. раздел этой главы «Горная флора Малезии». Из числа деревьев, общих островам Зондского архипелага (Ява) и Индии с прилегающими частями Индо-Китая, Altingia excelsa дико растет также в Ассаме; Marlea распространена от Гималаев до гор, лежащих к югу от Кашмира, а также в Китае; Cordiopteris lobata с Явы растет также в Ассаме, как и ряд дубов и каштанов; Antidesma, Myrica и ивы являются общими Яве и горам Кхасия (Khasia).

[5] Сюда относятся Pittosporum и Scaevola, более характерные для австралийской флоры, чем для какой-либо другой, произрастающие по всей Индии и Африке; два вида Stylidium — единственные виды этого рода, найденные вне Австралии [один из них распространен на Малайском п-ове и отмечен также в дельте Ганга, другой растет только на Малайском п-ове, где распространено несколько видов австралийских родов Myrtaceae (Leptospermum, Baeckea, Metrosidera)], а также род Tristania, доходящий до 17 с. ш. Casuarina, культивируемая по всей Индии, дико растет на восточном побережье Бенгальского залива; несколько видов Helicia (Protaceae) широко распространены на Малайском п-ове, а один их них растет и по подножью Гималаев до центрального Непала; Lagenophora — небольшой австралийский род из семейства Compositae (найден также на Новой Зеландии и Огненной Земле) представлен в горах Кхасия и на Цейлоне.

урочены, за немногими исключениями,[1] к области, лежащей к востоку от р. Ганга, в том числе и к западному Индо-Китаю.

Свидетельством того, что флоры Китая и Японии являются дериватами все той же некогда единой третичной флоры, служит наличие в Индии большого количества элементов, общих с флорой Китая и Японии и даже идентичных видов. Эти умеренные элементы составляют часть индийской флоры и особенно обильно представлены в области Гималаев, доходя на западе до Гархваля (Garhwal) и Кумаона. Наибольшего своего развития они достигают в восточной части Гималаев — в Сиккиме, Ботане и Кхасии.[2] Мы ниже перейдем к рассмотрению тропической части флоры Китая (провинция Гуандун), связи которой с флорой Индии еще более несомненны, представляя неоспоримое доказательство единства всех этих тропических флор Ю. Азии.

Несмотря на то, что Африка в настоящее время отделена от Индии океаном и пустынями Ю.-З. Азии и Аравии, в составе тропической флоры Индии имеется много общих элементов с флорой тропической Африки. Мы еще вернемся к этим связям при рассмотрении флоры Африки, сейчас же укажем на основные черты сходства. Согласно Гукеру, они заключаются не только в идентичности многих однолетних видов, развивающихся во время дождливого периода,[3] но также и в сходстве семейств и родов, к которым относятся деревья и кустарники.[4]

Интересное сходство флор установлено также в отношении горной растительности тропической Африки и Индии. Оно проявляется преимущественно в нахождении индийских порядков и родов[5] и в преобладании чисто индийских триб[6] широко распространенных семейств при отсутствии, за немногими исключениями, видовой тождественности, что указывает на давность разобщения этих флор.

При сопоставлении флор пустынных частей Азии (южная Аравия,

[1] Один вид Helicia; Lagenophora — Schumacheria растет на Цейлоне; Acrotrema помимо Малайского п-ва, растет также на Малабарском побережье.

[2] Из числа примеров умеренных элементов флоры Гималаев, представленных часто идентичными видами во флоре Китая, могут быть названы: виды Aucuba, Herwingia, Stachyurus, Eurianthus, Abelia, Skimmia, Bucklandia, Adamia, Benthamia, Corylopsis, — все роды, которые следует рассматривать как характерные для китайско-японской флоры. Помимо того, к этой же категории относятся: Ulmus (Microptelea) parvifolia, Loropetalum(Hamamelis) chinense, Nymphaea tetragona и Vaccinium bracteatum, растущие в горах Кхасиа, и Quercus serrata, кроме этих гор встречающийся также в Непале и Сиккиме.

Но, помимо этих абсолютно идентичных видов, имеется ряд общих родов, хотя и представленных в обеих флорах различными викарными видами. Таковы: Illicium — в Кхасия, Thea — в Ассаме, Magnolia — в Сиккиме и Кхасиа. Порядок Schizandreae (сем. Magnoliaceae), характерный для В. Азии, представлен также и на Яве. Сем. Lardizabalaceae, также характерное для Китая и представленное лишь незначительно в Ю. Америке, центром своего разнообразия имеет Гималаи. Сюда же относятся также роды Camellia (s. str.), Deutzia, Hydrangea, ряд Corneae и Houttuynia cordata (Euryale ferox), дико растущий в дельте Ганга и доходящий на западе до Кашмира; изобилует в Китае; вид рода Camellia (s. str.), имеющего центр своего разнообразия в Малезии, Nepenthes phyllamphora, распространенная в Малезии до архипелага Луизиады (у восточной оконечности Новой Гвинеи), растет в горах Кхасиа, а также в Китае (Макао).

[3] Виды родов и семейств Polanisia, Gynandropis, Urena, Sida, Melochia, Ridleya, Corchorus, Triumfetta, Aeschynomene, Smithia, Indigofera, Dolichos, Ammannia, Cucurbitaceae, Blumea, Vernonia, Exacum, Scrophulariceae, Leucas, Ocymum, Hedichium, Amomum, Gloriosa, Commelinaceae, Gramineae и Cyperaceae.

[4] Capparis, Grewia, Sterculiaceae, Tiliaceae, многие Euphorbiaceae, Antidesma, Lepidostachys, Acacia, Rubiaceae, и др.

[5] Stephania, Grewia, Hippocratea, Impatiens, Brucea, Ziziphus, Anogeissus, Blumea, Jasminum, Torenia.

[6] В семействах Malvaceae, Euphorbiaceae, Anacardiaceae, Leguminosae, Rubiaceae, Asclepiadaceae, Acanthaceae, Amaranthaceae, Orchideae и в роде Ficus.

жаркие части Ирана) и С. Африки (Египет) с флорой Белуджистана, Синда и Пенджаба, обладающих удивительным сходством климата, обнаруживается вместе с тем и поразительное сходство этих флор. Многие североафриканские и аравийские виды[1] распространены по всем засушливым частям Индии. Другие же имеют ареалы, более приуроченные к засушливым районам, т. е. к северной и западной Индии.[2] В Индии, так же как и в Африке, эта флора переходит путем незаметных градаций в тропическую флору.

Эти выводы Гукера о происхождении ксерофитов северо-западной Индии были проверены Агхаркаром (Agharkar, 21) на основании изучения как ареалов и приспособлений к распространению этих видов, так и орографических и климатических условий их обитаний. Из 260 исследованных автором видов северо-западной Индии 5% являются автохорами, у остальных же семена пассивно распространяются случайными факторами (30% животными, 65% ветром). Преобладание приспособлений к распространению ветром понятно вследствие редкого расположения растений и пустынных условий обитания.

По географическому распространению эти 260 видов распределяются следующим образом: 37 широко распространенных, 46 индомалайских, 93 аравийско-африканских, 38 средиземноморских, 1 центральноазиатский и 45 северо-западно-индийских и эндемичных. Таким образом, ксерофиты Аравии и Африки образуют 36% общего количества. Но сюда должен быть присоединен еще ряд видов эндемичных северо-западной Индии, происшедших от родов аравийско-африканского происхождения. На том же основании должно быть увеличено и количество видов средиземноморского происхождения. Среди африканских элементов имеются виды различного возраста: бо́льшая часть из них более молодая, проникшая в Индию после того, как в Аравии установились пустынные условия. Они мигрировали из африканских и аравийских ксерофитных центров через южный Иран и Белуджистан сначала в пустыню Синд, а затем в Пенджаб и Ражпутану. Главные пути постепенного расселения шли по побережью Персидского залива. Только незначительная часть этих африканских видов[3] относится к родам с дизъюнктивными ареалами. Это дает основание предполагать, что они раньше проникли из Африки в Индию, быть может, еще в те времена, когда они были непосредственно связаны друг с другом. Средиземноморские же ксерофиты при своем распространении на запад проникли в Индию из Афганистана.

Обращаясь теперь к умеренным флорам Азии и Европы, мы увидим в их современном составе многочисленных представителей, корни происхождения которых лежат в этой же индийско-гималайской флоре. Так, Гукером указано, что элементы горной флоры южной Сибири представлены очень полно как в верхних, так и в альпийских поясах Гималаев, где в сухих частях хребта (например, в северо-западной) они спускаются очень низко. Это сходство флор Гималаев и возвышенностей южной Сибири, несмотря на преобладающую высоту первых, стоит в связи со сходством климатических условий, так как бо́льшая высота над уровнем моря компенсируется меньшей широтой места. Очень важно отметить, что именно это сходство флор проявляется в отношении сухих областей Гималаев, что еще лишний раз доказывает

[1] Например, Peganum harmala, Balanites aegyptiaca, Acacia arabica, Alhagi, Calotropis, Salvadora persica и др.

[2] В качества примеров могут быть названы: Malcomia africana, Farsetia, несколько видов Cleome, Balsamodendron, Astragalus hamala и другие астрагалы, Citrullus colocynthis, Berthelotia, Anticharis arabica, колючие Acanthaceae, Cometes, Forskalea, Populus euphratica, Ephedra, Salix aegyptiaca, Crypsis и др.

[3] Campylanthus ramosissimus, Withania coagulans и Sarcostemma Stocksii.

способность ксерофитов выдерживать сильные понижения температуры. Интересно также подчеркнуть указываемую Гукером близость этой флоры к южноевропейской, несмотря на значительно большее преобладание таких семейств и родов, как Leguminosae (Hedysarum, Astragaleae), Umbelliferae, Potentilla, Artemisia и др., и редкость особенно обильно представленных в Европе Cistaceae, Rosa, Rubus, Trifolium, Erica и др.

Несмотря на указанную приуроченность этих сходных элементов к сухим областям Гималаев, они встречаются также и в пределах их влажных областей и единично даже в горах тропической Индии. Так, полынь (Artemisia) и астрагалы (Astragalus), в наибольшей степени характеризующие эти общие элементы рассматриваемых флор, не только обильно распространены по всему Тибету и во внутренних частях Гималаев, но представлены также немногими видами на равнине Пенджаба, на верхних склонах западных Гималаев и даже в горах Кхасиа. Такие характерные для Сибири виды, как Paraquilegia microphylla, лютик (Ranunculus, pseudohirculus), гипекоум (Hypecoum parviflorum), мак (Papaver croceum) и др., доходят в своем распространении до влажных областей Гималаев, а сибирская хохлатка (Corydalis sibirica) и кувшинка (Nymphaea tetragona) представляют собой примеры видовой идентичности флор Сибири и возвышенностей тропической Индии — гор Кхасиа.

Это удивительное сходство флор Гималаев с лежащей к северу от них флорой возвышенностей южной Сибири проявляется еще в большей степени западнее, при сопоставлении флор горных систем Афганистана, Средней Азии, Ирана, Малой Азии, Кавказа, Балкан и Альп с Гималаями, продолжением которых они являются, а также с флорой Средней и Западной Европы.

При рассмотрении средиземноморской и европейской флор мы еще вернемся к этим флористическим связям, но тем не менее теперь все же необходимо остановиться на рассмотрении упомянутых элементов флоры Индии. Впервые на эти общие элементы во флорах западной Индии и Европы указал Ройле (Royle), что было в дальнейшем еще более уточнено Гукером. Если критическое изучение флоры Индии современными методами и приведет к более дробному делению видов, то тем не менее родственные связи их от этого не изменятся, и хотя число идентичных видов, в широком их понимании Гукера, и уменьшится, то все же основные его историко-географические выводы сохранят все свое значение, продолжая свидетельствовать об общности происхождения этих флор.

Несмотря на то, что указанная горная система не представляет собой сплошного хребта, а в разных своих частях образует значительные понижения, тем не менее ряд горных видов несомненно приурочен к ней в своем распространении. Некоторые из них доходят на западе до Альп и спускаются с них в равнинные части Европы, другие же останавливаются в восточных частях этих возвышенностей. Так, например, берест (Ulmus campestris), каркас (Celtis australis) доходят на западе до южной Испании, тогда как на восток их распространение ограничено северо-западными Гималаями. Древовидный орешник (Corylus colurna) далее Балканского п-ова на запад не идет, тогда как, помимо северо-западных Гималаев, он распространен и далее на восток — в Китае (провинции Юньнань, Сычуань и Хубэй). Точно так же от Балканского п-ова через все Гималаи до Индо-Китая распространен грецкий орех (Juglans regia) и древовидный можжевельник[1]. Тисс,

[1] Juniperus macropoda — Иран, Аравия, Белуджистан, Гималаи; Juniperus turcomanica — Туркмения; Juniperus seravschanica — Узбекистан, Таджикистан, Афганистан, и др.

разбиваемый на протяжении своего большого ареала на несколько видов, представляющих несомненно ряд викарных видов, имеющих один и тот же корень происхождения, распространен через все Гималаи. Можжевельник и тисс растут и в пределах тропической Индии на горах Кхасиа.

Такой же характер распространения имеет и кедр (Cedrus), представляющий собой древний род, в ископаемом состоянии известный из третичных отложений Ю. Европы и Сибири, что указывает на широкое его распространение в прошлом. В настоящее время он представлен 4 викарными видами. Из них основной C. deodara распространен от Непала (долина Курнаули) на запад — в западных Гималаях и горах Афганистана; в Передней Азии — Сирии (Ливан) и Малой Азии (Тавр и Антитавр) — его сменяет более ксерофитный, с более короткой хвоей C. libani; на о. Кипре имеется еще более короткохвойная разновидность этого же ливанского кедра, выделяемого в настоящее время в отдельный вид C. brevifolia; наконец, в С. Африке — в Алжире и Марокко (Атлас) — распространен четвертый, наиболее ксерофитный вид — C. atlantica (Emberger, 38).

Совместно с этими древовидными представителями умеренных элементов флоры Индии произрастают и многочисленные травянистые и кустарниковые виды, имеющие тот же характер распространения на запад.

В верхних поясах Гималаев они смешиваются с общими южной Сибири элементами флоры. Гукер разделяет эти растения на три группы: к первой относятся виды, общие Гималаям и большей части Европы, Средней Азии и С. Америки, как тисс, водосбор (Aquilegia vulgaris), калужница (Caltha palustris) и др., ко второй — общие Индии и Европе, но преимущественно относящиеся к флоре Средиземноморской области, как то: каркас (Celtis), каменный дуб (Quercus ilex) и близкий к нему (Quercus Balout), маслина (Olea europaea) и близкая к ней Olea cuspidata и др., к третьей — общие Индии и Европе к северу от Альп, включая большое число травянистых растений и мелких кустарников.

Согласно подсчету Гукера (Hooker, 04), Индия и Европа имеют общих 570 родов и 760 видов, из них общими Индии и Британским о-вам являются 430 родов и около 430 видов. Эти числа, включающие обычнейшие растения европейской флоры, являются сейчас уже далеко не полными.

Изучение географического распространения этих видов в Гималаях обнаружило их быстрое исчезновение к востоку от Кумаона. Сравнительно немногие виды распространяются до Непала и еще меньше их число распространено в Сиккиме. Так, если ограничиться немногими примерами, кувшинка (Nymphaea alba), шандра (Marrubium vulgare), котовник (Nepeta cataria), лапчатка (Potentilla reptans) и клевер (Trifolium fragiferum) не наблюдались далее Кашмира; боярышник (Crataegus oxyacantha) останавливается в Киштваре (Kishtwar), ежевика (Rubus fruticosus) — в верхнем поясе Яму (Jamu); Aquilegia vulgaris — в Кумаоне.

В западной части хребта наблюдается такое же сочетание чисто гималайских элементов с средиземноморскими и среднеевропейскими, какое имеет место в восточной его части в отношении китайских и малезийских элементов. Очевидно, мы имеем возможность наблюдать в пределах гималайской флоры начальные моменты дифференциации древней третичной флоры, приведшей на востоке к сочетанию с восточноазиатской, на западе — с средиземноморской флорами. Эти два направления развития третичной флоры обусловлены сочетанием климатических факторов, в числе которых ведущую роль играло убывание

влажности климата с чередованием влажного и засушливого периодов года на западе и относительное обилие влажности с более или менее равномерным распределением ее в течение всего года на востоке.

Индо-Китай

Несмотря на то, что издававшаяся Лекомтом (Lecompte) «Флора Индо-Китая» почти закончена, анализа ее еще не существует. Единственная, насколько нам известно, попытка такого анализа на основе изучения только двух семейств Compositae и Euphorbiaceae — была сделана Ганьпеном (Gagnepain, 26). По полученным данным, Индо-Китай должен играть роль переходной области при распространении флоры тропической Азии через южный Китай в область умеренной флоры Азии.

Семейство Compositae представлено в Индо-Китае 8% своих родов, тогда как Euphorbiaceae — 17%, что указывает на более тропический характер последнего. Семейство Compositae имеет в Индо-Китае 6 эндемичных родов и 45 видов, тогда как Euphorbiaceae — 14 родов и 208 видов.

Следующая табличка иллюстрирует число общих родов во флоре Индо-Китая с флорами Индии, Нидерландской Индии и Китая.

Семейство	Индия	Китай	Нидерландская Индия
Compositae	110	90	51
Euphorbiaceae	122	77	71

Отсюда вытекает, что флора Индо-Китая наиболее тесно связана с Индией, затем с Китаем и слабее с имеющей наиболее тропический характер флорой Малезии. Исследование флоры Индо-Китая выявило также, что многие виды южного Китая имеют южные границы своего распространения значительно дальше, чем это раньше предполагалось,— на 1000—1400 км в глубь Индо-Китая.

Тропический Китай

Флора Китая, как это указал Гандель-Маццетти (Handel-Mazzetti, 31), не представляет собой единого целого. Китай является громадной страной с чрезвычайно разнообразными орографическими, эдафическими и, в особенности, климатическими условиями. Последние обусловили самостоятельное развитие флоры отдельных его областей. Значительная меридиональная протяженность территории Китая (на 40° широты) должна была сказываться уже на характере и исходной, третичной растительности, вследствие чего мы и для третичного времени не можем допустить однородность флоры на протяжении всего Китая: тем не менее очевидно, что различия в составе и характере флор отдельных областей были не так резки, как в настоящее время.

Несомненно, в пределах южного Китая сохранилась в наиболее неизменном виде третичная растительность Китая (за исключением, конечно, тех многочисленных мест, где она изменена деятельностью человека), о чем свидетельствует между прочим непосредственная связанность ее с флорой Индо-Китая и Индии.

К тропическому Китаю мы относим провинцию Гуандун, значительная часть которой лежит к югу от тропика Рака. Границы его как на западе с Индо-Китаем, так и на севере и востоке с центральными и

восточным Китаем не представляют резких демаркационных линий: флоры этих соприкасающихся областей переходят одна в другую.

Установить историческое прошлое видового состава флоры тропического Китая мы можем на основе анализа ее, который для всей провинции Гуандун выполнили Дун и Тутчер (Dunn a. Tutscher, 12), а Бентам (Bentham, 61) — для о. Гонконг, входящего в состав этой провинции.

Климат провинции Гуандун жаркий и в течение почти всего года влажный. Период сухих солнечных дней чередуется с периодом теплых тропических дождей. Общее количество выпадающих осадков превышает 1700 мм в год; они приносятся муссоном, дующим в течение 6—7 месяцев в году: с апреля по октябрь — ноябрь. Он сменяется противоположным зимним муссоном, несущим засуху. В это время небольшие речки высыхают, трава принимает коричневый оттенок.

Низменные долины сплошь заняты культивируемой растительностью (цитрусы, кукуруза, сахарный тростник, рами, бананы и др.).

Девственная флора, представленная по подсчету Меррилла (Merrill, 34) 3200 видами, в значительной части провинции уничтожена человеком. На побережье растут мангровые. В горах, за исключением самых недоступных мест, древесная флора также уничтожена человеком. Лишь ущелья заросли роскошной растительностью.[1] Эта тропическая и субтропическая растительность при подъеме в горы сменяется на высоких вершинах флорой умеренного пояса, среди которой имеется ряд обычных для последней родов.

Первичные леса, носящие ярко выраженный тропический характер с преобладанием вечнозеленых деревьев и кустарников, сохранились лишь в виде «священных рощ».[2] Анализируя видовой состав этих уцелевших остатков аборигенной тропической растительности, мы приходим к выводу, что большинство элементов, общих с таковыми Юньнаня и Кохинхины, представляет собой главным образом индийский элемент флоры; остальные частью являются общими с флорой Формозы и Японии, а незначительное число имеет чисто малайское происхождение или доходит до Австралии.

Эти черты мы найдем в характеристике флоры Гонконга, даваемой, как уже указано, Бентамом. Общий характер этой флоры дает все основания относить ее к флоре тропической Азии, северный и восточный пределы которой она и образует. Наиболее близка флора Гонконга к флоре северо-восточной Индии (Кхасиа, Ассам, Сикким) и связана с ней рядом переходов через посредство флоры провинции Гуандун.

К северу от Гонконга растительность резко изменяется. Немногие виды, распространенные от Гималаев до Японии, спускаются южнее Амои, причем тропический характер флоры уже совершенно исчезает. Связь с флорой Японии выражается в наличии менее 100 общих видов. С Австралией она сводится к наличию общих травянистых видов, найденных также и на промежуточных островах Тихого океана. Связь с флорой Америки осуществляется наличием общих видов, распространенных не только в тропической Америке, но и в тропических Азии и Африке, т. е., иначе говоря, пантропических видов.

Анализ элементов этой флоры, согласно тому же исследованию Бентама, выявляет преобладающий характер элементов флоры тропиче-

[1] Rhodomyrtus, Melastoma, Gordonia, Gardenia, Mussaenda, Strophantus, Rhaphiolepis, Pittosporum, Lespedeza, Eurya, Zanthoxylon, Diospyros, древовидные Euphorbiaceae, эпифитные орхидеи и гесперии.

[2] В их состав входят: Aquilaria grandiflora, Sterculia lanceolata, Aporosa leptostachya, Nephelium longana, Eugenia Milletiana, Garcinia multiflora, Bischofia javanica, Cinnamomum Burmanni, Ardisia pentagona, Helicia erratica и др.; среди травянистой растительности виды: Scitamineae, Liliaceae, Piperaceae и др., лианы Derris, Dalbergia, Apocynaceae, Asclepiadaceae и др.

ской Азии, в частности Индии. Мы можем их подразделить на 3 группы. Первую из них образуют виды, распространенные в областях Индии с влажным тропическим климатом, но также и в Малезии. Многие из них доходят до островов южной части Малезии и до Австралии. Многие в Гонконге имеют северный предел своего распространения и только немногие идут еще севернее, доходя в некоторых случаях до Японии. Большое количество видов распространено также во влажных областях тропической Африки.

Вторую группу образуют виды, общие с флорой Малайского п-ова и Малезии. Многие из них распространены и в Индии, доходя на запад до Хиттагонга и Бенгалии; несколько видов растет и на Цейлоне; немногие входят в состав тропической флоры Африки. В центральной, т. е. засушливой, Индии эти виды неизвестны. Многие доходят до С.-В. Австралии. Они должны быть также представлены в промежуточных областях Индо-Китая. К этой же группе относятся виды, связанные через посредство Филиппин с флорой Гонконга.

В третью группу входят виды, общие с жаркими, влажными гористыми областями северо-восточной Индии — Кхасиа и Ассама. Многие из них распространены вдоль Гималаев, а также на некоторых горах других районов Индии; но не найдены ни в южной части Индии, ни на Малайском п-ове. Северный предел распространения этих элементов лежит в восточной части Центральной Азии и Китая, немногие доходят до Маньчжурии и Японии и очень незначительное число — до Филиппин. Таким образом, мы здесь имеем тот же характер дифференцировки тропической флоры на элементы влажных тропических лесов и на более умеренные, связанные с горными возвышенностями и потому получившие возможность большого распространения на север.

Вторую по значению категорию видов образуют элементы собственной китайской флоры, отсутствующие к западу или югу от Китая. Многие из них распространены только в южном Китае и лишь некоторые доходят до Бейпина и Японии. К третьей категории относятся растения умеренной Азии: Сибири, Даурии, Маньчжурии и Японии, для которых Гонконг является южным пределом распространения. Наконец, последнюю категорию образуют эндемичные виды, число которых во времена Бентама было значительно, но с тех пор по мере изучения флоры Китая все более и более сокращалось.

Таблица, составленная Бентамом, дает представление о только что намеченных соотношениях во флоре Гонконга. Хотя приведенное в ней количество видов уже не соответствует современным данным, тем не менее соотношения их, за исключением лишь эндемичных видов, остались, повидимому, те же.

Число видов флоры Гонконга, соответственно их географическим ареалам

Элементы флоры	Деревья и деревянистые растения	Травы и травянистые растения	Отношение деревянистых растений к травянистым	Всего видов
Тропической Азии	48	350	1 : 7.292	398
Северо-восточной Индии . . .	34	85	1 : 2.500	119
Юго-восточной Индии	24	50	1 : 2.083	74
Архипелага Тихого океана . .	20	36	1 : 1.800	56
Китая	102	85	1 : 0.833	187
Эндемичные	94	65	1 : 0.691	159
Умеренной Азии	1	9	1 : 9.000	10
Всего	323	680	1 : 2.605	1 003

Итоги изучения

Резюмируя все вышеизложенное, мы можем констатировать наличие в пределах тропической Азии области — Малезии, сохранившей до настоящего времени свой третичный облик, не нарушенный тем частичным обменом форм, который происходил при возникновении тех или иных связей между ее островами. В состав этой флоры в третичном периоде входила и Индия, а также и остальные части тропической Азии. В дальнейшем, с изменением географического положения и климатических условий этих частей Азии, в них начался процесс дифференциации флоры в направлении обеднения ее гигрофитными элементами. В связи с этим центры развития ряда родов сосредоточились исключительно в Малезии, в материковых же частях тропической Азии сохранились лишь их остатки, свидетельствующие о прежнем положении центров их ареалов.

Для понимания истории развития флоры можно пользоваться не только анализом образующих ее элементов, но также монографическим изучением характерных для этой флоры родов. История распространения таких родов может явиться наилучшим итогом развития флоры, в состав которой они входят. Таким характерным для флоры Малезии и Индии является, например, известное насекомоядное растение — Nepenthes. Ареал этого рода простирается на запад до Сейшельских о-вов и Мадагаскара, на восток — до Филиппинских о-вов, но не доходит до Формозы, на юг идет до Новой Гвинеи и Новой Каледонии, на север — до Цейлона, гор Кхасиа в Индии, Малайского п-ова и южного Китая. В Африке и Америке этот род отсутствует, а в Австралии он был найден лишь на п-ове Мыс Иорк. Такие границы ареала находятся в соответствии с наличием влажных и жарких климатических условий, так как Nepenthes является характерным представителем растительности влажных тропических лесов. Отсутствие же его в тропической Африке объясняется уже историческими причинами, на чем мы сейчас и остановимся. Ограниченность распространения в Австралии и отсутствие его в западной Индии объясняются недостатком влаги и продолжительностью засушливого периода.



Рис. 3. Ареал рода Nepenthes. Заштрихован общий ареал; изолировано в западной части: *I* — N. destillatoria, *II* — N. madagascariensis, *III* — N. Pervillei, *IV* — N. khasiana. Обведен линией ареал N. mirabilis (Danser, 1928).

Дансер (Danser, 28) в монографии, посвященной этому роду, приводит для Малезии 65 видов Nepenthes; кроме них, 4 вида[1]

[1] N. distillatoria — Цейлон, N. khasiana — горы Кхасиа, N. Pervillei — Сейшельские о-ва, N. madagascariensis — Мадагаскар.

имеют очень ограниченное распространение, будучи сосредоточены в западной и северо-западной частях ареала рода. Из указанных 65 видов с горными возвышенностями, а иногда лишь с одной горной вершиной связано распространение 25 видов, 13 растут на горах Борнео, 2 — Минданао, 2 — Палована, 2 — Кохинхины и 13 — Новой Гвинеи. Остальные виды имеют весьма различные ареалы. Из них

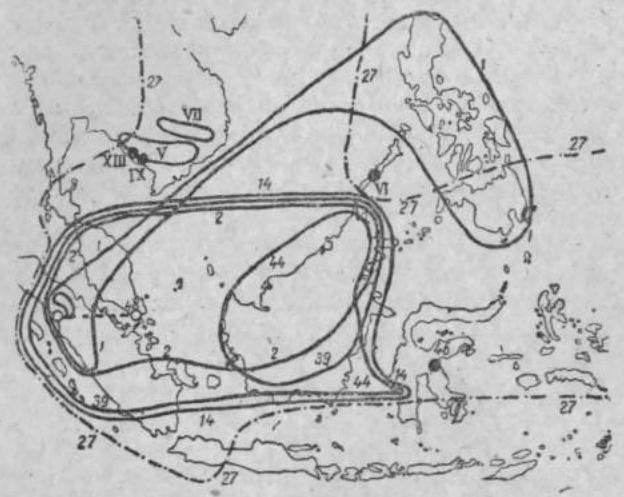


Рис. 4. Ареал распространения секции Vulgatae рода Nepenthes в западной части Малайского архипелага. Виды: *1* — N. alata; *2* — N. albomarginata, *14* — N. gracilis, *27* — N. mirabilis (см. рис. 5), *39* — N. Reinwardtiana, *44* — N. tentaculata, *45* — N. tobaica, *46* — N. tomoriana, *48* — N. trichocarpa, *V.* — N. Thorelii, *VI* — N. philippinensis, *VII* — N. anamensis, *VIII* - N. Geoffrayi, *IX*,— N. kampotiana (Danser, 1928)

3 широко распространены, занимая значительную часть ареала рода, а остальные 33 имеют более ограниченные ареалы; центрами их сосредоточения являются: во-первых, главный центр — западная Малезия, от Малайского п-ова до границы Зондского шельфа, во-вторых Новая Гвинея (один из видов растет и на Новой Каледонии) и, в-третьих, Филиппины.



Рис. 5. Ареал распространения секции Vulgatae рода Nepenthes в восточной части Малайского архипелага. Виды: *27* — N. mirabilis (см рис. 4). *30* — N. neoguineensis, *33* — N. paniculata, *34* — N. papuana, *50* — N. Vieillardii (Danser, 1928)

Виды Nepenthes Малезии представляют в значительной своей части еще молодые виды, что выражается в их близости, трудной разграничиваемости друг от друга, а также в характере географического распространения. Это проявляется между прочим и в том, что ряд

таких видов приурочен, как мы указывали, к очень ограниченным ареалам, иногда лишь к одной горной вершине.

Обращаясь для определения центра происхождения рода к филогенетически наиболее древним видам, мы найдем, что они относятся к секции Vulgatae. Эта секция характеризуется наиболее примитивными чертами строения видов и в составе ее имеются, соответственно теории Виллиса, виды с ареалами, наиболее обширными в пределах рода Nepenthes. Но к этой же примитивной группе относятся и указанные выше виды, имеющие оторванные от общего ареала, изолированные местообитания.

Автор, опираясь на теорию происхождения материков Вегенера, таким образом рисует историю развития рода Nepenthes. Род должен был возникнуть в конце мелового периода в Индии, в то время расположенной значительно южнее, чем в данное время, на самом экваторе и связанной с Мадагаскаром, прилегавшим к южной части Индии, а также с современными островами Малезии, образовывавшими единую сушу. Отсюда этот род распространился по всем направлениям, в том числе на запад, но достиг Мадагаскара уже к началу третичного периода, когда связь последнего с Африкой оборвалась, чем и объясняется отсутствие его в тропической Африке [1]. Мадагаскар, Сейшельские о-ва и Цейлон отделились от Индии в начале третичного периода, когда на них могли получить распространение лишь исходные, наиболее примитивные виды секции Vulgatae. Этим объясняется изолированный современный ареал N. distillatoria, N. madagascariensis, N. Perrillei, являющихся, повидимому, потомками древних представителей этого рода в западной части ареала Nepenthes.

Индия, являвшаяся центром возникновения Nepenthes, с изменением своего положения — продвижением из экваториальных широт к северу — уже не соответствовала по своим климатическим условиям экологии Nepenthes. Между тем материковые массы, разбившиеся в дальнейшем на острова современного Малайского архипелага, благодаря своему экваториальному положению, явились наиболее благоприятной территорией для развития этого рода. Этими обстоятельствами и объясняется бедность Индии видами Nepenthes и, наоборот, сосредоточение их в пределах западной Малезии, куда передвинулся центр ареала рода. В дальнейшем, когда Новая Гвинея и сопровождающие ее, ранее, несомненно, более с ней связанные острова архипелага Луизиады и Новая Каледония приблизились к Молуккским о-вам, что могло иметь место лишь в начале четвертичного периода, на них перешли некоторые из широко распространенных видов Nepenthes, успевших в дальнейшем образовать в западной части Новой Гвинеи новые формы.

Не менее характерно для тропической Азии семейство ароидных — Araceae, изученное Энглером (Engler, 09) с точки зрения значения его для деления тропической и восточной Азии на ботанико-географические области. Araceae, за немногими исключениями, к которым относятся, например, некоторые виды родов Acorus и Arum, являются типично выраженными представителями наиболее влажных тропических дожде-

[1] Такими же древними элементами флоры тропической Азии, имеющими своим центром развития Малезию, является еще ряд видов. Они распространились на запад, но не достигли Африки ввиду происшедшего разъединения этой части Азиатского материка, в состав которой входили современные острова Малезии; если же и достигли, то незадолго до этого разъединения, вследствие чего они в Африке представлены единичными видами, к которым относится, например, род Melastoma, на запад идущий не дальше Сейшельских о-вов, род Dianella, распространенный по всей Малезии, но доходящий только до Мадагаскара. Точно так же не доходят до Африки или представлены единичными видами роды: Adinandra, Moesa, Pygeum, Eugenia, Syzygeum, Embelia, Ardisia, Alyxia, Strobilanthes и др.

вых лесов. Ареал ароидных относится к числу таких ареалов, которые определяют отнесение флоры, в составе которых они находятся, к тропической флоре даже и в том случае, если они выступают за пределы тропиков.

Центром наибольшего развития семейства ароидных является западная Малезия и в особенности Малайский п-ов и Борнео. На юге Суматры виды начинают уже убывать, но бо́льшая часть встречающихся здесь видов является эндемичной. Это убывание еще резче на Яве, Тиморе и отсюда вплоть до С.-В. Австралии. На Целебесе и Молуккских о-вах число видов и процент их эндемичности выше, по направлению же к Филиппинам, Формозе и о-вам Лю-кю оно все более и более убывает. В восточной Малезии идет такое же обеднение этого семейства, хотя еще и представленного одиночными, своеобразными видами на о-вах Фиджи и Самоа. Два вида (Cytrosperma edule и Epipremnum pinnatum) растут еще на Каролинских и Марианских о-вах.

Наоборот, к северу в Бирме, Юньнане мы находим большее количество видов и больший эндемизм, выражающийся даже в наличии эндемичных родов. Богаты ароидными также Ассам и горы Кхасиа до высоты 2300 м. Выше встречаются лишь уже виды подсемейства Aroideae. Представители последнего идут и дальше на запад, в Афганистан, где они связываются с ароидными Средиземноморской области и Центральной Азии, и в Аравию, откуда немногие виды доходят до тропической Африки. Виды подсемейства Aroideae входят в состав субтропической флоры, определяя своим наличием переход в нее тропической флоры.

Немногие виды Araceae растут в области Нижнего Ганга в Бенгалии; значительное их число имеется на Цейлоне и на Малабарском побережье Индии. Центральная Индия бедна представителями этого семейства, хотя в числе произрастающих в ее пределах имеются не только эндемичные виды, но и эндемичный род (Plesmonium).

Богатство видами этого семейства Малайского п-ова снижается на восток, тем не менее в Сиаме, Кохинхине и Тонкине еще представлены все подсемейства Araceae, в том числе эндемичным родом (Pseudodracontium) и многими эндемичными видами. В пределах Китая идет еще большее обеднение семейства, отдельные представители которого доходят все же до северного Китая, Формозы и южной Японии.

Точно так же, как и у рода Nepenthes, у рода Pothos, имеющего сходный с ним характер развития, центром которого является сейчас Малезия, только один вид распространен на запад от Индии на Коморских и Маскаренских (Иль-де-франс) о-вах, а также в северной части Мадагаскара. Распространение этого рода на запад, очевидно, имело место в начале третичного периода, когда эти острова были еще связаны с Индией, но до Мадагаскара он достиг уже после отделения от него Африки.

В то время как род Pothos, так же как и Nepenthes, в Африке совсем не встречается, в составе флоры последней имеются виды других родов Araceae. Но эти виды ксерофитного типа проникли в Африку уже позже через Афганистан и Аравию. Так, род Sauromatum включает лишь 2 вида, из которых один растет в засушливых областях Индии (Бомбей, Конкан, Пенджаб, северо-западные Гималаи до 1600 м над уровнем моря), другой же, очень близкий к азиатскому — S. nubicum — в тропической Африке (Абиссиния, область восточного Шари на 8°30′ с. ш. Килиманджаро до 1800 м над уровнем моря и Ангола). Точно так же широко распространенный род Arisaema, включающий 69 видов, распространенных в Малезии и Ю.-В. Азии, за исключением 2 видов в С. Америке и 2 — в Мексике, имеет еще 1 вид, растущий в Тибете, к северо-западу от Сиккима, в умеренной

части Гималаев от Кумаона до Кашмира, в Афганистане и Аравии, 2 вида в Абиссинии и 2 в Центральной Африке.

Таким образом, мы должны считать, что и здесь центром происхождения семейства Araceae была Ю. Азия, частью которой являлась в то время современная западная Малезия. В дальнейшем, с изменением климатических условий в пределах Индии, вследствие изменения ее положения по отношению к экватору, произошло обеднение этой страны представителями семейства Araceae, центр развития этого семейства передвинулся в пределы Малезии, острова которой отделились от Азии и находятся и в настоящее время в области экваториальных широт.

ЛИТЕРАТУРА

Голенкин. М. И. Победители в борьбе за существование. Труды Ботанического института Московского университета. М. 1927.

Криштофович А. Н. Климаты прошлого северной полярной области. Природа, № 4, 1932.

Криштофович А. Третичные флоры северной полярной области и теория Вегенера. Известия Всес. геол.-развед. объед. 51, 1932.

Криштофович А. Н. Курс палеоботаники. Изд. 2-е, Л.-М. 1934.

Berry W. The Past Climate of the North Polar Region. Smithsonian Misc. Collections, v. 82, № 6, 1930.

Gothan W. Pflanzengeographisches aus der paläosoischen Flora mit Ausblicken af die mesosoischen Folgefloren. Engler's Bot. Jahrb., Bd. 52, 1915.

Knowlton F. H. Plants of the Past. 1927.

Koeppen W. u. Wegener A. Die Klimate der geologischen Vorzeit. 1924.

Seward A. C. Plant Life through the Ages, Cambridge, 1931 (русский перевод под ред. А. Н. Криштофовича: Сьюард, Растения и века, Л.-М. 1936).

Agherkar Sh. Die Verbreitungsmittel der Xerophyten, Subxerophyten und Halophyten des nordwestlichen Indiens und ihre Herkunft. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 56, Beibl., № 124, 1924.

Beccari O. Malesia, I—III, 1872—1886.

Beccari O. Beiträge zur Pflanzengeographie des Malayischen Archipels. Engl. Bot. Jahrb., 1, 1881.

Bentham G. Flora Hongkongensis. London, 1861.

Berlioz J. Célébes, Lombok et la «ligne de Wallase». C. R. de la Soc. de biogéographie, 14, № 117, 1937.

Chodat R. Die geographische Gliederung der Polygala-Arten in Afrika. Ein Beitrag zur Pflanzengeschichte Afrikas. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 50, Suppl., 1914.

Colani M. Etude sur les flores tertiaires de quelques gisement de lignité de l'Indochine et de Junnan. Bull. du service géol. de l'Indochine, 8, fasc. 1, 1920.

Croizat L. A Early Tertiary Relict in Malaya. Euphorbia Ridleyi and its Position in the Linnean Genus. The Gardens Bull. Straits Settlements, Singapore, IX, p. 2, 1937.

Danser B. H. Die Polygonaceen Niederländisch Ostindien. Bull. Jard. Bot. Buitenz., sér. III, v. VIII, livr. 2—3, 1927.

Danser B. H. The Nepenthaceae of the Netherlands Indies. Bull. Jard. Bot. Buitenz., ser. III, v. IX, livr. 3—4, 1928.

Dickerson R. E. Review of Philippine Paleontology. Philip. Journ. of Sci., XX, № 2, 1922.

Dickerson R. E. The Development of Bagnio Plateau. A. Study in Historical Geology and Physiography in the Tropics. Philip. Journ. of Sci., XXIII, № 5, 1923.

Dickerson R. E. Floristic and Faunistic Provinces and Subprovinces of the Philippines. Overdruck uit Handel. Nederl. Ind. Natur. Wetersch. Congres Buitenzorg., 1924.

Dickerson R. E. Tertiary Palaeogeography of the Phillippines. Philip. Journ. of Sci., XXV, № 1. 1924 (a).

Diels L. Die pflanzengeographische Stellung der Gebirgsflora von Neu-Guinea. Ber. d. freien Verein Pflanzengeogr., 1921.

Diels L. Die Dipterocarpaceen von Papuasien. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 57, 1922.

Diels L. Beiträge zur Flora des Sarunaget-Gebirges. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 26, H. 5, 1929.

Diels L. Ein Beitrag zur Analyse der Hochgebirgs-Flora von Neu-Guinea. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 63, 1930.

Dingler H. Zur ökologischen Bedeutung der Flügel der Dipterocarpaceen-Früchte. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 50, Suppl., 1914.

Docters van Leeuwen W. M. Botanical Results of a Trip to the Salajar Islands. Blumea, II, № 4. 1937.

Docters van Leeuwen W. M. Botanical Results of a Trip to the Salajar Islands. Blumea, II. 1937.

Dunn S. T. and Tutcher W. J. Flora of Kwangtung and Hongkong. Kew Bull. Addit., ser. X, 1912.

Edwards N. On some Tertiary Plants from South-East Burma. Geol. Mag. v. 60, 1928.

Emberger L. Contribution à la connaissance de cèdres et en particulier du teodare et du cèdre de l'Atlas. Rev. bot. appl., v. 18, № 198, 1938.

Engler A. Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärperiode, II, Kap. 13, 1882.

Engler A. Die Bedeutung der Araceen für die pflanzengeographische Gliederung des tropischen und extropischen Ostasiens. Sitz. ber. Preuss. Akad. Wiss., Bd. 52, 1909.

Engler A. Zustimmende Bemerkungen zu Herrn Elmer D. Merril's Abhandlung über die pflanzengeographische Scheidung von Formosa und den Philippinen. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 58, 1923.

Ettingshausen C. Beitrag zur Kenntnis der Tertiärflora der Insel Jawa. Sitzber. Akad. Wiss., Wien, 1 Abt., 1883.

Ettingshausen C. Zur Tertiärflora von Sumatra. Sitzber. Akad. Wiss., Wien, 1 Abt., 1883.

Ettingshausen C. Zur Tertiärflora von Borneo. Sitzber. Akad. Wiss, Wien, 1 Abt., 1883.

Gagnepain M. Contribution à l'étude géo-botanique de l'Indochine. Ann. Mus. Colon. Marseille, 4 sér., IV. 1926.

Geyler Th. Ueber fossile Pflanzen von Labuan-Vega Expedit. Vetenskap. Jakttag., 1887, IV; по реф. Энглера, Engl. Bot. Jahrb., Bd. 10, 1889.

Gibbs L. S., Dutch N. W. New Guinea. A Contribution to the Phytogeographie and Flora of the Afrik Mountains. London, 1917, по реф. K. Krause, Engl. Bot. Jahrb., Bd. 56, 1921.

Hallier H. Die Zusammensetzung und Herkunft der Pflanzendecke Indonesiens. *In*: Elbert J., Die Sunda Expedition, Ver. f. Geogr. u. Statist., Frankf. a. M., 1912, II; по реф. Дильса, Engl. Bot. Jahrb., Bd. 49, 1913.

Handel-Mazzetti H. Die pflanzengeographische Gliederung und Stellung Chinas. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 64, H. 4, 1931.

Lam H. J. De Vegetatie en de Flora van Nieun Guinee. Overgedr. uit «Nieun Guinee», Dell. 1.

Lam H. J. Some Remarks on the Genetic Phytogeography of the Malay Archipelago. Ann. Jard. Bot. Buitenz., v. 37, 1927.

Lam H. J. Een plantengeografisch Dorado. Handel. van het Vierde Ned. Ind. Natuurwetenschapp. Congres, 1927.

Lam H. J. Miangas (Palmas). Batavia, 1932.

Lam H. J. Materials towards a Study of the Flora of the Island of New Guinea. Blumea, 1. 1934.

Lam H. J. Phylogeny of Single Featores, as Mustrated by a Remarkable New Sapotaceous Tree from British Malaya (Madhuca Ridleyi n. sp.). Gard. Bull. Straits Settlements, IX, № 1. 1935.

Lam H. J. On a Forgotten Floristic Map of Malaysia (H. Zollinger, 1857). Blumea suppl., I, 1937.

Merrill E. The Malayan, Australian and Polynesian Elements in the Philippine Flora. Ann. Jard. Bot. Buitenz. Suppl. 3, 1909.

Merrill E. D. Die pflanzengeographische Scheidung von Formosa und den Philippinen. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 58, 1923.

Merrill E. D. Distribution of the Dipterocarpaceae. Origin and Relationschips of the Philippine Flora and Causes of the Differences between the Floras of Eastern and Western Malaysia. Philip. Journ. of Sci, v. 23, № 1, 1923.

Merrill E. D. A Enumeration of Phillippine Flowering Plants, IV. 1926.

Heer O. Beiträge zur fossilen Flora von Sumatra. Denkschr. Schweiz. nåturf. Ges., 1879.

Hooker J. D. Flora Indica. Introductory Essay, 1855.

Hooker J. The Flora of British India. Journ. of Bot., v. 42, 1904.

Hooker J. Botany in the imperial Gazette of India. New Edit., I. 1907.

Koch Fr. Das Ursprungsgebiet der Mangroreformation. Fedde's Repert. Sp. nov. Beih., Bd. 101.

Koster J. Th. The Compositae of the Melay Archipelago (Phytogeographical Notes, p. 360) Blumea, 1935, I, № 3.

Kräusel R. Ueber einen fossilen Baumstamm von Bolang (Jawa). Ein Beitrag zur Kenntnis der fossilen Flora Niederländisch-Indiens. Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam, 25, № 1—2, 1922.

Kräusel R. Nipadites borneensis n. sp. — eine fossile Palmenfrucht aus Borneo. Senckenbergiana, V, H. 3/4. 1923.

Kräusel R. Der Stand unserer Kenntnisse von der Tertiärflora Niederlandisch-Indiens. Gedenkboek Verbeek. Verhandl. Geol. Mijnb. Genootsch. Nederl. en Kolonien, Geol. ser., VIII. 1925.

Kräusel R. Ueber einige fossile Hölzer aus Jawa. Leidsche geolog. Mededel., 1926, II.

Kräusel R. Fossile Pflanzen aus dem Tertiär von Sub-Sumatra. Beitr. zur Geol. u. Paläont. von Sumatra. Verhandl. Geol. Mijnb. Genootsch. Nederl. en Kolonien, Geol. ser., IX, 1929.

Lam H. J. Further Studies on Malayan Sapotaceae (Phytogeographical, p. 384). Bull. Jard. Bot. Buitenz., ser. III, v. VIII, livr. 4, 1927.

Merrill E. D. Some Polynesian Botanical Problems of Fundamental Importance. Proc. Third Pan-pacif. Sci. Congr., Tokyo, I. 1928.

Merrill E. D. The Gymnosperms of Malaysia the Philippines and Polynesia. Proc. Fifth Pacif. Scf. Congr. Canada, IV. 1933.

Merrill E. D. Uncrecorded plants from Kwangtung Province. Lignan Sci. Journ., v. 13, № 1. 1934.

Merrill E. D. Some Malaysian Phytogeographical Problems. Gard. Bull. Straits Settlements, Singapore, IX, p. 1. 1935.

Merrill E. D. Malaysian Phytogeography in Relation to the Polynesian Flora. Essays in Geobotany in honor of W. A. Setchell, 1936.

Molengraaf G. A. F. Modern Deep-Sea Research in the East Indian Archipelago. Gecrg. Journ., v. 57, № 2, 1921.

Posthumus O. On Palaeobotanical Investigations in the Dutch East Indies, and Adjacent Regions. Bull. Jard. Bot. Buitenz., ser. III, v. 10, livr. 3. 1929.

Posthumus O. De Palaeontologie en Stratigraphie van Nederlandsch East Indie. Plantae in Feedsbundel K. Martin. Leidsche Geol. Meded., V (приведена полная библиография палеоботанических работ).

Reid E. M. and Chandler M. E. The London Clay Flora. London, 1933.

Ridley H. N. Origin of the Flora of the Malay Peninsula. Blumea, Suppl. I, 1937.

Robinson C. B. The Geographic Distribution of Philippine Mosses. Philip. Journ. Sci., IX. 1914.

Rolfe R. A. On the Flora of the Philippine Islands and its Probable Derivation. Journ. Linn. Soc. Bot., XXI, 1884.

Sahni B. Recent Advances in Indian Palaeobotany, Lucknow, 1938.

Seward A. C. Dycotyledoneous Leaves from the Coal Measures of Assam. Records Geol. Surv. of India, v. 42, part 2, 1912.

Schenk. Die von den Gebrüdern Schlagintweit in Indien gesammelten fossilen Hölzer. Engl. Bot. Jahrb., III, 1882.

Schimper A. F. Die Gebirgswälder Java's. Forstlich.-naturwissenschaftliche Ztschr., II. 1893.

Schlechter R. Pflanzengeographische Gliederung der Insel Neu-Caledonien. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 36, 1905.

Schmucker Th. Beiträge zur Kenntnis der Hochgebirgsflora Java's und Theorie der Pflanzenausbreitung. Beih. z. Bot. Cbl., Abt. 2, Bd. 43, 1927.

Schuster J. Monographie der fossilen Flora der Pittecanthropos-Schichten. Abh. d. k. Bayer. Akad. Wiss. Math.-phys. Klasse, XXV, Abh. 6. 1911.

Slooten van D. F. The Dipterocarpaceae of the Dutch East Indies. IV. The Genus Vatica. Bull. Jard. Bot. Buitenz., v. IX, livr. 1—2, 1927.

Stapf O. On the Flora of Ut. Kinabalu. Trans. Linn. Soc., 2 Ser., VII. 1894.

Steenis van C. G. Malayan Bignoniaceae, their taxonomy, origin and geographical distribution. Rec. trav. botan. néerl., v. 24, 1927.

Steenis van C. G. The Styracaceae of Netterlands India. Phytogeograhical Remarks. Bull. Jard. Bot. Buitenz., ser. III, l. 12, livr. 2, 1932.

Steenis van C. G. Botanical Results of a Trip to the Anambas and Hatoena Islands. Bull. Jard. Bot. Buitenz., ser. III, vol. 12, livr. 2, 1932.

Steenis van C. G. Report of a Botanical Trip to the Ranau Region South Sumatra. Plant-geographical Remarks. Bull. Jard. Bot. Buitenz., ser. III, v. 13, livr. 1, 1922.

Steenis van C. G. On the Origin of the Malaysian Mountain Flora. Bull. Jard. Bot. Buitenz., ser. III, p. 1, v. XIII, livr. 2, 1934; p. 2, v. XIII, livr. 3, 1935; p. 3, v. XIV, 1936.

Steenis van C. G. On the Application of the Ferns Malaysia and Malaya in Plant Geography. The Gard. Bull. Straits Settlements, Singapore, IX, p. 2, 1937.

Stewart R. Some Observations on the Flora of the Northwest Himalaya. Torreya, v. 15. 1915.

Warburg O. Beiträge zur Kenntnis der papuanischen Flora. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 13, 1891.

Warburg O. Bergpflanzen aus Kaiser Wilhelms-Land. Engl. Bot. Jahrb., XVI, 1893.

Warburg O. Vegetationsschilderungen aus Südost-Asien, Engl. Bot. Jahrb., XVII, 1893.

Warburg O. Monsunia. Beiträge zur Kenntnis der Vegetation des südostasiatischen Monsungebietes. 1, 1900.

Wodehause R. P. The Pleistocene Pollen of Kashmir. Mem. Connect. Acad., IX;, 1935; по реф. в Paläont. Zbl., Bd. 12, № 1. 1938.

ГЛАВА III

ИСТОРИЯ ПАЛЕОТРОПИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ АФРИКИ

Развитие флоры Африки представляет собой связный процесс, охватывавший весь материк в целом и протекавший в направлении видоизменения тропической флоры, ядро которой сохранилось до настоящего времени, к северу и к югу от экватора, а также с запада на восток в пределах тропических широт. Это видоизменение, выражавшееся в исчезновении гидрофитных элементов и замене их ксерофитными, связано с изменением климатических условий, главным образом с уменьшением влажности климата. Вследствие этого правильнее было бы рассматривать эту флору в целом, и если мы в этой главе выделяем лишь тропическую Африку, то лишь потому, что северная ее часть теснейшим образом связана как флористически, так в прежнее время и территориально с Южной Средиземноморской Европой и Ю. Азией, а южная часть характеризуется своеобразными чертами, что требует отдельного рассмотрения.

Сведения об ископаемой третичной флоре Африки, к сожалению, чрезвычайно скудны и по ним очень трудно судить об истории ее развития. За исключением нескольких работ, посвященных ископаемым древесинам Египта, нам известны лишь немногие работы, касающиеся отдельных ископаемых растений. Окаменелые деревья, находимые в Египте и Нубии на большом пространстве в таком большом количестве, таких размеров и столь разнообразные, как нигде в мире, были известны уже в XVIII столетии. Их описанию посвящен ряд работ (Unger, 83; Engelhardt, 07; Schuster, 10 и др.), сводку которых дали Крайзель и Штромер (Kräusel u. Stromer, 24).

Согласно Кеппену и Вегенеру (Koeppen u. Wegener, 24) Египет в каменноугольный период лежал в южной пустынной зоне, тогда как сейчас он находится в аналогичной северной зоне. Должен был наступить такой момент, когда экватор, перемещаясь с севера на юг, проходил через Египет. Таким временем может быть лишь олигоцен; следы засушливого периода доходят до эоцена. В миоцене начинает вновь устанавливаться, а в плиоцене уже господствует пустынный характер климата, длящийся с короткими перерывами до настоящего времени. Таким образом, с эоцена до половины миоцена, с максимумом в олигоцене, в Египте должны были существовать влажные условия климата, обеспечивавшие возможность произрастания тропической и субтропической лесной растительности.

Общий обзор

В то время как Южная и Средняя Европа начиная с триаса и до начала третичного периода была изрезана морями, фактически разделившими ее на ряд больших островов, к югу от Тетиса находился сплошной материк Африки, связанный еще к тому же в то время со всеми остальными материками. Эта связь с Европой и Ю. Азией оборвалась лишь в плиоцене с образованием грабена Красного моря, отделившего, за исключением узкого соединения в месте современного Суэцкого канала, Аравию от Африки.

В начале четвертичного периода образование Гибралтара и превращение Мальты и Сицилии в острова повлекли за собой отделение Африки от Европы. Значительно раньше, в самом начале третичного периода, прекратилась непосредственная связь Африки с Индией через Мадагаскар, превратившийся в остров. В меловом или начале третичного периода Африка отделилась от Ю. Америки, а в юрском меловом периоде — от Австралии.

Эти геологические данные указывают на то, что больше всего Африка должна быть связана флористически с Средиземноморской Европой и Азией через посредство Аравии, меньше — с Индией через посредство Мадагаскара и еще меньше — с Ю. Америкой. Непосредственная связь с флорой Австралии прекратилась слишком рано и потому не могла сильно отразиться на современной флоре покрытосеменных растений; только немногие наиболее древние их роды могли существовать уже в то время, когда еще имелось это соединение.

В течение всего своего существования лишь незначительная часть Африки — и притом не надолго — покрывалась водами моря. Так, во второй половине третичного периода Нижний Египет и Триполис в начале этого же периода и в меловом периоде С.-З. Африка (Марокко, Алжир, Тунис, значительная часть северной и средней Сахары) были морским дном. Но вся остальная часть африканского материка в течение всего этого времени возвышалась над уровнем моря, представляя собой громадную древнюю сушу.

В конце каменноугольного и начале пермского периодов Ю. Африка подверглась сильному оледенению. Оттаивавшие ледники образовали большие озера, отложившие на своем дне песчаники современного Карру.

От других материков Африка отличается незначительным расчленением своего рельефа и береговой линии. На юге Африки, на юг от Трансвааля и в пределах Капской области, с востока на запад, продолжаясь вдоль западного побережья на север в пределах областей Нами и Дамара, тянется другой древний хребет, образованный в значительной своей части гранитами. Вершины его превышают 2000 м, а в некоторых случаях, например Драконовы горы, достигают 3400 м. К северу от этого хребта, близ восточного побережья Ю. Африки, но в глубь материка, между реками Лимпопо и Замбези, лежит также древняя возвышенность, отдельные вершины которой достигают 2000 м.

Эта южноафриканская дуга горных систем, обращенная вогнутой частью к северу, упирается своими концами в аналогичную горную дугу, обращенную своей вогнутой частью как раз в обратном направлении — на юг. Эта горная система, начинаясь в юго-западной части Африки, в Анголе, идет вдоль западного побережья, переходит в восточную часть Африки, охватывая центральноафриканскую область озер, и заканчивается в Абиссинии и Эритрее. Вершины этого хребта достигают 3000—4000 м (Абиссиния) и даже 6010 м (Килиманджаро). Смыкание этих двух горных систем чрезвычайно важно для понимания ботанико-географических взаимоотношений флоры Африки.

Горы Ц. и Ю. Африки лишены непосредственной связи с евразиатскими горными цепями, идущими в широтном направлении с востока на запад; связующим звеном между ними и евразиатскими хребтами служат возвышенности Абиссинии, продолжение которых в третичном периоде составляли горы Аравии.

Вершины только немногих гор Африки, как Килиманджаро, Кения, Рувензори, покрыты снегом, питающим реки, которые снабжают своей водой долины нижней зоны.

Горный рельеф Ц. Африки сменяют в трех местах большие низменности; экваториальная область р. Конго, область Верхнего Нила, переходящая в Ливийскую пустыню, и область оз. Чад.

Море, покрывавшее, как указано выше, в меловом периоде современную пустыню Сахару, доходило на юг до Хартума и Артабары и покрывало также Триполис и Ливийскую пустыню; в третичном периоде оно значительно уменьшилось и простиралось на юг до 28° с. ш. В это время Абиссинские возвышенности находились в непосредственном соединении с Йеменом и Аравией, что для понимания истории флоры Африки является весьма существенным моментом.

На северо-западе, изолированно от остальных горных массивов Африки, возник в начале третичного периода Алжирский и Тунисский Атлас; Марокканский Атлас сформировался несколько раньше. Вершины последнего достигают 4500 м н. у. м. и еще в июне снег доходит до 2500 м н. у. м. На восток Атласский хребет снижается и в Тунисе не превышает 1600 м, но тем не менее зимой он покрыт снегом.

Соединение Пиренейского п-ова с Марокко является вполне достоверным, наличие же связи Марокканского Атласа с Канарскими о-вами еще не вполне установлено, как и соединения о-вов Зеленого мыса с африканским материком. Все эти острова имеют вулканический характер, хотя их подводное основание и невулканического (у группы островов Мадейры — мелового и третичного) происхождения.

Иначе обстоит с островами, прилегающими к побережью В. Африки. Остров Сокотра с достигающей 1419 м вершиной гор и мелкие острова, лежащие между ним и Африкой, относятся к дотретичному периоду и представляют собой остаток вдававшегося дальше на восток побережья Африки, по всей вероятности находившегося в связи с Аравией.

Мадагаскар, соединявшийся с Индией и в то время простиравшийся дальше на юг,

в начале третичного периода отделился от Африки. Лежащие к северо-западу от Мадагаскара Коморские о-ва отделились от него и от материка в середине третичного периода. Раньше произошло отделение островов Альдабра, Сейшельских, Амирантских и смежных с ними, представляющих собой остаток соединения Африки с Индией. Такое же происхождение имеют и Маскаренские о-ва (о. Маврикия и о. Реунион). Все эти группы островов, образуя часть мадагаскарской флористической области, вследствие их изоляции, отличаются большим эндемизмом и своеобразием своей флоры.

Климатические условия Африки могут быть охарактеризованы, по Кеппену, следующим образом. По обе стороны экватора, от западного берега до оз. Виктория, расположена узкая зона влажного экваториального климата, доходящая на севере только до 1° с. ш., а на юге до 8° с. ш. С севера, юга и востока к ней примыкают зоны саванн с резко выраженным, большей частью двукратным, засушливым периодом. Между саваннами и лежащими к северу и югу от них полупустынями Судана и Калахари вклиниваются возвышенности Абиссинии, а между Конго и Замбези — Столовые горы. По распределению осадков эти возвышенности почти не отличаются от саванн: их длительный засушливый период приходится также на зимние месяцы. В температурном же отношении климат их имеет черты теплоумеренного, так как средняя температура прохладного времени года опускается до 8°. Этот климат отличается от североиндийского и китайского главным образом лишь значительно меньшей годовой амплитудой температуры.

Вблизи тропиков в обоих полушариях расположены засушливые области, в том числе настоящие, почти бездождные пустыни. Последние на юге Африки занимают незначительную территорию на западном ее побережье (Намиб), на север же они тянутся от Атлантического океана до Красного моря (Сахара).

Как к северу, так и к югу от них расположены опять более влажные прибрежные области, причем осадки выпадают преимущественно в зимний период на севере Африки и на юго-западе Капской Земли; на южном же побережье Капской Земли они выпадают круглый год.

Характерной особенностью Африки является сухость климата тропического восточного берега Африки, что на тех же широтах не наблюдается ни в Азии, ни в Ю. Америке.

Энглер подразделяет Африку на 4 флористические области: 1) средиземноморскую, занимающую С. Африку от Марокко до северного Египта, 2) североафриканско-индийскую область, включающую Сахару, Ливию, остальную часть Египта и всю долину Нила, Нубию; 3) саванную и лесную область, к которой относятся парковые саванны Судана, возвышенные страны В. Африки (Абиссиния, Эритрея, Сомали), лесные западноафриканские провинции Гвинеи, лесные провинции В. и Ю. Африки, восточно и южноафриканские саванны, наконец, 4) капскую область, занимающую юго-западную часть Ю. Африки между 31—32° ю. ш.

За исключением средиземноморской и капской областей, остальные две области должны быть отнесены к тропической Африке, хотя они и выходят за пределы тропической зоны. Границу, отделяющую эти области на севере и на юге, согласно Энглеру, должно провести по северной и южной границам распространения рода Acacia. В Алжирской пустыне акации еще нет, она появляется на юге Марокко и Туниса. Триполис и почти весь Фезан, п-ов Барка, Мармарика между Киренаикой и Египтом, северная часть Ливийской пустыни не имеют акации и должны быть отнесены к средиземноморской области. Только на самом востоке северная граница акации в В. Африке выступает далеко на север, доходя до 28°с. ш., откуда через п-ов Синай продолжается до Мертвого моря.

Но само собой разумеется, что эта условная граница не является резкой демаркационной линией, разделяющей средиземноморскую и тропическую растительность Африки. Переходная зона между этими двумя областями имеет тот же характер, что и в средиземноморской пустыне Африки, но чисто африканский флористический элемент начинает преобладать над средиземноморским. Тем не менее в горах Абиссинии вновь появляются элементы, имеющие близкие связи с восточносредиземноморской флорой. То же самое имеет место и в Сомали.

Характерная для влажных тропиков Африки флора гигромегатермов сосредоточена преимущественно в западной ее части, доходя до центральной области озер. В Восточной же Африке ее распространению препятствует засушливость климата. Уменьшение влажности климата и ежегодное выжигание человеком растительности, чтобы улучшить пастбища для скота, способствовали вытеснению гидрофитной лесной растительности ксерофитами флоры саванн.

Так же как и на севере, на юге провести резкую границу между тропической и внетропической флорами Ю. Африки невозможно; субэкваториальные саванны постепенно переходят в саванны Ю. Африки; имеются виды, распространенные от Нубии до Трансвааля и Ю.-З. Африки.

Современная флора Африки со всей очевидностью свидетельствует о прогрессирующем процессе обеднения гигромегатермной лесной флоры и все большего и большего сокращения занимаемой ею территории и также о завоевании освобождающихся пространств ксерофитными элементами.

Палеоботанические данные

Сведения об ископаемой третичной флоре Африки, к сожалению, чрезвычайно скудны и по ним очень трудно судить об истории ее развития. За исключением нескольких работ, посвященных ископаемым древесинам Египта, нам известны лишь немногие работы, касающиеся отдельных ископаемых растений. Окаменелые деревья, находимые в Египте и Нубии на большом пространстве в таком большом количестве, таких размеров и столь разнообразные, как нигде в мире, были известны уже в XVIII столетии. Их описанию посвящен ряд работ (Unger, 83; Engelhardt, 07; Schuster, 10 и др.), сводку которых дали Крейзель и Штромер (Kräusel u. Stromer, 24).

Согласно Кеппену и Вегенеру (Koeppen u. Wegener, 24), Египет в каменноугольный период лежал в южной пустынной зоне, тогда как сейчас он находится в аналогичной северной зоне. Должен был наступить такой момент, когда экватор, перемещаясь с севера на юг, проходил через Египет. Таким временем может быть лишь олигоцен, следы засушливого периода доходят до эоцена. В миоцене начинает вновь устанавливаться, а в плиоцене уже господствует пустынный характер климата, длящийся с короткими перерывами до настоящего времени. Таким образом, с эоцена до половины миоцена, с максимумом в олигоцене, в Египте должны были существовать влажные условия климата, обеспечивавшие возможность произрастания тропической и субтропической лесной растительности.

В песках Нубии найдена древесина бобового Caesalpinia Oweni, повидимому, нижнетретичного времени. Близ Ассуана в долине Нила обнаружены отпечатки листьев 3 видов однодольных, в том числе пальмы, и 8 двудольных, в том числе которых имеются Nymphaeaceae.

В Египте от палеоцена до среднего эоцена включительно имеются лишь морские отложения, найденные же растительные остатки были, повидимому, принесены морем. На отложениях верхнего эоцена близ Фанома найдены остатки 21 вида двудольных, в том числе не менее 8 видов рода Ficus, росших в болотистом устье реки.

В отложениях нижнего олигоцена на горах Йокаттам близ Каира найден знаменитый окаменелый лес (Unger, 58). Сохранившиеся окаменелые стволы достигают 10—20 и даже 28 м длины и 1 м в диаметре. К западу от Каира в пустыне, близ пирамиды Гизеса, часто находят окаменелые стволы. В 12 км от этой пирамиды их имеется такое количество и они достигают таких крупных размеров, что можно говорить об окаменелом лесе.

Повидимому, во всех этих случаях речь идет о лесах, росших в болотистых местностях близ берега моря. Наличие не только большого количества окаменелых стволов, но и ветвей и корней говорит о том, что многие из них могли здесь и расти, другие же были перенесены реками, но не на большое расстояние.

Широкое распространение деревьев и сопровождающая их ископаемая фауна говорят против того, что эти леса образовывали оазисы в пустынях или сухих степях.

Суммируя результаты определения этих древесин, мы констатируем наличие в составе африканских третичных лесов следующих родов: араукариевые, по всей вероятности, до олигоцена, Nicolaia и Caesalpinia — от верхнего мела и до нижнего миоцена, а также пальмы Palmoxylon в Ливийской пустыне в этот же период. Имеются местонахождения древесин, относящихся к плиоцену, которые рассматриваются как вторичные: Trichosperma spadiciflora (Pandanaceae) — в отложениях нижнего олигоцена, папирус — Cyperus papyrus и пальма Nipadites в отложениях среднего эоцена. Энгельгардт и Шустер указали

на отношение этой третичной флоры Египта к южноазиатской лесной флоре и пришли к тому выводу, что она находилась в пределах влажного тропического климата. Штромер также считает, что условия сухого климата в начале третичного периода здесь отсутствовали и появляются лишь начиная с нижнего миоцена.

Для Ливийской пустыни Шенк (Schenk, 18) описал 39 остатков древесин, из которых 23 найдены в песчаниках Нубии, а остальные близ Каира и Фаюма. Часть из них принадлежит хвойным, близким к роду Araucaria, в настоящее время в Африке вымершим, остальные же тропическим покрытосеменным (пальмы, Nicolaia, Acacia и др.). Это свидетельствует о том, что там, где сейчас климатические и почвенные условия допускают произрастание лишь кустарниковой растительности, в конце мелового и начале третичного периодов был тропический лес, простиравшийся значительно дальше к северу.

Очень большой интерес представляют определенные и описанные Сюордом (Seward, 35) отпечатки листьев, найденные на нубийских песчаниках в Египте, в нескольких пунктах между 22° и 26° с. ш. Отложение этих песчаников, по всей вероятности, должно быть отнесено к меловому или началу третичного периода. Они откладывались, повидимому, в мелких морских водах, близ берега, чем и объясняется нахождение в них листьев деревьев и растений пресных вод. Часть листьев, по Сюорду, относится к характерному, как мы уже видели, для влажных палеотропиков семейству Dipterocarpaceae. Он установил наличие среди них двух видов и описал их под родовым названием Dipterocarpophyllum. Листья обоих видов чрезвычайно близки к листьям современного рода Shorea этого же семейства. Отсутствие плодов и цветов не позволяет отнести отпечатки этих листьев непосредственно к этому роду.

Относительно части отпечатков остальных листьев было установлено, что они относятся к лотосу, который еще в историческое время произрастал в долине Нила, в Египте.

Как мы видели выше, семейство диптерокарповых в настоящее время сосредоточено в Индии и Малезии. В Африке из 17 родов и 877 видов этого семейства представлено всего 2 рода: род Vatica с одним видом и род Monotes с 13 видами, распространенными в районах р. Замбези, Ниасса, Родезии, Того и немногих других, т. е. в пределах современной тропической зоны, притом значительно южнее указанных местонахождений ископаемых листьев.

Описанные Сюордом ископаемые местонахождения в Египте должны быть еще пополнены определенными Киаруги (Chiarugi, 33) ископаемыми древесинами из Сомали, лежащего на 15° южнее, но значительно севернее современного обитания диптерокарповых в В. Африке. Определить с достоверностью время образования отложений, в которых найдены эти древесины, не представлялось возможным. Киаруги считал, что означенные отложения, лежащие на мелах, — более молодого возраста; их следует, быть может, отнести к плиоцену. Сюорд высказал предположение, что ископаемые древесины были обнажены под действием эрозии, а затем вновь покрылись более молодыми отложениями.

Анатомическое исследование этих древесин показало, что они ближе к азиатским диптерокарповым, чем к современным африканским. Это вполне совпадает с характером листьев, описанных Сюордом, которые также близки к азиатскому роду Shorea.

Таким образом, можно притти к выводу, что в меловом и в первой половине третичного периодов от Египта до Сомали — в Египте, быть может, раньше, чем в Сомали, — климатические условия благоприятствовали произрастанию тропических лесов влажного климата, в составе которых входили предки современных лесных видов Индо-Малайской области.

Древесины диптерокарповых были найдены и южнее предыдущих местонахождений: на западных склонах г. Эльгон, потухшего вулкана, на границе Кении и Уганды, в пределах современной экваториальной Африки. Банкрофт (Bancroft, 33), изучивший анатомическое строение и определивший эти древесины как Dipterocarpoxylon africanum, относит их к концу плиоцена. В найденных ископаемых древесинах имеются смоляные ходы, отсутствующие в древесине современных африканских диптерокарповых (род Monotes) и, наоборот, характеризующие типичные азиатские диптерокарповые. Древесины с г. Эльгон наиболее сходны с древесиной Dipterocarpus tuberculatus, растущего в Индии, Бирме и Кохинхине.

Несомненно, Африка представляет собой западную часть ареала диптерокарповых, центром которого является западная Малезия. В виду того, что плоды диптерокарповых, несмотря на свои крыловидные придатки, не могут, как это было указано, из-за своей тяжести быть перенесены ветром, несомненно, что представители этого семейства могли проникнуть в Африку лишь по суше, следовательно, или через Аравию или же через ранее существовавшее соединение Индии с Африкой через Мадагаскар. От последнего предположения приходится отказаться, так как на Мадагаскаре это семейство совершенно отсутствует как в произрастающем, так и в ископаемом состояниях. Следовательно, надо считать, что оно распространялось на запад через Аравию. Это северное соединение Азии с Африкой, как мы видели, было значительно шире, чем в настоящее время, и отличалось влажными, в противоположность современным, условиями климата. Единственным противоречащим этому предположению обстоятельством является нахождение монотипного рода этого же семейства — Vateriopsis, близкого к роду Vateria, на Сейшельских о-вах, где он представлен единственным видом Vateriopsis seychellarum. Род Vateria имеется в южной Индии, а потому несомненно, что происшедший от него Vateriopsis проник на Сейшельские о-ва, когда они были связаны с Индией, но очевидно не дошел до Мадагаскара и не проник таким путем в Африку.

Нахождение ископаемых древесин диптерокарповых на г. Эльгон в отложениях конца плиоцена представляет тем больший интерес, что оно свидетельствует о постепенном перемещении тропической флоры из С. Африки к югу соответственно изменению положения экватора.

Чтобы исчерпать все данные по ископаемой флоре Африки, остается еще лишь указать на определенные Сюордом же (Seward, 24) растения из юго-восточной Нигерии, найденные в отложениях устья реки, которые, по мнению автора, должны быть отнесены к началу третичного периода. Среди этих растений имелся папоротник Acrostichites, близкий к современному Acrostichum aureum, растущему на болотистом побережье островов в Зондском проливе, водяной папоротник (Salvinia formosa), близкий к тропическим видам этого рода и найденный в миоценовых и плиоценовых отложениях во многих местах З. Европы, в Тонкине и Японии.

Несмотря на скудность этих палеоботанических данных, они дают нам важные сведения для понимания истории развития флоры Африки, свидетельствуя о существовании в меловом и начале третичного периодов влажного тропического климата в С. Африке. Происшедшие с тех пор изменения климата привели к вымиранию тропических гигрофильных элементов, обогащению флоры ксерофитами и к миграции видов, т. е. к тому же самому процессу, который имел место и в северо-западной Индии.

Элементы флоры

Африканский материк, еще в меловом и третичном периодах находившийся в соединении со всеми материками земного шара и претерпевший резкие климатические изменения вследствие смещения экватора, отразившегося как раз более всего в области Африки, естественно, должен обладать флорой, составленной из разнообразных элементов. Согласно Энглеру (Engler, 10), географические элементы флоры Африки могут быть подразделены на 10 следующих групп.

1. Пантропические элементы. Помимо водных растений и так называемых космополитных родов, распространившихся почти по всему земному шару, флора Африки включает ряд типично тропических родов, широко распространенных в пределах тропической зоны и в Старом, и в Новом Свете. Главная масса этих родов включает преимущественно гигрофитные виды, но, кроме того, и полуксерофитные. Хотя и в меньшем количестве, в составе пантропических элементов имеются и выраженно ксерофитные элементы.[1]

Большинство этих родов в равной степени представлено как в Старом, так и в Новом Свете, но имеется некоторое количество родов, виды которых сосредоточены преимущественно в Америке,[2] в Африке же и других частях тропической зоны распространены лишь немногие виды. Пантропические роды должны иметь древнее происхождение, так как их распространение по всем тропикам земного шара указывает на наличие соединения Африки и Америки, которое к концу мелового периода должно было уже нарушиться. Более молодыми являются роды, только в третичном периоде проникшие из Азии в Африку и в С. Америку (например, род Arisaema).

2. Палеотропические элементы. К этой категории элементов относятся роды, распространенные, кроме Африки, в тропической Азии, во многих случаях на Мадагаскаре и в тропической Австралии. Здесь мы имеем опять обе категории родов — гигрофитные и ксерофитные. В числе этих родов имеются распространенные в тропической Азии и только в З. Африке,[3] но имеются и роды, которые распространены только в тропической Азии и В. Африке.[4]

3. Африканско-азиатский тропический элемент. Эта категория родов распространена в Африке и тропической Азии, но на островах Малайского архипелага и Полинезии отсутствует, что указывает на связь мест обитания этих родов в Азии и Африке через посредство Аравии. Сюда относятся уже преимущественно ксерофитные роды, частично распространенные только в пустынях. Некоторые из родов этой категории имеют бóльшее развитие в Азии, чем в Африке,[5] другие же, наоборот, бóльшее в Африке, чем в Азии.[6] В этом

[1] Таковые особенно сильно представлены родами злаков: Imperata, Erianthus, Rottboellia, Elionurus, Andropogon, Ischaemum, Tragus, Paspalum, Eriochloa, Danthonia, Cynodon, Eragrostis и др., а также и других семейств: Myrica, Ximenia, Amaranthus, Aerva, Achyrantes, Argemone, Cleome, Cappars, Acacia, Mimosa, Gleditschia, Crotalaria, Indigofera, Tephrosia, Canavalia, Tribulus, Croton, Euphorbia, Jatropha, Rhus, Zizyphus, Corchorus и ряд других.

[2] Сюда относятся роды: Dioclea, Piptadenia, Paullinia, Ceiba, Sauvagesia, Scoparia и ряд сложноцветных: Elephantopus, Adenostemma, Mikania, Ageratum, Eclipta, Spilanthes, Bidens, Jussieua.

[3] Таковы, например, Gastrodia, Phaius, Illigera, Limonia, Aegle, Hymenocardia, Microdesmis, Leea, Firmiana, Leptonychia, Adinandra, Grumilea, Gaertnera и др.

[4] Cirrhopetalum, Droguetia, Parochetus (только высоко в горах), Smithia, Xylocarpus, Peplis, Lawsonia, Olea, Gerbera (также в Сибири и северном Китае) и др. В числе обеих этих категорий имеются и ксерофитные роды: в первой — Cryptolepis, во второй — Luffa, Lagenaria, Psiadia.

[5] Sauromatum, Debregeasia, Ochradenus, Trachydium, Anisochilus, Lindenbergia.

[6] Sansevieria, Osyris, Farsetia, Caylusea, Vahlia, Boswellia, Commiphora, Sesamum, Neuracanthus, Kedrostis, Citrullus и др.

элементе флоры мы наблюдаем, так же как и в предыдущем, наличие родов, распространенных или только в восточной или только в западной части Африки, а также и родов, распространенных в обеих частях ее.

Некоторые ксерофитные роды, представленные только в Африке, имеют родственные связи с родами тропической Азии, из которых они, повидимому, произошли и откуда распространились, проникнув через Аравию в Африку, например, род Acocanthera в Африке и род Carissa в тропической Азии (Markgraf, 23).

4. Африканско-мадагаскарские элементы. Число родов, общих Африке и Мадагаскару с прилегающими к нему островами (Маскаренские, Коморские, Сейшельские), довольно значительно. При этом мы здесь опять найдем наравне с гигрофитными и ксерофитные роды. Бóльшая часть родов равномерно распространена по материку Африки и по Мадагаскару, но имеются и такие, которые распространены преимущественно на материке, другие же — немногие — на Мадагаскаре.[1] Многие роды этой категории распространены в Африке только в восточной или южной ее части, что вполне понятно, но удивительно наличие, хотя и немногих, родов, распространенных только в западной части Африки,[2] причем в число их входят не только гигрофитные, но и ксерофитные роды.

Некоторые из особенно характерных для Мадагаскара родов имеют родственные связи с африканскими родами, как, например, род Ravenala с южноафриканским родом Sterlitzia (из семейства банановых). Но вместе с тем Мадагаскар обладает лишь ему присущими родами, как, например, монотипный род Didierea или небольшое семейство Chlaenacae, ограниченное в своем распространении только Мадагаскаром.

5. Африканско-макаронезийские элементы. Оставляя в стороне типично средиземноморские роды, распространенные в С. Африке и в Средиземноморской области, к которым мы еще впоследствии вернемся, необходимо отметить наличие типично африканских родов, распространенных или еще только на островах Макаронезии, преимущественно на Канарских о-вах, или же родов, виды которых на Канарских о-вах родственны африканским. Часть этих родов представлена также и в Индии,[3] а некоторые распространены и в С. Америке и в В. Азии. Часть родов имеет наибольшее развитие в Африке,[4] другие же, наоборот, на Макаронезийских о-вах;[5] некоторые из этих родов сосредоточены в пределах Средиземноморской области.

Острова Макаронезии обладают рядом родов, для них эндемичных; только некоторые из них имеют родственные связи с родами Африки.[6] Это указывает на самостоятельность флоры этих островов, к которым мы еще вернемся.

[1] Hydrostachys, Sorindeia, Protorhus, Catha, Dais, Agauria, Philippia, Mascarenhasia, Pachypodium, Harpagophytum.

[2] Aulotandra, Amphorchis, Phaeoptilum, Scytopetalum, Tristemme, Pachypodium и др.

[3] Phoenix (также и Индии), Myrica (также в С. Америке и В. Азии), Ocotea sect. Mespilodaphne.

[4] Mesembrianthemum, Oligomeris, Euphorbia sect. Diacanthium, Sideroxilon, Carissa (только на о-вах Зеленого мыса), Periploca (также Средиземноморье), Cerapegia (также Индия), Anticharis (только на о-вах Зеленого мыса), Chaenostoma, Campylanthus, Canarina, Odontospermum (также Средиземноморье).

[5] Sempervivum sect. Aeonium (1 вид в Абиссинии), Monanthes (1 вид в Марокко).

[6] Например, эндемичный род Gesnouinia имеет родственные связи с родом Parietaria, распространенным в Средиземноморской области и в горах Африки; Dicherantus родственен родам Cometes и Pteranthus, растущим в пустынях Африки; Bencomia род-

6. Африканско-американские элементы. Изучение флоры Африки приводит к установлению все бóльшего и бóльшего числа родов и видов, общих только Америке и Африке или же имеющих в них большее развитие, чем в пределах тропической Азии.

Это обстоятельство в настоящее время совершенно исключает возможность допускать случайность такого распространения и не оставляет никакого сомнения в существовании непосредственной связи обоих материков, прервавшейся не ранее второй половины мелового периода. К этому надо еще добавить наличие пантропических родов, распространение которых требует также наличия связи в прошлом нео- и палеотропических областей. Этот вопрос для исторической географии растений имеет первостепенную важность, вследствие чего мы ниже остановимся на нем подробно и укажем роды, относящиеся к этому флористическому элементу.

7. Средиземноморско-африканские элементы. Эти флористические элементы тропической флоры Африки представляют тем больший интерес, что они вскрывают взаимоотношения тропической и средиземноморской флор. Из состава средиземноморско-африканских элементов исключаются роды, распространенные в пределах Африки только в ее северной части, т. е. являющиеся чисто средиземноморскими элементами. Но в их состав входят пантропические (Celtis, Gymnosporia, Zizyphus, Olea, Vitex, Cynanchum, Heliotropium, Lindernia) или палеотропические роды или виды (Periploca, Rhus sect. Gerontogeae, Euphorbia sect. Diacanthium), имеющиеся также в составе флоры Средиземноморской и Капской областей.[1] Из них некоторые достигли наибольшего развития главным образом в Африке,[2] другие же, наоборот, в Средиземноморской области.[3] Имеются роды, распространенные от Средиземноморской области через тропическую Африку до Ю. Африки включительно, образуя в последней богатый формообразовательный центр (например, Pelargonium, Mesembrianthemum).

8. Умеренные или средиземноморско-умеренные элементы. Сюда относятся роды, имеющие наибольшее развитие в умеренной зоне или в последней и в Средиземноморской, но некоторые, а иногда и многие, виды распространены также в горах тропической Африки. Иначе говоря, мы имеем здесь опять то же явление, которое мы наблюдали в горах тропической Азии.

Эти виды отчасти являются тождественными или близкими растущим в Европе и Азии, отчасти же это эндемичные для Африки виды, для которых не всегда могут быть обнаружены родственные связи в более северных зонах; во многих случаях могут быть установлены связи с видами флоры Гималаев. Большая часть этих видов представляет собой гигрофитов или полуксерофитов.

9. Капско-африканские элементы. Сюда относятся две категории родов: первая из них включает роды, распространенные от Капской области до С.-В. Африки, причем нельзя сказать, распространились ли они с юга в пределах тропической флоры или, наоборот, они являются выходцами этой последней флоры, распространившимися на юг.[1] Последнее предположение имеет больше вероятия, так как некоторые из этих родов распространены и на Мадагаскаре. Относительно второй категории родов[2] несомненно, что они произошли в Капской области, преимущественно в ее восточной части, и распространились на север. Некоторые из этих родов распространились лишь в западной части Африки и проникли на север до Бенгуэлы, другие, наоборот, только в В. Африке, где они достигли Наталя и Трансвааля. Имеются роды, относящиеся к этой категории, найденные вне Капской области только в горах Абиссинии.

10. Эндемичные элементы. Здесь имеются в виду лишь эндемичные роды тропической флоры Африки, вследствие чего эндемичные роды как средиземноморской С. Африки, так и Капской области в состав этих элементов не входят. Имеются роды, распространенные только в Восточной или только в Западной Африке, или же и в той и другой. Всего Энглер приводит 898 эндемичных родов,[3] — цифра, указывающая на значительную самостоятельность развития флоры тропической Африки.

Горная флора Африки

Точно так же, как и в тропиках Азии, горная флора Африки представляет очень большой интерес, выявляя родственные взаимоотношения флоры Африки в значительно большей степени, чем флора равнин. В то время как последняя в течение тысячелетий находилась под

ственна широко распространенному в Ю. Африке роду Cliffortia. Phyllis и Plocama относятся к группе Anthospermeae (семейство Rubiaceae), состоящей главным образом из африканских родов.

[1] Тропические в главной массе своих видов роды, распространенные в пределах западной части Средиземноморской области: Trichomanes, Hymenophyllum, Ceterach, Woodwardia, Callitris, Tricholaena, Urginea, Dipcadi, Gymnosporia.

Распространенные в восточной части Средиземноморской области: Fingerhuthia, Merendera (горы Абиссинии и Сомали), Farsetia и Brassica (горы Абиссинии и Сомали), Ochradenus (горы Абиссинии и Сомали), Pistacia (горы Абиссинии и Сомали), Nepeta, Otostegia, Elsholtzia (горы Абиссинии и Сомали), Anarrhinum, Bartschia, Bellardia (горы Абиссинии и Сомали), Blepharis, Vaillantia (горы Абиссинии и Сомали), Pterocephalus (горы Абиссинии и Сомали), Phagnalon, Echinops, Carthamus, Scolymus (горы Абиссинии и Сомали).

Более широко распространенные в Средиземноморской области: Anogramme, Nothochlaena, Cheilanthos, Ophioglossum (также умер.), Lycopodium (умер.), Selaginella (умер.), Isoetes (умер.), Ephedra, Vallisneria, Imperata (также умер.), Polypogon, Lagurus, (Ю. Африка), Danthonia (также умер.), Cynodon (также умер.), Aeluropus, Eragrostis (также умер.), Schismus (Ю. Африка), Secale (Ю. Африка), Scilla, Asparagus (также умер.), Smilax, Pancratium, Gladiolus (также умер.), Celtis, Ficus, Arthrocnemum, Suaeda, Aizoon (Ю. Африка), Dianthus, Fumaria, Corydalis (Ю. Африка), Lepidium, Oligomeris (Ю. Африка), Argyrolobium, Lotus, Trigonella, Medicago (Ю. Африка), Linum, Fagonia, Zygophyllum (Ю. Африка), Andrachne, Zizyphus, Hypericum (также умер.), Tamarix, Bupleurum (Ю. Африка), Trachyspermum, Erica, Statice, Olea, Jasminum, Periploca, Cynanchum (умер.), Convolvulus, Vitex, Celsia, Utricularia (умер.), Acanthus, Rubia, Cephalaria, Cucumis, Helichrysum (умер.) и др.

Указание в скобках «(умер.)» говорит о нахождении этого рода к северу от Средиземноморской области; а указание «(Ю. Африка)» — об отсутствии его в Центральной тропической Африке.

[2] В Африке — Androcymbium, Urginea, Dipcadi, Forskohlea, Osyris, Lotononis, Argyrolobium и др.

[3] В Средиземноморской области — Romulea, Dianthus, Fumaria, Corydalis, Lepidium, Trigonella, Medicago, Linum, Fagonia, Pistacia, Tamarix, Bupleurum, Statice, Lavandula, Nepeta, Satureja, Thymus, Vaillantia, Pterocephalus, Phagnalon, Echinops, Carthamus, Scolymus и др.

[1] Например: Anthoxanthum, Trisetum, Aira, Holcus, Koeleria, Poa, Festuca, Bromus, Brachypodium, Lolium, Juncus, Luzula, Allium, Chenopodium, Atriplex, Silene, Cerastium, Stellaria, Sagina, Delphinium, Anemone, Ranunculus, Berberis, Cardamine, Nasturtium, Arabis, Sedum, Alchemilla, Rosa, Trifolium, Lathyrus, Geranium, Malva, Viola, Lythrum, Sanicula, Conium, Pimpinella, Sium, Lysimachia, Anagallis, Primula, Cynoglossum, Myosotis, Lithospermum, Ajuga, Teucrium, Scutellaria, Stachys, Leonurus, Mentha, Verbascum, Linaria, Veronica, Galium, Sambucus, Valeriana, Dipsacus, Succisa, Scabiosa, Campanula, Gnaphalium, Inula, Matricaria, Artemisia, Carduus, Centaurea и др.

[2] Таковы: Encephalartos, Callitris (также Австралия), Lasiochloa (также Аравия), Littonia, Walleria, Kniphofia, Moraea, Tritonia, Antholyza, Catha (также Мадагаскар), Rhoicissus, Cussonia, Gomphocarpus, Pycnostachys (также Мадагаскар), Pentanisia (также Мадагаскар) и др.

[3] Укажем на некоторые из них: Encephalartos, Welwitschia, Aloe, Crinum, Clivia, Tritonia, Sterlitzia, Cola.

воздействием человека, давно нарушившего ее естественное состояние, флора горных хребтов сохранилась в значительно более нетронутом виде. Помимо этого, в горных системах нашли убежище древние реликтовые виды, являющиеся наиболее верными показателями этапов развития флоры. В равнинных, более благоприятных для произрастания местах эти древние элементы флоры в значительной части вытеснены родами и видами более молодого происхождения.

Знакомство с горной флорой тропической Африки покажет нам еще раз, что в тропической зоне флора представлена не только мегатермными элементами, что с подъемом в горы она приобретает умеренный характер. Но вместе с тем здесь еще раз получает подтверждение тот факт, что только незначительная часть этой горной флоры представлена видами, возникшими в результате видоизменения тропических равнинных видов при подъеме в горы. Большая часть этой горной флоры представляет элементы, распространенные и в пределах смежных горных систем, находящихся или находившихся в соединении между собой.

Дать представление о горной флоре тропической Африки не представляет в настоящее время затруднения, так как мы имеем блестящий анализ, сделанный таким знатоком флоры Африки, как Энглер (Engler, 92), к которому также известный исследователь флоры тропической Африки А. Шевалье (A. Chevalier, 28) сделал очень ценные дополнения относительно гор З. Африки.

Горная система Африки состоит из ряда частей, в настоящее время отделенных одна от другой иногда значительными промежутками, но тем не менее имеющих много общего в составе своей флоры, что указывает на существование в прошлом более тесных связей между ними. Этими частями горной системы тропической Африки, флора которых ко времени выхода работы Энглера была уже изучена, являются следующие: 1) Абиссинская горная страна, 2) возвышенности Сомали, 3) возвышенность Массаи, лежащая между Викторией, Ниандже и Кенией и простирающаяся еще дальше к югу до Килиманджаро, 4) горы Конде к северу от оз. Ниасса и горы области Замбези, 5) горы З. Африки: пики Св. Тома и Фернандо-По, а также возвышенности Камеруна, 6) горы Анголы и Бенгуэлы.

Перейдем теперь к рассмотрению тех взаимоотношений, которые связывают эти изученные элементы горной флоры Африки с другими флорами.

1. Горная флора Восточной Африки

Горы В. Африки имеют флору очень смешанного характера, состоящую из элементов, указывающих на ее связь с флорами других горных систем.

Связь с флорой Аравии. Уже Швейнфурт (Schweinfurt, 68) указал на сходство флор африканского побережья Красного моря и Азии, в первую очередь с Аравией, а также с флорой пустыни Синд и Белуджистана, где имеются почти все виды, за исключением лишь эндемичных видов Аравии и Эритреи. Такая же связь флоры, хотя и меньшая, имеется с южным Пенджабом и Афганистаном. Такое же сходство флор существует и для береговых возвышенностей аравийского и абиссинско-нубийского побережья Красного моря. Это сходство флор горной части юго-западной Аравии с возвышенностями, заполняющими абиссинскую часть В. Африки, дало основание Швейнфурту считать, что эти горные страны, несмотря на разделяющее их в настоящее время море, должны быть объединены в одну ботанико-географическую область. Это мнение нашло себе полное подтвержде-

ние у Энглера, указавшего на то, что эти возвышенности являются в такой же степени частями единого целого, как и система Альп Европы.

Это сходство флор не может вызывать удивления, так как до плиоцена Африка имела более широкое соединение с Азией, чем современная Аравия. Сохранение общности флоры, несмотря на происшедшую их изоляцию, объясняется сходством экологических условий, выражающихся, в частности, и в характере распределения здесь осадков, обильно выпадающих в летний период.

Очень важным обстоятельством является то, что в состав этих общих элементов аравийско-восточноафриканской флоры входят виды, имеющие родственные связи с видами Индии и Гималаев; это свидетельствует о тождественности исходных типов, давших впоследствии начало этим современным видам. Так, Debregeasia bicolor и Ajuga bracteosa не имеют никаких родственных связей во флоре тропической Африки, тогда как в Афганистане и западных Гималаях они и сейчас произрастают. Arisaema enneaphyllum родственна видам этого рода Индии и Гималаев; также и другие виды этого же рода — A. flavum и A. Bottae — имеют те же родственные связи. Энглер считает, что род Arisaema, имеющий главный центр своего развития в тропической Азии, распространился с Гималаев в Аравию и Абиссинию в начале третичного периода, так как эти виды, несмотря на их близость, не идентичны и, кроме того, возникновение Аравийской пустыни сделало в дальнейшем миграцию этих видов невозможной. Но так как в начале третичного периода Гималайский хребет еще только начинал формироваться, можно высказать предположение, что исходные типы входили в состав флоры, произраставшей в то время в Индии, Аразии и В. Африке, из которых в дальнейшем дифференцировались современные виды; в Азии этот род получил, очевидно, бо́льшие стимулы и возможности для развития, чем в Аравии и Африке, в связи с уменьшением влажности их климата.

Точно так же орхидея Habenaria macrantha вместе с 5 близкими видами гор тропической Африки относится к группе Multipartitae, представленной многочисленными видами от Гималаев до Явы. Арабская Swertia decumbens из семейства горечавковых и многочисленные виды этого же рода в горах тропической Африки не имеют никаких родственных связей во флоре равнинных частей последней, тогда как многие виды этого же типа растут в Гималаях и других горах Индии, а также и Мадагаскара.

Предположение Энглера о возможности переноса семян этих родов ветром, благодаря их незначительной величине, не может быть принято хотя бы потому, что произрастание орхидей связано с наличием в почве сожительствующего с ними гриба, а допустить, что и гриб был перенесен такими случайными факторами, нет никаких оснований. Кроме того, наличие в Африке многих эндемичных видов рода Habenaria говорит о том, что она обитала здесь уже очень давно. Принятию случайности этих местонахождений противоречит вся совокупность биологии и географии этих видов. Так, например, по словам самого Энглера, распространение семян Thesium radicans ветром невозможно, что указывает на то, что он произрастает в Аравии и Абиссинии с третичного периода.

Наконец, свидетельницей этих же связей является и примула (Primula verticillata) и близкие к ней виды (Pax, 24). Этот вид подразделяется на три подвида, из которых один растет в Абиссинии, второй — в Аравии, третий — на Синае. Один из родственных видов — P. Aucheri — растет на г. Маскат (побережье восточной Аравии), а второй — P. floribunda — в Афганистане и западных Гималаях. Таким

образом, в ряде горных местообитаний, окруженных пустынными, непригодными в настоящее время для обитания этих видов низменностями, сохраняется тип примулы, разбившийся на изолированные эндемичные виды и свидетельствующий о прежней тесной связи флоры Абиссинии и Индии.

Дальнейшие, более отдаленные связи эта группа видов рода Primula имеет в восточных Гималаях с секцией Petiolares. Но так как центр происхождения и развития рода Primula лежит в Азии, то надо предположить, что распространение исходных типов имело место в конце мелового или начале третичного периода, когда формировалась флора покрытосеменных.

Помимо этой связи флоры Африки с Азией через посредство Аравии, имеются непосредственные связи между горами Африки и Ю. Азии, большей частью минуя Аравию.

Связь с флорой Гималаев выражена наличием лишь небольшого числа тождественных видов, если не считать широко распространенных видов, общих горам тропической Африки и Гималаев.[1] Но значительно большее количество видов имеет ближайшие родственные связи в Гималаях, аналогично ранее упомянутым аравийско-абиссинским горным видам.[2] Число таких видов по сравнению с числом видов, имеющих связь с флорой Индии и ее возвышенностей, относительно невелико. Обстоятельство это не может вызвать какого-либо недоумения, так как окончательное формирование Гималаев имело место тогда, когда непосредственной связи Индии с Африкой уже не существовало, а связь через Аравию была нарушена вследствие возникновения пустыни. Горы Абиссинии значительно древнее Гималаев, чем и объясняются более многочисленные связи их флоры с флорой Индии.

На древность этих связей указывает то обстоятельство, что эти родственные взаимоотношения носят далеко не близкий характер. Так, африканский астрагал (Astragalus venosus) относится к самостоятельной секции Phlebophace, близкой к другой секции этого рода — Sesbanella, представленной в Гималаях. Другой астрагал, A. abyssinicus, родствен A. gymnopodus (секция Diplotheca), который уже имеет родственные связи с рядом видов в Гималаях. Как подчеркивает и Энглер, эти обстоятельства говорят о параллельном развитии абиссинских и гималайских видов из общих исходных типов, а не о прямом происхождении абиссинских видов от гималайских.

Связь с флорой Индии выражена значительно больше и заключается в наличии большого числа общих и родственных видов. Многочисленность последних совершенно исключает возможность допущения случайности этой связи. Существование этой связи не может вызывать какого-либо недоумения, так как Африка, как мы уже не раз указывали, в течение длительного периода была непосредственно связана с Индией через Мадагаскар во всяком случае еще тогда, когда покрытосеменные начали свое победное распространение, т. е. в конце юрского и в меловом периодах; эта связь оборвалась в первой половине третичного периода.

[1] Таковы папоротники: Polypodium sesquipedale и Asplenium alternans, лесные растения — Gardenia condensata, Berberis aristata, Hypoëstes triflora, растение скал — Crassula pentandre, горно-луговое растение — Coleus barbatus, болотные растения — Crassula pharnaceoides, Carex monostachya, Utricularia orbiculata и др.

[2] К таковым относятся следующие роды и виды: Embelia, Schrebera, Jasminum floribundum, Sauromatum, Girardinia bulbosa, Euphorbia depauperata, Alectra, некоторые Hypoëstes, Elsholtzia, некоторые Nepeta, Ceratostigma abyssinicum, Ocimum cokeratum, Meriandra benghalensis, Senecio nanus, Conyza Steudelii и abyssinica, Trachydium, некоторые виды Satyrium, Stellaria Schimperi и S. Mannii, Astragalus venosus и abyssinicus, Epilobium и др.

Здесь точно так же, как и в предыдущем случае, многие роды, представленные не только в горах, но и в равнинах, распространенные как в Африке, так и в Индии, дали и там и тут высокогорные виды, обязанные своим происхождением не возникновению африканских видов из индийских вследствие миграции последних в Африку, а параллельному развитию их из общих родовых типов.

Связь с флорой Южной Африки. Между флорами гор тропической и Ю. Африки существует тесная связь, кроме горной флоры Капской области, представляющей собой совершенно другой флористический элемент. Наличие многочисленных видов на этих горных системах, благодаря их значительной связанности, является вполне понятным, тем более, что многие из этих родов представлены не только в горах, но и в нижних поясах тропической Африки. В то время как многие роды распространены и представлены равномерно как в тропической, так и в Ю. Африке, часть родов в первой имеет лишь несколько одиночных видов; наибольшего развития они достигли в Ю. Африке.[1] Многие из этих родов растут также на Мадагаскаре и Маскаренских о-вах.

Большой интерес представляет наличие ряда родов, распространенных от Средиземноморской области и до Ю. Африки. При этом некоторые из них в тропической Африке растут и в нижнем поясе,[2] другие же[3] — только в верхних поясах.

Некоторые из этих родов[4] имеют максимальное развитие в Африке, в тропической же Африке и Средиземноморской области представлены лишь единичными видами. Вместе с тем Энглер считает, что нельзя безоговорочно считать Ю. Африку центром происхождения этих родов, так как средиземноморские и тропическо-африканские виды не тождественны южноафриканским и даже в некоторых случаях с ними близко не связаны. Это является очень важным фактом, свидетельствующим о том, что для основных, исходных типов, связующих Средиземноморскую область с Ю. Африкой, необходимо принять очень древний возраст.

Связь с флорой Средиземноморской области. Подобно тому как Килиманджаро, возвышенность Массат и горы вдоль р. Замбези образуют как бы мост, связывающий Абиссинскую горную страну с Ю. Африкой, точно так же и горы вдоль побережья Красного моря и Синая являются звеньями горной системы, соединяющей Абиссинию и возвышенности Средиземноморской области. Эти горные хребты С.-В. Африки в плиоцене продолжались на север дальше Египта — до Кипра и М. Азии; таким образом, существовала система горных хребтов от Ю. Африки до М. Азии и гор Балканского п-ова, а через посредство последних и далее на запад — до Альп включительно. Такой характер горных связей объясняет преобладание среди средиземноморских элементов во флоре Африки восточносредиземноморских видов над западносредиземноморскими.

Характерные представители вечнозеленой, а также и сбрасывающей листья древесной и кустарниковой растительности средиземноморской флоры, за исключением вереска (Erica arborea) — из первых и Colutea halepica — из вторых, отсутствуют в горах Абиссинии, не-

[1] Таковы: Struthiola (имеет в тропической Африке только один вид — в Кении), Blaeria, Psoralea, Lightfootia, Gazania, Berkheya, Selago, Streptocarpus, Falkia, Cyphia, Disa, Wurmbea.

[2] Danthonia, Gladiolus, Dipcadi, Urginea, Pennisetum, Rhus, Celtis, Peucedanum.

[3] Osyris, Rhamnus, Erica, Romulea, Bromus, Habenaria, Ranunculus, Pelargonium, Mesembrianthemum, Silene, Dianthus, Trifolium, Crassula, Primpinella, Daucus, Rubia, Wahlenbergia, Crepis, Lactuca, Sonchus, Helichrysum, Pennisetum ciliare, Crassula Vaillantii, Sanicula europaea и др.

[4] Erica, Pelargonium, Mesembrianthemum, Crassula, Helichrysum, Wahlenbergia.

смотря на наличие благоприятных условий для их произрастания. Так, например, здесь нет ни мирты, ни лавра, ни филлireи, нет вечнозеленых дубов; здесь отсутствуют вечнозеленая калина (Viburnum), земляничное дерево (Arbutus), олеандр (Nerium), пальма (Chamaerops), а также и средиземноморские сосны. Не растут здесь также вечнозеленая бирючина (Ligustrum), сумах (Cotinus), авраамово дерево (Vitex agnus-castus), орех (Juglans), орешник (Corylus colurna), манный ясень (Fraxinus ornus), кендырь (Apocynum).

Только немногие из этих древесных средиземноморских родов слабо представлены в Аравии и Сомали. Так, рожковое дерево (Ceratonia siliqua) дико растет в Иемене на высоте 1400 м, инжир (Ficus carica) имеет близкого родича в лице Ficus pseudocarica, растущего в Иемене на высоте 2200 м и распространенного по берегам рек Абиссинии на высоте от 1600 до 2200 м; гранат (Punica granatum), как мы еще увидим ниже, представлен, повидимому, своей родоначальной формой Punica protopunica на о. Сокотре; на этом острове, а также в Сомали растет Buxus Hildebrandtii, родственный самшиту (Buxus sempervirens); наконец, мастичное дерево (Pistacia lentiscus) обитает также в Сомали. Многие из этих растений, как, например, инжир, гранат и др., найдены в третичных отложениях Средиземноморской области.

Но в противоположность этой бедности средиземноморской флоры древесными представителями в горах В. Африки, последним свойственно большое количество средиземноморских травянистых многолетников.

Если теперь проследить распространение этих отсутствующих в тропической Африке средиземноморских древесных растений, то мы увидим, что их ареалы начинаются или продолжаются далеко на востоке. Так, мирта (Myrtus communis) распространена от Белуджистана до Макаронезии, скумпия (Cotinus) растет в Тибете и еще дальше к востоку; ареал каменного дуба (Quercus ilex) начинается в западных Гималаях, где распространен ряд родственных видов дуба; в западных же Гималаях находятся самые восточные местонахождения орешника (Corylus colurna) и грецкого ореха (Juglans regia); точно так же в северо-западной Индии растет гранат (Punica granatum).

Олеандр (Nerium oleander), распространенный на восток до Ирана, в западных Гималаях и Тибете сменяется N. odorum; вечнозеленая калина (Viburnum tinus) сменяется в Гималаях V. atrocyaneum, авраамово дерево (Vitex agnus-castus) заменяется в Гималаях V. trifolia; Coriaria myrtifolia сменяется в Непале C. nepalensis; Phillyrea имеет своих наиболее удаленных на восток представителей в Ларистане (южный Иран, у побережья Персидского залива); Fraxinus ornus, Stytax officinale, Ligustrum представлены ближайшими родственными видами в Гималаях; лавры, виды Laurus Макаронезии и Средиземноморской области, близки к видам рода Lindera тропической Азии; средиземноморские фисташки — виды рода Pistacia — представлены родственными видами не только в западных Гималаях, но и в Китае и Мексике; оба средиземноморских вида земляничного дерева — Arbutus unedo и A. andrachne — имеют ближайших родичей в тропической и субтропической Америке. Одним из замещающих видов с таким же характером распространения является род Rhus: так, сумах (Rh. coraria), распространенный во всей Средиземноморской области и доходящий до Синая и Афганистана, сменяется Rh. semialata, растущим от западных Гималаев до В. Азии.

Эти многочисленные примеры имеют для нас двоякий интерес: во-первых, они не оставляют сомнений в том, что исходные родовые типы в меловом и начале третичного периодов распространялись от

южного Китая, Индии и Гималаев до западных пределов Средиземноморской области, а во многих случаях и дальше — до Центральной Америки. В дальнейшем территориальная изоляция и климатическая дифференциация привели к распадению этих типов на ряд сменяющих друг друга видов или групп видов.

Второе обстоятельство, которое останавливает наше внимание при рассмотрении ареалов упомянутых видов, это отсутствие их меридионального распространения к югу, т. е. в пределы тропической Африки, при наличии так далеко идущих в широтном направлении этих родов и давности их распространения, так как в момент наиболее интенсивного распространения их Африка была — во всяком случае в меловом периоде — отделена от Евразии морем, занимавшим современную Сахару. Но вместе с тем, несомненно, и климатические условия в Африке значительно отличались от тогдашних, почти тропических условий климата Средиземноморской области. В дальнейшем с перемещением экватора к югу, несмотря на наличие материковых связей между Европой и Африкой, эти виды, за немногими исключениями, не распространились к югу, так как в это время препятствием к их распространению служили уже пустынные условия климата Сахары и Аравии. Это еще лишний раз указывает на то, что случайные факторы при распространении растений не имеют значения, так как в противном случае влияние исторических причин на распространение этих средиземноморских видов не могло бы быть так резко выражено, тем более что горообразовательные и вулканические процессы вызвали гибель аборигенной растительности, что открывало свободный путь для проникновения заносных видов.

Последних, представленных травянистыми растениями, преимущественно сорняков и степных растений, в горах тропической Африки очень много, но появление их здесь уже явно относится к новейшему времени и связано с деятельностью человека.

Но наравне с этим многие роды, имеющие наибольшее количество видов в Средиземноморской области, в Альпах или в умеренной зоне, имеют одного или немногих представителей на горных хребтах тропической Африки. В качестве примеров можно указать: на можжевельник (Juniperus procera), распространенный до возвышенностей Массаи и Сомали и родственный восточносредиземноморскому J. excelsa, растущему также и в Аравии; вероники (Veronica glandulosa из Абиссинии, V. Mannii из Камеруна и V. myrsinoides с Килиманджаро), представляющие хорошо выраженные виды, родственные альпийской веронике (V. alpina).

Существование этих эндемичных видов, отдаленность их родственных связей с средиземноморскими видами (частая необходимость выделять их в самостоятельные секции) говорят о древности проникновения их в Африку.

Мы можем вполне присоединиться к Энглеру, считающему, что в третичном периоде в Средиземноморской области наравне с вечнозеленой растительностью существовали типы родов, которые в настоящее время представлены большим числом разнообразных видов многолетников, характерных для Средиземноморской области. Несомненно, что наравне с ними существовали деревья и кустарники с опадающей листвой. В качестве примера Энглер указывает на находящиеся в непосредственной близости к морю, в Алжире близ Орана, низкие скалистые горы, в которых, наряду с местами, находившимися под действием жгучего солнца, имеются затененные, прохладные расщелины. Благодаря этому разнообразию местообитаний здесь встречается удивительное сочетание растений, одни из которых можно рассматривать как типы субтропической, другие же — как типы более холодной, уме-

ренной флоры.[1] «Местами, — пишет Энглер (92, p. 90), — вечнозеленые кустарники образуют густые заросли, местами они растут поодиночке и оставляют место для произрастания многочисленных многолетников; в расщелинах можно увидеть сбрасывающие листву кустарники и папоротники отчасти северных типов; к скалам цепляются там и тут отдельные экземпляры пальмы Chamaerops, которая внутри страны вдоль равнинных берегов рек растет часто на протяжении нескольких миль; в других же местах на этих скалах растут Dianthus, Alsine, Saxifraga, Sempervivum, Labiatae и др.».

В Средиземноморской области при формировании горных хребтов в третичном периоде потомки этих разнообразных обитателей скал поселялись все выше и выше по мере поднятия гор. Этим обстоятельством, без сомнения, объясняется родственная близость высокогорных видов в Альпах, Пиренеях, Аппенинах, Сиерра-Неваде (в Испании), в горах Греции и М. Азии. Те же типы, от которых произошли высокогорные виды М. Азии и Атласа, проникли, хотя и в ограниченном числе, в горы тропической Африки и дали здесь начало видам, хотя и не идентичным средиземноморским, но часто отличающимся от них лишь незначительным числом признаков.

Необходимо также отметить отсутствие в составе горной флоры Африки не только ряда родов, но и целых семейств,[2] представленных на большинстве гор Евразии и С. Америки и даже отчасти на Атласских горах Африки, горах Малезии и Андах. Точно так же в горах тропической Африки отсутствуют многие роды и семейства, образующие главную массу растительности в горах Капской области. Причину этого не легко объяснить. Наличие чрезвычайно разнообразных условий обитания в горах Африки, существование материковых и горных связей исключают возможность объяснения отсутствия этих семейств и родов исключительно экологическими условиями. Несомненно, что объяснение отсутствия в тропической Африке этих растений надо искать в исторических причинах.

Энглер высказывает предположение, что эти флористические элементы начиная с олигоцена постепенно проникали с севера и востока на находившиеся в стадии возникновения горные хребты в пределах Средиземноморской области, в том числе и в горные районы С. Африки. Древние же горные системы тропической Африки к этому времени уже были покрыты растительностью, которая не допустила в свои пределы новых пришельцев.

На это можно сделать два возражения: во-первых, в горах тропической Африки имеется довольно много родов и семейств, широко представленных в Средиземноморской области, которые, следовательно, вошли в состав горной флоры тропической Африки; к этому надо еще добавить, что отсутствующие роды обитают не только в горах умеренных областей: многие из них сейчас входят в состав флоры Индо-малайской области. Во-вторых, приведенная Энглером причина не может объяснить отсутствие родов Капской области.

Указание, что эти элементы, за исключением немногих видов, не встречаются нигде в других частях света, не может быть признано удовлетворительным в отношении тропической Африки, где имелась и непрекращавшаяся материковая связь, и соответствующие условия для обитания этих растений.

---

[1] К ним относится, например, удивительное местонахождение Pistacia lentiscus — в прибрежной зоне Сомали.

[2] Таковы например: Abietineae, Fagaceae, Ericaceae — Rhododendroideae, Vacciniaceae, Pirolaceae, Aceraceae, Caprifoliaceae, Cornaceae, Rosaceae — Spiraeoideae, Pomariae Amygdaloideae; из родов: Aconitum, Aquilegia, Draba, Evonymus, Geum, Ribes, Gentiana, Iris, Lilium, Fritillaria, Veratrum и др.

Нам представляется, что причину рассматриваемого явления надо искать в климатических сменах, имевших место в Африке (на чем мы еще остановимся), во время которых происходило вымирание части элементов флоры, обусловившее ее современную дефектность.

2. Горная флора Западной Африки

В противоположность В. Африке горная флора З. Африки еще очень мало изучена. Это объясняется отчасти тем, что эта горная система, образованная горными плато и отдельными сильно удаленными одна от другой вершинами, представляет значительно меньший интерес, чем возвышенности В. Африки. Бо́льшая часть этих вершин редко превышает 1000—1200 м. Только три вершины из тех, растительность которых была изучена, выше 2000 м: Сан-Томе — 2140 м, Кларенс на Фернандо-По — 2850 м и Камерун — 4055 м.

Впервые сборы на горах Камеруна были произведены в середине XIX столетия англичанином Манном и обработаны Гукером (Hooker, 64; 78). Уже эти предварительные данные показали, что в горах тропической З. Африки, несмотря на их незначительную высоту, все же имеются ореофитные элементы, причем Гукер имел возможность установить наличие значительного процента европейско-средиземноморских родов, преобладание абиссинских родов и видов и бедность южноафриканских связей.

Шевалье (Chevalier, 28), сам производивший сборы на возвышенностях З. Африки, дал сводку как своих собственных, так и немногочисленных данных других исследователей, касающихся этой флоры. Он устанавливает наличие в ней четырех основных элементов: 1) средиземноморско-бореальных, 2) абиссинских или вообще горно-восточноафриканских, 3) южноафриканских и 4) палеоэндемиков. К категории средиземноморско-бореальных элементов он относит 20 видов, которые по существу следует называть просто средиземноморскими. Нахождение их севернее, в пределах З. Европы является результатом уже позднейшего распространения средиземноморской флоры. Из этих 20 видов 19 растут в средиземноморской части Африки или на Канарских о-вах — обстоятельство, вполне объясняющее нахождение этих же видов на возвышенностях тропической Африки. Очевидно, сомкнутость ареалов этих видов имела место в то время, когда в современной тропической зоне Африки были иные условия климата, приближавшиеся к средиземноморским. С установлением тропических условий образовался разрыв ареалов этих видов, поднявшихся в горы и вымерших в равнинных местах. К этим средиземноморским видам надо причислить и ряд эндемичных видов, имеющих также средиземноморские родственные связи.

Второй, восточноафриканский элемент выражается в наличии ряда видов, общих с горами Абиссинии, а также в существовании в составе флоры гор Абиссинии части тех же средиземноморских элементов, которые имеются и в горах З. Африки. Это обстоятельство свидетельствует о том, что наличие общих видов в средиземноморской, северной части Африки и в горах Восточной и Западной Африки (причем последние удалены друг от друга на 3000 км) не может представлять собой случайное явление.

Южноафриканские элементы представлены значительно слабее. Из их числа можно указать произрастающий на Сан-Томе Podocarpus Mannii, единственное хвойное, известное из З. Африки. Палеоэндемизм рассматриваемой флоры выражается в наличии не только эндемичных видов, но и трех эндемичных родов.

Интересно привести примеры замечательных разрывов ареалов видов этой горной флоры, дающих важные указания на ее историю.

Так, Шевалье нашел на Сан-Томе Hydrocotyle moschata, известное также с Фернандо-По, а также из Новой Зеландии и г. Реунион; другой вид этого же рода — H. americana, найденный им на горах Французской Гвинеи, произрастает в Африке еще в Фернандо-По, в Абиссинии и Натале, а также в Северной и Южной Америке и на Новой Зеландии; ароидное Remusatia vivipara, обнаруженное им же на горах З. Африки на высоте 800—1200 м, растет в Гималаях на высоте 1000—1500 м, а также в горах Бирмы, Явы и Цейлона, но отсутствует в В. Африке.

Вместе с тем необходимо отметить бедность горной флоры З. Африки по сравнению с горной флорой В. Африки. Это еще раз свидетельствует о тех климатических сменах, которым подвергалась Африка вообще и тропическая ее часть в частности. Вполне понятно, что горы З. Африки, благодаря своей незначительной высоте, смогли явиться убежищем для сохранения видов в гораздо меньшей степени, чем горы В. Африки.

Ореофитные элементы З. Африки, несомненно, занимают свои местообитания с очень давних времен и являются реликтами прежних флор. Их разъединенное обитание на отдельных изолированных вершинах объясняется сменами климатических условий, которые происходили неоднократно в Африке. Поэтому выводы Шевалье (1. c., p. 228) являются единственно возможными. «При каждой смене климата, — пишет он, — равнины заселялись растительностью, образованной разнообразными мигрировавшими видами. Прежние обитатели равнины находили иногда убежище в горах». Эти миграции видов были возможны вследствие вымирания ранее здесь произраставшей растительности, происходившего в результате изменения климатических условий. Но, конечно, сменами климата нельзя объяснить такие замечательные разрывы ареалов, примеры которых мы привели выше. Они свидетельствуют о том, что Африка была издавна связана с окружающими ее материками.

Остров Сокотра и взаимоотношения его флоры с флорами Африки и Азии

Остров Сокотра, лежащий к северо-востоку от Африки, представляет собой небольшой, всего в 72 мили длины и 22 ширины, гористый остров. Высота гор достигает 1200 м н. у. м. В климатическом отношении он отличается от пустынного климата Аравии и прилегающей части Африки. Здесь имеется ряд рек, часть которых не высыхает в сухое время года; дожди выпадают дважды в год, в период действия муссонов. Температура в нижнем поясе в январе достигает 21,1°, в жаркое время года 27,8°, падая ночью на горных же плато до 21°.

Геологически возвышенности Сокотры представляют собой древнюю сушу. Начиная с пермского периода и до начала третичного Сокотра являлась частью большого материкового массива, в состав которого входили Африка и Индия. Во время первой половины третичного периода бо́льшая часть ее была покрыта морем: только горы возвышались над водой в виде горного острова. В результате нового поднятия суши Сокотра снова вступает в соединение с Африкой, которое к концу третичного периода вновь обрывается, вследствие чего она превращается опять в остров. Таким образом, ее возвышенности представляют собой древнюю сушу, являвшуюся убежищем для растений и животных во время затопления морем в первой половине третичного периода.

Флора острова, изученная Бальфуром, давшим и анализ образующих ее видов (Balfour, 88), образована 828 видами, из которых 575 покрытосеменных. Из них 10 заведомо занесены человеком. В числе остающихся 565 видов, относящихся к 314 родам, 20 родов, или 6,3%,

и 206 видов, или 36,5%, относящихся к 136 родам, эндемичны для Сокотры, причем только 17 из этих видов являются однолетними. Это относительно небольшое количество видов и большое количество родов, а также высокий эндемизм флоры свидетельствуют о ее давнем островном характере. Но вместе с тем близкие родственные связи этих эндемичных видов с видами флоры Африки и Азии говорят о том, что Сокотра являлась некогда одним из связующих звеньев между этими материками. Помимо того, имеются связи и с флорой Америки. Все это в совокупности говорит о большой древности основного ядра флоры Сокотры.

В качестве примеров можно указать на наличие следующих древних типов: Priotropis socotrana из семейства бобовых является эндемичным видом рода, включающего еще только один вид P. cytisoides, растущего в восточных Гималаях. Два вида рода Lotus — L. ononopsis и mollis, эндемичные для Сокотры, образуют вместе с L. Garcini, распространенным в долине Нила, в Иране и в пустыне Синд, самостоятельную, своеобразную секцию, приближающуюся к роду Ononis. Эндемичный род Arthrocarpum имеет близкие связи с американскими родами.

Драконово дерево (Dracaena cinnabari) имеет тесную связь с D. draco, произрастающим на Канарских о-вах. Род Dracaena в тропической Африке представлен еще одним видом — D. Ombet в Нубии и одним видом — D.schizantha в Сомали. Такие же взаимоотношения имеют два вида молочая: Euphorbia arbuscula на Сокотре и E. aphylla на Канарских о-вах.

Семейство тыквенных представлено монотипным, эндемичным родом Dendrosicyos socotrana, являющимся единственным древовидным тыквенным, достигающим 1,5 м высоты и занимающим изолированное положение в семействе. Гранат (Punica protopunica) является примитивным типом этого рода, возможно, давшим начало средиземноморскому P. granatum, дикие местонахождения которого ограничены восточным Закавказьем, Ираном, Курдистаном, Афганистаном и Белуджистаном.

Род Buxus, являющийся третичным реликтом флоры Средиземноморской области, на о. Сокотра представлен видом B. Hildebrandtii, растущим также и на материке Африки — в Сомали; близкий вид — B. madagascarica растет на Мадагаскаре.

Флора Сокотры может быть подразделена на три экологических типа: 1) выраженно палеотропический,[1] 2) имеющий отпечаток умеренного климата,[2] характеризующего высокогорные местообитания этих видов и 3) пустынный тип, к которому относятся виды тропического, субтропического и умеренного характера.[3]

Наиболее выражена связь флоры Сокотры с флорами тропической части Африки и Азии, в особенности с частями наименее удаленных С.-В. Африки и Ю.-З. Азии, с преобладанием африканского элемента.

Связь с африканской флорой выражается наличием элементов, тождественных или близко родственных с элементами флоры: 1) тропической Африки, доходящих во многих случаях до средиземноморской С. Африки и представленных даже на атлантических островах; 2) тропической Африки, но не выходящих за ее пределы; 3) горных вершин Африки, как то: Абиссинии, восточной и западной тропической Африки,

[1] Сюда относятся роды: Elaeocarpus, Grewia, Boswellia, Ormocarpum, Dirichletia, Sideroxylon, Jasminum, Secamone, Clerodendron и др.

[2] Например, наличие таких родов, как Helichrysum, Galium, Gypsophila и др.

[3] Таковы виды родов: Farsetia, Cleome, Fagonia, Corchorus, Heliotropium, Indigofera, Crotalaria, Balsamodendron, Anticharis и др. Менее выраженно пустынный характер имеют: Vernonia Cockburniana, Lavandula Nimmoi, Placopoda virgata и др.

а также Мадагаскара. Эти последние элементы во флоре Сокотры приурочены также к горным вершинам.

Связь с флорой Азии выражается в наличии элементов: 1) типично тропической флоры Азии, 2) менее гигрофитных элементов, заходящих в Азии на восток до северо-западной Индии, 3) ограниченно индийских элементов, отсутствующих в промежуточных областях.

Помимо этого имеются крайне интересные связи с флорой Маскаренских о-вов[1] и Америки.[2]

Все эти обстоятельства свидетельствуют о древности флоры Сокотры, являющейся осколком флоры индо-африканского материка, с давних времен изолированного.

Бальфур приходит к чрезвычайно интересной и важной мысли, вполне совпадающей с современными представлениями о смене климатической зональности в Африке, что современная тропическая флора Африки не является наиболее древним типом африканской флоры. В прежнее время, когда тропическая зона Африки была холоднее, чем в настоящее время, она имела флору, более связанную с флорой Ю. и С. Африки. Впоследствии, с продвижением экватора к югу и повышением температуры, преобладающее развитие получили тропические элементы, оттеснившие древние элементы флоры Африки в горы, а также к югу и северу от экваториальной зоны.

Этим объясняются древний характер и связанность флоры Ю. Африки и возвышенностей В. Африки, а также З. Африки, Анголы, Камеруна, Фернандо-По, атлантических островов, а также Средиземноморской области Европы.

В момент произрастания в Африке этой древней флоры Сокотра являлась ее непосредственной частью. От этого времени в составе флоры Сокотры остались такие роды, как упоминавшийся выше род Dracaena или такие, имеющие наибольшее развитие в Ю. Африке роды, как Helichrysum, Babiana, Haemanthus и др., как род Begonia, вид которого B. socotrana наиболее близок к B. geranioides из Наталя, или такой род, как Euryops, имеющий 30 видов, из которых 27 растут в области мыса Доброй Надежды, 1 вид — E. arabicus в Аравии, 1 вид — E. pinifolia в Абиссинии и, наконец, третий вид — E. socotranus эндемичен для Сокотры.

Повидимому, наступившее в дальнейшем островное положение Сокотры нарушило эту связь. Когда же она опять вступила в соединение с В. Африкой, в последней господствовали тропические условия климата и тропическая флора, которая проникла и на Сокотру. Таким образом, тропические элементы, связывающие флоры Сокотры и Африки, являются более молодыми звеньями этих флористических связей.

Связь флоры Сокотры с Азией, помимо таких родов, как упомянутый Euryops, выражается в наличии элементов, нигде более не растущих, кроме Ю.-З. Азии, и имеющих ближайшие родственные связи в Индии и в В. Азии. При этом мы здесь имеем такие виды, которые, кроме Сокотры, растут и в С.-В. Африке, и такие, которые имеются только на Сокотре, на материке же Африки отсутствуют.[3]

[1] Например, палеотропический род Elaeocarpus, отсутствующий в Африке, но представленный тремя видами на Маскаренских о-вах и на Мадагаскаре; монотипный род Cylista, представленный только в Индии и на о. Маврикия, а также на о. Сокотре видом C. scariosa.

[2] Роды Thamnosma, Dirachma, Coelocarpus и др.

[3] Примерами последней связи могут служить ареалы следующих видов: Viola cinerea — Аравия, Иран, Афганистан; Polygala chinensis — тропическая Азия, Австралия; Hypericum mysorense — Индия, Цейлон; Geranium mascatense — Аравия: Balsamodendron Mukue — Аравия, Иран, Синд; Indigofera Gerardiana — Афганистан и к западу от него на восток до субтропической и тропической части Гималаев; Cylista scariosa (монотипный род) — Индия, о. Маврикия и др.

Наличие этих видов может быть объяснено лишь тем, что между Африкой и Азией имелись более широкие связи, чем связывающая их в настоящее время Аравия. Сокотра является остатком этой связи, причем отсутствие в Африке азиатских видов, имеющихся на Сокотре, говорит о том, что Сокотра отделилась от Азии тогда, когда связь Азии с Африкой была уже нарушена.

Если представить себе относительно небольшое понижение уровня моря или поднятия суши, что фактически и имело место, то залив Адена исчезнет и Африка соединится с Аравией; исчезнет и Персидский залив. Евфрат будет впадать в Аравийское море, береговая линия Индии продолжится на запад и займет северные пределы Аравийского моря. Такие изменения легко объяснят отмеченные выше флористические связи флоры Ю. Азии и Сокотры.

Бальфур считает, что эти азиатские элементы достигли Сокотры в то время, когда в Африке существовала предполагаемая им древняя флора. При втором же соединении Сокотры с Африкой, имевшем меньшие размеры, в С.-З. Африку проникла часть азиатских видов, растущих на Сокотре.

Наконец, остается еще связь флоры Сокотры и Америки, выраженная в наличии, например, таких родов, как Thamnosma, имеющего 3 вида: T. montana — в Калифорнии, T. texana — в Техасе и Мексике и T. socotranum — на Сокотре; монотипный род Dirachma, представленный эндемичным видом D. socotrana на Сокотре, но имеющий наиболее близкие связи в Ю. Америке в виде также монотипных родов Wendtia и Balbisia из Чили и Перу; монотипный род Coelocarpus, представленный также только на Сокотре эндемичным видом C. socotranum, наиболее близким родом к которому является Citharexylum, включающий 20 видов, распространенных от Бразилии и Боливии до Мексики. Существование родов с такими ареалами может быть объяснено лишь при допущении имевшей место материковой связи Америки с Африкой, а через нее с Сокотрой, на чем мы ниже специально остановимся.

Острова Маскаренской области

К этой флористической области, кроме Маскаренских о-вов, относят еще Сейшельские о-ва, а также Мадагаскар. Все эти острова имеют сходные с о. Сокотра взаимоотношения с флорами Африки и Азии.

Маскаренские и Сейшельские острова

Самый большой из Маскаренских о-вов — о. Маврикия — лежит на несколько градусов севернее тропика Козерога, к востоку от Мадагаскара, и имеет в длину всего 39 миль, в ширину 35 миль. Горы достигают около 9000 м высоты. Климат тропический, средняя годовая температура около 25°. Осадки выпадают из года в год очень не регулярно, превышая в среднем за год на восточном побережье 3500 мм. Растительность носит тропический характер, но в значительной части уже уничтожена человеком и вытеснена ввезенными растениями.

Сейшельские о-ва расположены в 900 милях к северо-востоку от о. Маврикия и находятся на 3—6° ю. ш. Они состоят из 30 островов, образованных главным образом гранитами. Самым большим из этих островов является о. Махэ, имеющий в длину 17 миль. Возвышенности достигают почти 1000 м высоты. Климатические условия и характер растительности тропические.

Согласно «Флоре» Бакера (Baker, 77), о. Маврикия и о. Родригец, входящие в состав Маскаренских о-вов, и Сейшельские о-ва имеют в совокупности 1058 видов диких туземных растений, из которых 192 вида папоротников. Эти виды могут быть разбиты на следующие категории географических элементов: 304 вида (29%) являются эндемичными, 232 вида (22%) относятся к маскаренскому типу, т. е. распространены не только на упомянутых островах, но и на о. Реюнион, Мадагаскаре и Коморских о-вах; 66 видов (6%) растут также в Африке, но отсутствуют в Азии, 86 видов (8%) растут в Азии, но отсутствуют в Африке, 145 видов (14%) является общими флорам как рассматриваемых островов, так и Азии и Африки; остальные 225 видов широко распространены в Старом и Новом Свете.

Точно так же и по данным Дильса (Diels, 22) флора Сейшельских о-вов может быть разбита на две группы видов: первая образует индомалезийский, вторая же — лемурийский элементы. Под последним он понимает палеотропические виды, свойственные Маскаренским о-вам, в том числе Мадагаскару, а также в большинстве случаев и тропической Африке. Эти же связи обнаруживают и эндемичные элементы, что лишний раз свидетельствует о том, что Сейшельские о-ва являются не океаническими островами, а обломками некогда сплошного материка. О древности отделения их от последнего говорит между прочим наличие в составе их флоры эндемичных, сильно изолированных родов, как, например, Protarum, примитивное ароидное, и Medusagyne, не имеющее родственных связей ни с одним из остальных родов Ternstroemiaceae.

Мы имеем, следовательно, те же соотношения, что и для Сокотры; это подтверждает выводы, сделанные для этого острова, история флоры которого должна быть тождественной с историей флоры Маскаренских и Сейшельских о-вов, что доказывается данными анализа флористических элементов и флоры Мадагаскара.

Мадагаскар

Остров Мадагаскар тянется к югу от 10° ю. ш., немного переходя за тропик Козерога. По своим физико-географическим условиям, а также в зависимости от этого и флористически Мадагаскар подразделяется на две экологически и флористически сильно одна от другой отличающиеся половины: западную и восточную. Последняя имеет очень влажный климат, тогда как первая сухой. На восточной половине сосредоточены все главные возвышенности острова, достигающие от 800 до 2400 м н. у. м.

Западная половина может быть подразделена на центральную часть с влажным и жарким (с ноября по май) и сухим прохладным (с мая по ноябрь) периодами года, и береговую зону юго-западной части острова с еще более сухим климатом и нерегулярно выпадающими осадками.

Флора Мадагаскара, обозначаемая еще как мальгашская флора, изучена относительно детально, вследствие чего, на основании анализа ее элементов, выявление истории развития этой флоры не представляет особых затруднений.

Согласно исследованию папоротников Мадагаскара, произведенному Христенсеном (Christensen, 07), численность их достигает 505 видов, 500 из которых являются достоверно определенными и описанными. Из их числа 232, или 46,3%, являются эндемичными. Если присоединить к Мадагаскару еще и Коморские о-ва, то общее число папоротников возрастет до 525 видов, из которых 247, или 50%, будут эндемичными. Христенсен в своем анализе исходит из 490, без сомнения, аборигенных видов папоротников. При этом упомянутые 232 эндемичных вида распадаются на следующие категории.

Виды, ограниченные только Мадагаскаром: часть имеет связи с видами других островов Маскаренской области (72 вида), часть же растет и на других островах этой области.

Тропическо-африканский элемент, представленный видами: 1) общими Маскаренской области и Макаронезии (средиземноморско-макаронезийский элемент); 2) тропическо-африканскими видами, некоторые из которых доходят на восток только до Мадагаскара, другие — до Маскаренских о-вов и третьи, немногие, до Индии.

Южноафриканский элемент, включающий виды, распространенные в Ю. Африке, из них 2 вида доходят до Индии.

Восточный элемент, состоящий, во-первых, из видов, распространенных от Африки и Мадагаскара до Малезии и Полинезии, во-вторых, из видов, имеющих такое же распространение, но на материке Африки не растущих.

Западный элемент, представленный видами: 1) известными только на Маскаренских о-вах и в тропической Америке, 2) растущими в Америке и на материке Африки и распространенными далее к востоку только до Мадагаскара или до Маскаренских о-вов или до Индии.

Наконец, южный элемент, представленный 2 видами, распространенными в южном полушарии.

Все эти группы видов имеют родственные связи с эндемичными видами, которые соответственно могут быть в свою очередь подразделены на такое же количество категорий.

Помимо этих географически локализированных видов, папоротники Мадагаскара включают еще ряд пантропических и небольшое число космополитных видов.

Подводя итоги этим данным, мы сможем констатировать, что из 490 видов папоротников аборигенной флоры Мадагаскара 72 вида, или 14,8%, являются маскаренским флористическим элементом, 92 вида, или 18,8%, — африканским элементом, 156 видов, или 31,8%, — малезийским элементом, 87 видов, или 17,8%, — американо-африканским элементом, 14 видов, или 2,8%, — южным (Ю. Африка, умеренная Ю. Америка, Австралия), 55 видов, или 11,2%, — пантропических и 14 видов, или 2,8%, — космополитных видов.

Анализ флоры покрытосеменных растений Мадагаскара сделан Перрье де-ла-Бати (Perrier de la Bathie, 38) в интересной книге, посвященной биогеографии Мадагаскара, в которой он суммировал как свои собственные исследования — ранее опубликованные работы, посвященные флоре Мадагаскара, так и работы других авторов, посвященные географии этой флоры. Согласно его подсчетам, покрытосеменные представлены на Мадагаскаре 6765 видами, относящимися к 7139 родам и 184 семействам; сверх этого имеется еще 605 видов несомненно заносных. Из числа аборигенных видов 5820, или 89%, являются эндемичными. Это богатство эндемичными видами тем более удивительно, что аборигенная растительность сохранилась лишь на $^3/_{10}$ поверхности Мадагаскара, а на $^7/_{10}$ она уничтожена местным населением, поджигающим девственные леса, чтобы освободить площади для культур. После таких лесных пожаров большинство видов уже больше не возобновляется и заносные растения получают широкие возможности для распространения.

Аборигенная флора Мадагаскара на 81% состоит из лесных видов и может быть подразделена на 5 элементов. Первый из них — западный, или африканский, представлен видами, распространенными в тропической Африке, или родственными африканским. Он составляет около 27% флоры Мадагаскара; ни один из этих видов не встречается

восточнее Мадагаскара. Многочисленность представителей этого флористического элемента, относящихся к 170 родам, общим с Африкой, и 43 эндемичным родам с африканскими родственными связями, указывает на то, что связь с Африкой оборвалась относительно поздно и этот элемент моложе остальных. Но наличие изолированных эндемичных родов говорит все же о том, что изоляция Мадагаскара от Африки должна была произойти не позднее конца третичного периода.

Второй элемент — пантропический — включает все роды и виды, растущие на Мадагаскаре и на восток и запад от него. Этот элемент образует около 42% флоры Мадагаскара. Его возраст должен быть бо́льшим, чем предыдущего элемента, так как количество идентичных видов среди этих пантропических родов меньше, а количество родов больше. Пантропический элемент представлен 160 видами, 535 родами неэндемичными и 86 родами эндемичными. Систематическая изолированность многих из этих родов и видов, большие протяжения и разорванность ареалов неэндемичных родов говорят об их большой древности.

Третий элемент — восточный или индо-малайский, составляет всего около 7% флоры. Он представлен на Мадагаскаре небольшим числом идентичных (всего 4) и большим количеством эндемичных видов с азиатскими родственнными связями. К нему относится 78 родов, общих Индо-малайской области и Мадагаскару, и 20 эндемичных, имеющих лишь индо-малайские родственные связи.

Представители этого флористического элемента древнее африканских, но, возможно, того же возраста, что и пантропические. В последнем случае они должны быть отнесены к концу того времени, когда Африка, Ю. Азия и Мадагаскар представляли единое целое. Отсутствие этих элементов в Африке говорит о том, что они достигли Мадагаскара, когда уже произошло отделение его от Африки.

Следующим элементом является южный, составляющий всего около 3% флоры. Он представлен очень небольшим количеством идентичных для Мадагаскара и Ю. Африки видов, но 78 родами, общими с Ю. Африкой, Ю. Америкой и Австралией с островами (Океанией). Следует считать, что этот элемент по возрасту старше предыдущих.

Наконец, последний элемент — чисто мадагаскарский или относимый к Мальзашской области по своим родственным связям, не может быть присоединен ни к одному из предыдущих. Он составляет около 6% общего числа видов флоры Мадагаскара. В него входит 3 эндемичных семейства и около сотни родов. Наличие большого числа эндемичных родов и видов говорит о том, что материковые связи Мадагаскара прерывались длительными периодами изоляции.

Мы видим здесь полное совпадение с данными, полученными при изучении папоротников, оно же выявляется и при анализе отдельных семейств покрытосеменных, как это показали Гумбер (Humbert, 23) для семейства Compositae и Перрье де-ла-Бати (Perrier de la Bathie, 38) для пальм, представленных на Мадагаскаре 130 видами, из которых 128 являются эндемичными для Мадагаскара или Маскаренских о-вов вообще.

Резюмируя все вышеизложенное, мы можем, следовательно, подразделить историю флоры Мадагаскара на три периода: 1) наиболее древний, по всей вероятности относящийся к меловому периоду и началу третичного, когда Мадагаскар был связан и с южными материками и с тропической Африкой, Азией и Америкой. К этому времени относятся все наиболее древние элементы его флоры: пантропические и восточные; 2) период наличия связи только с Африкой, очевидно, относящийся к третичному времени, во время которого на Мадагаскар проникли его западные элементы, 3) наконец, периода длительного

островного состояния, начинавшийся, по всей вероятности, не позднее плиоцена. В течение этого периода на Мадагаскар проникает ряд видов наиболее молодого возраста, занесенных действием естественных факторов или в связи с деятельностью человека.

Связь тропических флор Африки и Америки

Существование флористических связей между флорами Африки и Америки, что мы только что видели, является вопросом первостепенной важности не только для биогеографии, но и для исторической геологии, так как именно геологи должны объяснить причины разрыва ареала видов и родов (за исключением таких, заносный характер которых очевиден), разделенных в своем обитании всей широтой Атлантического океана. Утверждать при настоящем уровне знаний по географии растений и животных, что семена перенесены на такое расстояние птицами, ветром и морскими течениями, является чересчур наивным и

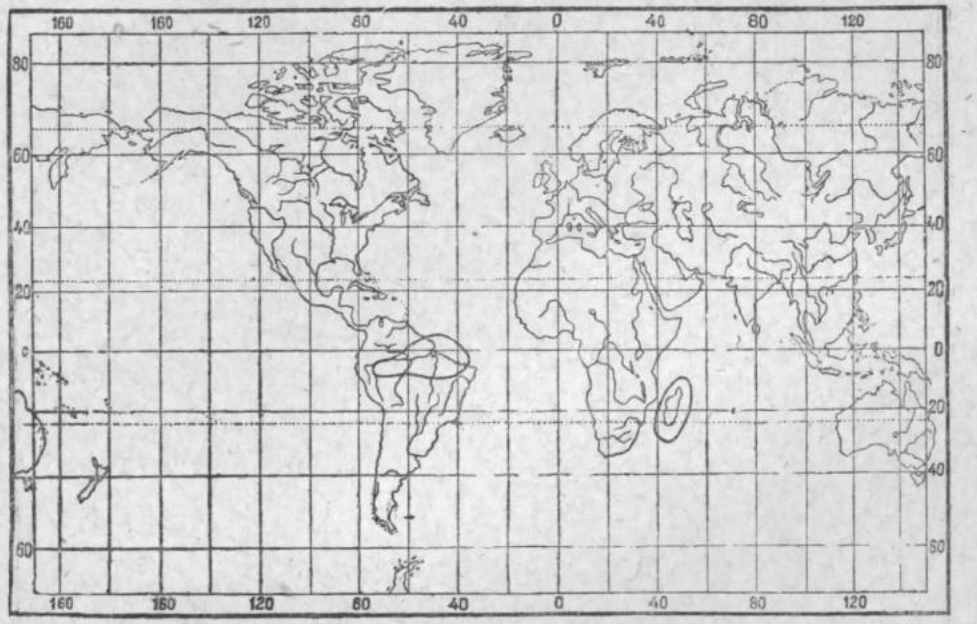


Рис. 6. Ареал рода Ravenala (Winkler, 1926)

отжившим, чтобы стоило останавливаться на опровержении этих ничем недоказуемых предположений. Только исторические причины, обусловленные существованием в прежние геологические периоды связи между этими материками, могут дать ответ на вопрос, как попали африканские роды в Америку, а американские — в Африку. Мы имеем анализ этих растений и их взаимоотношений, сделанный Энглером (Engler, 05), что позволяет легко разобраться в этом вопросе.

Энглер приводит 85 видов покрытосеменных, встречающихся как в Америке, так и в Африке, и 87 родов, имеющих не тождественные, а викарные виды на обоих материках, причем в Азии эти роды большей частью отсутствуют. Последняя группа представляет наибольший интерес, так как существование ее уже никак не может быть объяснено случайными заносами. Вследствие этого мы остановимся на рассмотрении лишь этих родов, хотя и среди тождественных видов имеется много таких, наличие которых на обоих материках также не может носить случайный характер.

Все указанные роды произрастают в тропической Африке в береговых или горных лесах или же в составе степных формаций и в тех же экологических условиях, в каких растут и в Америке. Рассмотрим сначала несколько примеров из первой лесной категории родов.

Род Olyra, крупный злак, представленный 19 видами в тропической Америке и одним видом O. latifolia в лесах не только Западной, но и Восточной Африки, а также на Мадагаскаре и Коморских о-вах.

Известная пальма Elaeis имеет только 2 вида: один из них E. guineensis, или масличная пальма, дает плоды, из мякоти которых извлекают пальмовое масло. Этот вид в Африке в диком состоянии распространен по берегам рек от Кап-Верде и Сенегамбии до Анголы, также на о. Фернандо-По и Сан-Том, в долине Конго до его верховьев и на

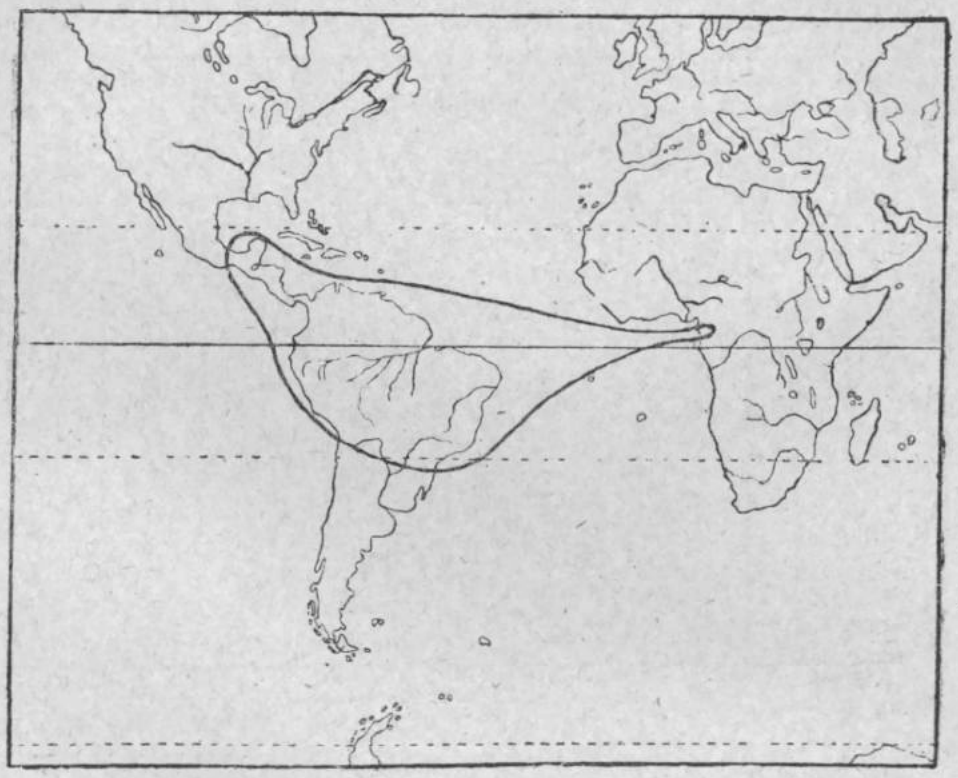


Рис. 7. Ареал сем. Vochysiaceae (Hutchinson, 1926)

восток до оз. Ниасс. Дальше к востоку от озер она имеется лишь в культуре. В тропической Америке она культивируется, но растет также, повидимому, в одичалом состоянии в устье Амазонки и в других местах Бразилии, притом не в девственных лесах, как в Африке, а на песчаных почвах. В тропической Америке, в лесах Бразилии, растет второй вид этого рода — E. melanococca, но не в устье Амазонки, а также в Колумбии. Помимо того, тропической Америке свойствен не только Elaeis и близкий к нему род Barcella, но и вся родственная группа пальм Cocoineae — Attaleae, за исключением лишь кокосовой пальмы.

Большое значение для рассматриваемого нами вопроса имеет характер распространения подсемейства Strelitzioideae семейства банано-

вых. В его состав входит род Strelitzia с 4 видами, представляющими собой особенно характерных представителей флоры юго-западной части Капской области и Наталя. Этот род имеет отдаленные родственные связи с африканскими бананами — видами рода Musa, и в противоположность этому — очень близкие связи с замечательным видом флоры Мадагаскара, так называемым деревом путешественников (Ravenala madagascariensis). Последний род включает еще один лишь вид — R. guyanensis, растущий в Бразилии (в районе Пара) и Гвиане. Плод мадагаскарского вида имеет светлосинюю мякоть, южноамериканского — яркокрасную, тогда как Sterlitzia — желтую. Кроме того, в тропической Америке, от Бразилии и Перу до Мексики и Вест-Индии растет третий род этого же подсемейства Heliconia, представленный 60 видами.

Род Anona представлен наибольшим количеством видов в тропи-

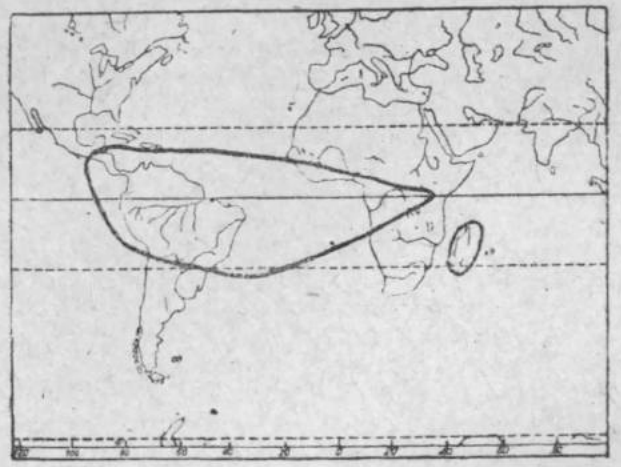


Рис. 8. Ареал рода Symphonia сем. Guttiferae (Hutchinson, 1926)

ческой Америке. Некоторые из этих видов культивируются в Африке, как и в других местах тропиков. Но, помимо этого, в тропической З. Африке имеются и дикорастущие виды этого рода, а именно A. glauca в Верхней Гвинее, A. Klainii в Гобуне и A. stenophylla в Рувенцори. Помимо этого, в африканских саваннах повсюду распространена A. senegalensis, особенно близко родственная американским видам. В тропической Азии в диком состоянии род Anona совершенно не представлен.

Род Landolphia из семейства Apocynaceae представлен 35 видами в Африке и на Мадагаскаре и несколькими видами в Ю. Америке, в том числе L. paraensis — в Бразилии, Французской Гвиане, по Амазонке (Chevalier, 38). К этому виду чрезвычайно близок вид L. guyanensis, а также ряд других видов Гвинеи (Markgraf, 26).

Секция Mespilodaphne рода Ocotea из семейства лавровых ограничена в своем распространении горами тропической и Ю. Африки, Мадагаскара, а также Канарских о-вов. Но две другие секции этого рода — Oreodaphne и Strychnodaphne, включающие около 200 видов, являются исключительно американскими, представленными в тропической и субтропической Америке.

К Hugonieae палеотропической по преимуществу секции семейства льновых Linaceae принадлежит кустарник Ochthocosmus africanus, распространенный в З. Африке от Сиерра-Леоне до Конго, а также

очень близкие к последнему три вида, выделяемые в особый род Phyllocosmus: Ph. sessiliflorus в Габуне, Ph. congolensis и Ph. candidus в Конго. В Америке они имеют лишь одного ближайшего родственника — Ochthocosmus Roraimae, растущего в северной Бразилии и Британской Гвиане.

Род Vismia из семейства зверобойных (Guttiferae) представлен 22 кустарниковыми или древесными видами в тропической Ю. Америке и 1 видом в Мексике, но, помимо того, 4 вида той же секции Euvismia растут в тропической З. Африке, а 1 вид в В. Африке на Занзибарском побережье. В южной Бразилии имеется еще одна, вторая, секция Trianthera, включающая лишь 2 вида.

Семейство Caricaceae, к которому относится Carica papaya, представлено в тропической Америке двумя родами — Carica и Jacaratia, в тропической же Африке — близким к ним родом Cylicomorpha. Этот последний род, имеющий 1 вид в Камеруне и 1 вид в В. Африке, по своим морфологическим признакам занимает среднее положение между обоими американскими родами.

Такие же родственные взаимоотношения имеют многие роды саванных формаций Африки. Так, род Copaifera из семейства бобовых представлен только в тропических Америке и Африке: в первой — 12 видами, во второй — 4 видами: C. guibourtiana в Сиерра-Леоне, C. salikounda — во французской Гвиане, C. Demeusii — в Конго, C. mopane — от Анголы до Замбези и C. coleosperma — в Батока.

Таких данных очень много, и количество их по мере изучения тропической флоры Америки и Африки все продолжает увеличиваться. Недавно Шевалье (Chevalier, 38; Stehlé, 38) сообщил о неожиданной находке вида рода Pitcairnia, описанного как P. Feliciana и найденного на неприступных скалах г. Киндия во Французской Гвинее на высоте 600—700 м. Этот род относится к громадному семейству Bromeliaceae, включающему 50 родов и 1000 видов, распространенных в Америке. Род Pitcairnia принадлежит, за исключением этого нового вида, целиком тропической Америке и островам Карибского моря. Даже Шевалье, склонный объяснять все такие разрывы ареалов заносом человеком, в данном случае считает такое объяснение неприемлемым; он объясняет это тем, что в третичном периоде семена этого вида были занесены ветром с Карибских о-вов в Африку. Несостоятельность этого объяснения при наличии большого числа видов различных семейств с таким же разорванным ареалом совершенно очевидна.

Этими примерами мы ограничимся. Они в достаточной мере свидетельствуют, так же как и наличие других родов, имеющих аналогичное с ними распространение, что между Мадагаскаром, Африкой и Ю. Америкой в прежние геологические периоды, но уже в то время когда покрытосеменные были хорошо развиты, не могла не существовать материковая связь. Доказательством этого является то, что им свойственны целые семейства, подсемейства, трибы, роды и секции,[1] совершенно отсутствующие в тропической Азии. Помимо того, имеются и такие роды, которые представлены также и в Азии, главные центры их развития сосредоточены в Америке и Африке. Так, например, род Asclepias богато представлен в саванных областях Африки, где имеется около 100 его видов, в Америке имеется 80 его видов, в Азии же всего 2 вида — в Аравии и В. Азии.

Если обратиться к более древним группам растений — папоротни-

[1] Семейства Mayacaceae, Rapataceae, Velloziaceae, Hydnoraceae, Humiriaceae, Winteranaceae, Turneraceae, Loasaceae, Caricaceae, Euphorbiaceae (Pax, 24; Lanhouw, 31). Подсемейства и трибы Musaceae-Strelitzioideae, Moraceae-Brosimeae, Rafflesiaceae-Apodantheae, Rafflesiaceae-Cytineae, Balanaphoraceae-Langsdorffieae, Gentianaceae-Leiphaemeae, Compositae-Heleniae и др.

кообразным и голосеменным, то мы и среди них найдем аналогичные взаимоотношения американских и африканских родов. Так, например, папоротник Trichomanes имеет в числе других две секции — Feca и Ptilophyllum, сосредоточенные в тропических Центральной и Южной Америке, а также и на Антильских о-вах. Последний подрод включает и виды, растущие в З. Африке. Это будут T. crispum, в Америке произрастающий в Мексике — Уругвае, в Африке — на Сиерра-Леоне и в Конго; близкий к предыдущему T. pilosum, широко распространен в Ю. Америке, в Африке он встречается в Камеруне; третий вид — T. crenatum распространен только в Африке (Нигерия и Камерун) (Bergolt, 37).

В Маскаренской области, в том числе и на Мадагаскаре имеется ряд видов папоротников (Christensen, 07), не растущих больше нигде, кроме Америки. Так, небольшой род Trachypteris включает 2 вида, из которых один, T. pinnata, растет на Галапагоских о-вах и Эквадорских Андах, а второй, T. Drakeana, очень близкий к предыдущему, является эндемичным видом Мадагаскара. Род Adiantopsis представлен на Мадагаскаре двумя эндемичными видами, родственными южноамериканским видам. Два небольших вида Polypodium microglossum и P. pseudomarginellum имеют ближайшие родственные связи с видами Ю. Америки и о. св. Елены, а не с азиатскими видами. Род Elaphoglossum включает около 400 видов, из которых 300 растут в тропической Америке, а остальные в палеотропиках — Африка 20, о. Мадагаскар — 23 вида, большая часть которых эндемичны. Род Aneima представлен 50 видами в тропической Америке, 4 видами в тропической и Ю. Африке, 3 видами на Мадагаскаре, из них 2 эндемичных, 1 видом в Индии. Наконец, виды Asplenium auritum, Polypodium cultatum и Cheroglossa palmata растут только в тропической Америке и в Маскаренской области.

Род Gnetum из хвойниковых представлен 19 видами в Азии, 6 видами в Америке и 2 видами в З. Африке. Бедность рода в Африке, присущая также и многим семействам Angiospermae, свидетельствует об имевших место изменениях климата, меньше затронувших тропическую Азию, а также и Америку. Африканским видам — G. africanum и G. Buchholzianum — в Ю. Америке соответствуют 6 видов, растущих в противолежащей северо-восточной части Ю. Америки (Markgraf, 30).

В числе этих связывающих флоры обоих материков родов имеются представленные в Америке рядом видов, которым в Африке соответствует лишь один вид, и наоборот, имеются такие роды, которые имеют по одному виду в Америке и Африке; ряд родов имеет много видов, а иногда и целые секции в Америке, которым в Африке отвечают также многочисленные викарные виды и секции; отдельным родам в Америке соответствуют замещающие роды в Африке.

Помимо того, имеется ряд родов лесных, водных и болотных растений, которые даже Энглер при всей своей осторожности в этом вопросе не считает возможным считать заносными. Он считает, что исходные типы современных видов этих водных растений должны были существовать в Америке и Африке уже при возникновении их лесов.

Вместе с тем необходимо помнить, что, помимо этих свойственных специально Африке и Америке элементов их флор, последние еще включают и ряд родов и видов, общих с таковыми тропической области Азии.

Одним из доказательств отсутствия какой-либо случайности в распространении указанных родов может служить еще и то обстоятельство, что многие роды, представленные в Америке исключительно большим количеством видов, как, например, Anthurium (500 видов); Philodendron (300 видов), совершенно отсутствуют в Африке.

Эти флористические данные подтверждаются нахождением в ископаемом состоянии в Ю. Америке на 41° ю. ш., в Аргентине (Rio Pichileufu), четырех родов — Erythroxylon, Trichilia, Paullinia и Landolphia, которые и сейчас являются общими Африке и Ю. Америке. Берри (Berry 38), описавший эту флору, относит ее к миоцену.

Мы имеем, таким образом, доказательство того, что те флористические связи между тропическими флорами Африки и Америки, которые мы наблюдаем в настоящее время, существовали уже в середине третичного периода.

Все эти обстоятельства не оставляют никакого сомнения в наличии материковой связи между Африкой и Америкой в меловом и начале третичного периодов. Исходные типы родов были тогда распространены на этом, в то время еще связанном материке. В дальнейшем, вследствие отделения Африки от Америки, эти типы дифференцировались на современные, замещающе роды и виды.

Для географии растений значительно более приемлемым является объяснение этих флористических связей на основе вегенеровской теории расхождения Африки и Америки. Для подтверждения теории Вегенера геологические работы Дютойта доставили больше доказательств, чем теория опускания материка, заполнявшего эту часть современного Атлантического океана. Сходность в Америке и Африке экологических условий обитания этих родов и видов, являющихся по преимуществу низинными формами, заставляет предполагать, что на всем протяжении материка, находившегося на месте Атлантического океана, должны были существовать совершенно одинаковые условия и климата, создавшие тождественные экологические условия на протяжении нескольких тысяч километров от Африки до Америки. Такую тождественность условий, притом в тропической зоне с ее разнообразием и богатством растительности, очень трудно себе представить, во всяком случае для этого не существует никаких доказательств. Все эти трудности сразу отпадают, если допустить расхождение материков.

Итоги изучения

Мы можем теперь подвести итоги результатам изучения происхождения флор различных частей тропической Африки. Основные особенности этих флор заключаются, во-первых, в значительно большей видовой бедности флоры тропической Африки, насчитывающей 13 000—15 000 видов, по сравнению с тропическими флорами Азии и Ю. Америки, представленными 40 000—45 000 видов; во-вторых, в смешанности разнообразных элементов, что особенно ясно выражено во флоре Ю. Африки; в-третьих, в наличии многочисленных родовых или видовых связей с флорами тропических Азии и Америки, в-четвертых, в наличии таких же связей между флорами различных частей Африки, сейчас разобщенных территориями с пустынными или другими условиями обитания.

Палеоботанические данные, несмотря на исключительную свою скудность, указывают, как мы видели, на существование в конце мелового периода и начале третичного (эоцен-олигоцен) влажных тропических условий в пределах современной пустынной зоны С. Африки, а ископаемые остатки растений, найденные в пределах Средиземноморской области Европы, свидетельствуют о том, что тропическая флора простиралась еще дальше на север.

Все эти особенности флоры тропической Африки могут быть легко разрешены лишь при условии двух допущений: смещения климатических зон и существования связей с тропическими Азией и Америкой.

Если считать, что изменение положения климатических зон в северном полушарии в третичном и четвертичном периодах не вызывает сомнения, то единственно возможным и логичным будет допущение соответствующего перемещения климатических зон и в пределах Африки. Это перемещение зон в третичном периоде и до ледникового периода должно было итти к югу, с конца же ледникового периода — в обратном направлении, на север. Такие изменения климатической зональности должны были вызвать в Африке, точно так же как и в Европе, изменения в составе растительности. Как это показал Ирмшер (Irmscher, 29), бедность тропической флоры Африки по сравнению с Америкой и Азией и наличие целого ряда родов, имеющих разрыв ареала как раз в пределах Европа — Африка, свидетельствуют о том, что именно в пределах этих двух материков происходившие изменения климата были особенно сильно выражены. Это, как мы уже видели, объясняется прохождением экватора, в Ю. Америке и Ю. Азии почти не изменявшего своего положения и, наоборот, очень сильно сместившегося в своей центральной части в пределах Европа — Африка. Помимо того, при перемещении растительности в Европе к югу она достигла Альп, положивших предел ее дальнейшему продвижению, что и явилось причиной ее почти полной гибели, в Африке таким же препятствием послужила пустынная зона, точно так же вызвавшая гибель многочисленных представителей тропической флоры. В Америке, благодаря меридиональному расположению хребтов и отсутствию такой сплошной пустынной зоны, как в Африке, больше сохранилось тропических родов. Геологические данные, касающиеся Африки, вполне подтверждают эти ботанико-географические требования смещения климатических зон.

Если допустить эти изменения климата, то становятся понятными вышеотмеченные особенности тропической флоры Африки. Перемещением экватора к югу в пределы С. Африки объясняется наличие описанных ископаемых тропических лесов. Дальнейшее движение экваториальной зоны к югу служит объяснением наличия в африканской флоре обедневших пантропических элементов. Наличие в первой половине третичного периода тесных связей с тропической Азией через Мадагаскар и Индию способствовало обогащению тропической флоры Африки азиатскими элементами, чем и объясняется значительный процент палеотропических элементов во флоре Африки. Несомненное существование материковой связи между Африкой и Ю. Америкой в конце мелового и начале третичного периодов объясняет наличие общих им флористических элементов.

Существование на о. Сокотре более древней и менее мегатермной флоры, чем современная флора тропической Африки, а также наличие в составе флор как Сокотры и Маскаренских о-вов, так и Абиссинии общих элементов с островами Макаронезии, в том числе с Канарскими о-вами, говорит об этих же перемещениях климатических зон в эоцене-плиоцене и сопровождавшей их растительности.

Наличие специфических тропическо-африканских элементов объясняется, согласно Энглеру, во-первых, тем, что из широко распространенных пантропических родов в дальнейшем дифференцировался ряд новых родов, во-вторых, тем, что многие исходные роды, занимавшие с самого начала ограниченные территории, в дальнейшем развились параллельно друг другу, превратившись в современные эндемичные для тропической Африки роды.

В то время, когда тропическая зона проходила через С. Африку, бо́льшая часть остальной Африки, естественно, должна была находиться в пределах южной умеренной зоны. После олигоцена с постепенным смещением экватора в южное полушарие южная умеренная зона (включая и южную пустынную зону) все более и более перемещалась к югу. Этот процесс достиг своего апогея в четвертичном периоде,

когда в северном полушарии господствовал ледниковый период, а тропическая зона находилась гораздо южнее, чем в настоящее время.

Такое изменение климатической зональности оказало свое воздействие на флору Ю. Африки, о котором мы можем судить по характеру ее современного состава. Прежде всего бросается в глаза отсутствие в ее составе элементов холодного климата. Это объясняется указанным сильным смещением в четвертичном периоде к югу умеренной зоны, повлекшим полное вымирание не только флоры холодного климата, которая не имела возможности отступить далее к югу, но и части умеренной флоры.

Наличие в составе флоры самой южной оконечности Африки тропических элементов объясняется их проникновением на юг как раз во время этого сильного продвижения тропической зоны в пределы современного южного полушария.

То, что, несмотря на такое продвижение тропической зоны в пределы Ю. Африки, ее умеренная флора не была целиком уничтожена, объясняется, как это правильно указал Ирмшер, тем, что продвижение жаркого климата в пределы холодной зоны должно оказать значительно меньшее разрушающее действие на растительность, чем продвижение холодного климата в пределы умеренной и субтропической зон. В то время как в последнем случае растительность полностью гибнет, в первом случае многие ее представители продолжают существовать, приспосабливаясь к условиям более жаркого климата. Этим объясняются поразительная смесь элементов и богатство капской флоры, на которой мы подробно остановимся в одной из следующих глав.

Этими же изменениями климата в С. Африке объясняется наличие смеси элементов: средиземноморских, повидимому, выработавшихся из состава тропической флоры, но также и чисто умеренных, получивших возможность продвижения на юг во время четвертичного смещения тропической зоны в Ю. Африку. Этим же распространением умеренных элементов объясняется обилие их в составе флоры горных хребтов Африки, где они оказались в дальнейшем изолированными вследствие возвращения тропической зоны в свое современное положение.

Эти климатические смены, имевшие место в Африке, хорошо обнаруживаются при монографическом изучении родов ее флоры. Так, например, Фриз (Fries, 23) и Веймарк (Weimarck, 33) при изучении ряда родов: Sparmannia, Cerastium, Anagallis, Impatiens, Sweertia и др. установили у них наличие близких видов, эндемичных отдельным горным вершинам Восточной и отчасти Западной Африки. В настоящее время эти виды совершенно разобщены друг от друга, так как тропические условия климата нижних поясов и равнинных пространств, разделяющих эти возвышенности, являются непреодолимым препятствием для обмена между ними видами. Но в то же время родственная близость этих эндемичных видов, а в некоторых случаях даже и подвидов свидетельствует о том, что в истории флоры Африки был такой период, когда на всем протяжении ее современной тропической зоны условия климата были не тропические, а умеренные, что обусловило возможность повсеместного распространения исходных видовых типов. С наступлением тропических условий климата они вынуждены были подняться в горы, где вследствие изоляции и образовали современные эндемичные виды.

Объяснить происхождение последних незначительным снижением снеговой линии во время ледникового периода нельзя, так как если это снижение и было, чем можно объяснить обмен видами между смежными вершинами В. Африки, то этого было бы все же недостаточно для объяснения нахождения изолированных местонахождений тех же видов или им викарных видов в З. Африке.

Необходимо допустить наличие более холодного климата во всей этой зоне Африки, что, очевидно, и имело место во время нахождения тропической зоны в пределах современной Средиземноморской области. Дальнейшими изменениями в положении климатических зон и можно объяснить разрывы ареалов многих родов и видов, сохранившихся в Западной и Восточной Африке, но отсутствующих в промежуточных областях.

Карта распространения в Африке видов Sparmannia хорошо иллюстрирует вышеизложенные соображения. Наличие в горах Мадагаскара видов Sparmannia указывает на то, что предполагающееся широкое распространение исходных видов этих эндемичных родов, о котором мы говорили выше, имело место не в недавнее время, а очевидно еще тогда, когда Мадагаскар был соединен с Африкой.

Эти же перемещения растительности, вызывавшиеся смещением климатических зон, могут быть показаны и на примере географического распространения семейства Zygophyllaceae, изученного Энглером (Engler, 96). Это семейство включает 24 рода, причем все без исключения являются в большей или меньшей степени ксерофитами или галоксерофитами. Резкая разграниченность групп родов и систематическая изолированность отдельных родов с несомненностью свидетельствуют о древности всего семейства. В географическом отношении семейство Zygophyllaceae представляет также очень большой интерес, так как все входящие в его состав роды являются обитателями пустынь или полупустынных областей, не занимающих связанной территории, а разбросанных в разных частях земного шара, в особенности же в Африке и Ю. Азии.

Энглер на основании детального изучения распространения родов этого семейства пришел к заключению, что для большинства из них исходным центром являются С.-В. Африка и Аравия. Отсюда они распространились в пределах самого Африканского материка, а также проникли на территорию Австралии и Ю. Америки, когда еще существовала материковая связь с ними. Из Африки же в более позднее время представители родов этого семейства распространились в Западную и Среднюю Азию, после того как на месте Тетиса образовалась суша.

Существование представителей целого ксерофитного семейства в пределах Африки, вероятно, уже с мелового периода, ставит последний вопрос — на него нам предстоит еще ответить, — а именно: о возрасте пустынных элементов флоры земного шара, наиболее выраженных в пределах Африки.

По этому вопросу мы имеем также прекрасное исследование Энглера (Engler, 14). Если бы всех ксерофитов можно было филогенетически вывести из гидрофитных или гигрофитных или даже полуксерофитных типов, существующих еще в настоящее время в пределах флор тех же областей, в которых находятся и ксерофитные, то это свидетельствовало бы о молодом возрасте ксерофитов и развитии их в новейшее геологическое время, а следовательно, и об образовании пустынных областей также в новейшее время. Если же ксерофитные типы в большом количестве и притом различного родственного происхождения будут обнаружены в отдаленных областях земного шара, на различных материках, связь между которыми в настоящее время нарушена, то это будет свидетельствовать о древности происхождения этих ксерофитных элементов, а также и о том, что и в прежние геологические периоды уже существовали пустынные области. Из данных палеоклиматологии мы уже видели, что климатическая зональность на земном шаре существовала всегда, хотя положение по отношению к ней материков неоднократно менялось. Следовательно, должны были всегда существовать и пустынные зоны по обе стороны от экватора, перемещавшиеся соответственно

Карело-Финская База
Академии Наук СССР
БИБЛИОТЕКА

перемещениям этого последнего. Анализ ксерофитных элементов должен дать подтверждение этим климатическим данным.

Выводы Энглера из указанного анализа ксерофитов, несколько видоизмененные соответственно уровню наших теперешних знаний, могут быть сведены к следующему. Число семейств, в пределах которых имело место развитие выраженных ксерофитов, относительно невелико. Некоторые из этих семейств,[1] ввиду их изолированности или примитивности морфологических особенностей, или систематической расчлененности на подсемейства и группы родов следует рассматривать как очень древние.

Эти семейства выделили в различных частях земного шара ксерофитов, происходящих от различных ветвей этих семейств. В некоторых случаях один и тот же род представлен в разобщенных областях земного шара. Например, Polygonaceae представлены ксерофитными Eriogoneae в Америке и Atraphaxideae в С. Африке и Ц. Америке; из Chenopodiaceae — Cyclolobeae имеются главным образом в Америке и Австралии, Spirolobeae — в Средиземноморской области, Африке и Ц. Азии. Из числа ксерофитных родов, например, роды Zizyphus, Convolvulus, Atriplex представлены в Америке, Африке, Азии и Австралии.

Можно констатировать в некоторых областях земного шара чрезвычайно сильное развитие некоторых из таких кseроморфных родов. Наша флора Средней Азии может дать многочисленные примеры такого развития. Эти полиморфные циклы форм в большинстве случаев должны рассматриваться как имеющие молодой возраст, как возникшие в новейшее геологическое время. Но наравне с ними имеются и несомненно очень древние, систематически изолированные и морфологически зафиксированные роды, как Welwitschia в Ю. Африке и Fouquieria в Ц. Америке. Помимо того, образование хотя и более молодыми, чем эти последние, ксерофитными родами самостоятельных полиморфных циклов в различных областях земного шара свидетельствует также о давности их существования и наличии неоднократных миграций.

Для немногих ксерофитных родов, обитающих в настоящее время на всех материках, объяснить возникновение их разорванного ареала можно, лишь допустив прежнюю связанность этих материков.

Допущение проникновения этих ксерофитов через Аравию в Азию, точно так же как и ксерофитов Азии, в частности, северо-западной Индии, в Африку не встречает каких-либо затруднений. Из Индии и Бирмы часть африканских галоксерофитов могла распространиться дальше по побережьям Малезии, в то время когда она представляла собой не архипелаги островов, а образовывала южное продолжение Азии.

Наличие в Америке общих или родственных с Африкой ксерофитов не может быть объяснено проникновением их через Средиземноморскую область и Азию, так как дальше Ц. Азии они в большинстве случаев не идут, а в пределах береговой зоны В. Азии пустыни отсутствуют. Оно может быть объяснено лишь существованием непосредственной связи Африки с Ю. Америкой и Европы с С. Америкой.

Нахождение этих ксерофитов в Австралии надо объяснить, быть может, проникновением их из Ю. Америки, с которой у нее имелась длительная связь, или же через острова Малезии.

Наконец, наличие в южноафриканских ксерофитных областях многочисленных родов (например, Kissenia, Wellstedia) и даже видов, общих с С. Африкой, разделенных в настоящее время тропической зоной,

[1] Gnetaceae, Hydnoraceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae, Aizoaceae, Amarantaceae, Leguminosae, Capparidaceae, Moraceae, Liliaceae, Celastraceae, Nyctoginaceae.

может быть объяснено лишь смещениями климатической зональности, вследствие которой, как мы видели, экваториальная зона проходила через С. Африку, пустынный же пояс должен был находиться в пределах современных тропиков. Только таким образом, а не переносом ветром, как это хотел допустить Энглер, можно объяснить общность южно- и североафриканских ксерофитных флор и частичное сохранение их и в пределах современной тропической зоны.

В пустынях и полупустынях Аравии и Индии, в некоторых случаях вплоть до Бирмы, ксерофитные типы представлены почти исключительно ксерофитами тропической Африки, тогда как ксерофиты Средней и Центральной Азии имеют ряд тесных родовых связей с ксерофитами средиземноморской части Африки и Сахары.

Из всего изложенного вытекает, что число ксерофитов, имеющих безусловно древнее происхождение и занявших свой современный ареал в прежние геологические периоды, настолько велико, что мы должны допустить наличие пустынной зоны и в прежние геологические периоды, а возникновение многих древних ксерофитных родов покрытосеменных отнести не позднее, чем к меловому периоду. Ксерофитные голосеменные, как Ephedra, саговниковые — Cycadaceae, должны были возникнуть еще раньше — в юрском периоде.

В геологически позднейшее время, а также и в настоящий момент ксерофитные области сильно увеличились, вследствие чего ксерофитные типы получили возможность широкого распространения, что обусловило образование вторичных центров родов и развитие полиморфных циклов. Этот процесс эволюции ксерофитов, вытеснение ими гигрофитных океанических элементов и ксерофитизация флоры приобретают в современный момент особенное развитие вследствие уменьшения влажности климата, а также и под влиянием деятельности человека, который, вырубая и сжигая древесную растительность, способствует таким путем расширению пустынных областей (Van Steenis, 36).

ЛИТЕРАТУРА

Baker J. G. Flora of Mauritius and the Seychelles, London, 1877.

Baker J. G. On the Natural History of Madagascar. Journ. of Bot.,, p. 327, 362. 1881.

Balfour B. Botany of Socotra. Trans. Roy. Soc. of Edinburg, v. 31, 1916.

Balfour B. The Island of Socotra and its Recent Revelations. Proc. of the Roy. Institut of Great Britain, 1883.

Bancroft H. A. Contribution to the Geological History of the Dipterocarpaceae. Geol. Föering. Stockholm, № 392. 1933.

Bergolt E. Süd- und Mittelamerikanische Trichomanes Arten (Die Subgenera Feea und Ptilophyllum). Pflanzenareale, Reihe 4, H. 5.

Berry E. W. Tertiary Flora from the Rio Pichileufu, Argentina. Spec. Pap. Geol. Soc. Amer., № 12, 1938.

Chevalier A. La végétation montagnarde de l'Ouest Africain et sa genèse. Contribution à l'étude du peuplement des hautes montagnes. Soc. biogéogr., Paris, II, 1928.

Chevalier A. Le rôle de l'homme dans la dispersion des plantes tropicales: échanges d'éspèces entre l'Afrique tropicale et l'Amérique du Sud. Rev. bot. appl., v. 11, 1931.

Chevalier A. Sur les plantes qui croissent à travers le Sahara et le Soudan depuis les déserts et steppes de l'Asie jusqu'au littoral de la Mauritanie et du Sénégal. Sect. de biogéogr. au Congrès du Bruxelles. Extr. des C. R. du Congr. de l'Ass. franç. avanc. de Sci. Bruxelles, 1932.

Chevalier A. Liaisons floristiques entre l'Afrique tropicale et l'Amérique équinoxiale. Rev. bot. appl., v. 18, № 208, 1938.

Chiarugi A. Fossili del Pliocene e del Pleistocene. Paleontologia della Somalia. Paleont. Italica, v. 32, suppl. 1, 1933.

Chodat R. Die geographische Gliederung der Polygala-Arten in Africa. Ein Beitrag zur Pflanzengeschichte Afrikas. Engl. bot. Jahrb., Bd. 50, Suppl., 1914.

Christensen C. The Pteridophyta of Madagascar; the Distribution and Relationship of the Pteridophyta of Madagascar. Dansk bot. Arkiv, VII. 1932.

Diels L. Beiträge zur Kenntnis der Vegetation und Flora der Seychellen. Wiss. Erg. Dtsch. Tiefsee-Exped. Valdivia, Jena, 11, Bd. 1, Lief. 3. 1922.

Durand Th. et Schinz H. Études sur la flore de l'État indépendant du Congo. I, Bruxelles, 1896.

Engelhardt H. Tertiäre Pflanzenreste aus dem Fajum. Beitr. z. Pal. u. Geol. Ost-Ung. u. d. Orients, Bd. 20, 1907.

Engler A. Ueber Herkunft, Alter und Verbreitung extremer xerothermer Pflanzen. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss., XX, 1914.

Engler A. Versuch einer Entwicklunsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärperiode, II, Cap. 11 u. 12. 1882.

Engler A. Ueber die Hochgebirgsflora des tropischen Afrika. Abhl. d. Preuss. Akad. Wiss., Berlin, 1892.

Engler A. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas, Berlin, 1895, V., Lief. V—VI, Teil A. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Deutsch-Ost-Afrika.

Engler A. Ueber die geographische Verbreitung der Zygophyllaceen im Verhältniss zu ihrer systematischen Gliederung. Abh. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1896.

Engler A. Ueber die Vegetationsverhältnisse des Ulugurugebirges in Deutsch-Ost-Afrika. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss., Bd. 16, 1900.

Engler A. Ueber die Vegetationsformationen Ost-Afrikas auf Grund einer Reise durch Usambara zum Kilimandscharo. Ztschr. Ges. Erdkunde, Berlin, № 4, 6. 1903.

Engler A. Ueber das Verhalten einiger polymorphen Pflanzentypen der nordlich-gemassigten Zone bei ihrem Uebergang in die afrikanischen Hochgebirge. Ascherson's Festschrift, Berlin, 1904.

Engler A. Ueber die Vegetationsverhältnisse des Somalilandes. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss., X. 1904.

Engler A. Ueber floristische Verwandschaft zwischen dem tropischen Afrika und Amerika, sowie über die Annahme eines versunkenen brasilianisch-äthiopischen Continents. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss., VI. 1905.

Engler A. Ueber die Vegatationsverhältnisse von Harar und des Gallahochlande, auf Grund der Expedition von Erlanger u. Neumann. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss. Bd. 40, 1906.

Engler A. Pflanzengeographische Gliederung von Afrika. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss., Phys.-mathem. Cl., 1908.

Engler A. Die Florenelemente des tropischen Afrika und die Grundzüge der Entwicklung seiner Flora. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss., Bd. 46, 1910.

Engler A. *in*: Engler u. Drude. Vegetation der Erde. IX. I. Allgemeiner Ueberblick über die Pflanzenwelt Afrikas. Leipzig, 1910; III. 2 Wichtige allgemeine Ergebnisse über Wanderungswege so wie über Verbreitung und Herkunft der Xerothermen. Leipzig, 1921.

Fries Thore. Die Anagallis-Arten der afrikanischen Hochgebirge. Notizbl. Bot. Gart. Berlin — Dahlem VIII, № 75. 1923.

Fries Thore. Die Impatiens-Arten des Kenia, Mt. Aberdore u. Mt. Elgon. Notizbl. Bot. Gart. Berlin — Dahlem, VIII, № 75. 1923.

Fries Thore. Die Swertia-Arten der afrikanischen Hochgebirge. Notizbl. Bot. Gart. Berlin — Dahlem VIII, № 77. 1923.

Fries Thore. Ueber Stachys aculeolata Hook. und verwandte Formen der afrikanischen Hochgebirge. Notizbl. Bot. Gart. Berlin — Dahlem, VIII, № 79. 1923.

Fries Thore u. Rob. Die Gattung Cliffortia im tropischen Afrika. Notizbl. Bot. Gart. Berlin — Dahlem VIII, № 79. 1923.

Fries Th. u. Weimarck H. Die Cerastium Arten des tropischen Afrika. Bot. Notizer, 1929.

Hirmer M. Die fossilen Floren Aegyptens. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten egyptens. IV. Abh. Bayer. Akad. Wiss., Bd. 30, Abh. 3, 1925.

Hooker J. D. On the Plants of the Temperate Regions of the Cameroons Mountains and Islands in the Bight of Benin, Collected by Mr. G. Mann, Governement Botanist Journ. Linn. Soc. Bot., VII, 1864; цитирую по немецкому переводу: Gustav Mann's botanische Forschungen an der Westküste von Afrika. Peterm. Mitteil., 1865.

Hooker J. Comparison of the Maroccan Flora with that of the Mountains of Tropical Afrika *in*: Hooker J. and Ball J. Journal of a tour in Marocco and the Great Atlas. London, App. F. 1878.

Humbert H. Les composées de Madagascar. Paris, 1923.

Humbert H. Végétation des hautes montagnes de Madagascar. Contribution à l'étude du peuplement des hautes montagnes. Soc. biogéogr. Paris, II. 1928.

Irmcher E. Pflanzenverbreitung u. Entwicklung der Kontinente. Hamburg, I. 1929.

Köppen W. u. Wegener A. Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin, 1924.

Kräusel R. u. Stromer E. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Aegyptens. IV. Die fossilen Floren Aegyptens. Abh. Bayer. Akad. Wiss., Mah.-naturw. Abt., Bd. 30, Abh. 2, 1924.

Lanjouw J. The Euphorbiaceae of Surinam. Amsterdam, 1931.

Markgraf Fr. Ueber die verwandschaftliche Gliederung und die Verbreitung der Gattung Acocanthera G. Don. Notizbl. Bot. Gart. Berlin — Dahlem, VIII, № 77. 1923.

Markgraf Fr. Apocynaceae. Rec. Fras. Bot. Neerl., v. 22, 1925.

Markgraf Fr. Monographie der Gattung Gnetum. Bull. Jard. bot. Buitenzorg., ser. 3, X, livr. 4. 1930.

Mildbraed J. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Zentral-Afrika. Expedition 1907/08. Bd. II. Botanik. Leipzig, 1914. (Die Vegetationsverhältnisse der Expedition, S. 604—691).

Moreau K. E. Pleistocene Climatic Changes and the Distribution of Life in East Afrika. Journ. of Ecol., XXI, № 2. 1933.

Palacky J. Zur Genesis der afrikanischen Flora. Wiss. Erg. Bot. Congr. Wien, 1905. Jena, 1906.

Pax F. Die Phylogenie der Euphorbiaceae. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 50, 1924.

Perrier de la Bathie H. Biogéographie des plantes de Madagascar. Paris, 1936.

Perrier de la Bathie M. H. Les Bignoniacées de la region Malgache. Ann. Mus. Colon. Marseille, année 46, ser. 5, v. 6. 1938.

Perrier de la Bathie H. Répartition et affinités des palmiers de la région Malgache. C. R. de la Soc. biogéogr. Paris, № 127, 1938.

Schenk A. Fossile Hölzer der libyschen Wüste *in*: Zittel, Libysche Wüste, III, Th. 1, s. a.

Schuster I. Ueber Nicolien und Nicolienähnliche Hölzer. Svenska Vetersk. Akad. Hant., Bd. 45, № 6, 1910.

Schweinfurth G. Pflanzengeographische Skizze des gesamten Nil-Gebietes und der Uferländer des Rothen Meeres. Petermann's Mitteilungen, 1868.

Schweinfurth G. Allgemeine Betrachtungen über die Flora von Socotra. Engl. Jahrb., V. 1884.

Seward A. C. Collection of Fossil Plants from South-East Nigeria. Bull. Geol. Surv. of Nigeria, № 6. 1924.

Seward A. C. Leaves of Dicotyledons from the Nubian Sandstone of Egypt. Geol. Surv. of Egypt., Cairo, 1935.

Steenis Van C. G. Cycles of Drought and Reafforestation in the U. S. A. seen in the Light of a New Botanical Hypothesis on the Origin of Deserts in general. Bull. Jard. bot. Buitenzorg, ser. 3, XIV, 1936.

Stehlé H. Analogies entre le Pitcairria Feliciana d'Afrique et des Pitcairria Antillais. Rev. bot. Appl., v. 18, N 208, 1938.

Unger Fr. Der versteinerte Wald bei Cairo und einige andere Arten verkieselten Hölzer in Aegypten. Sitzber. d. mathem. Classe der Akad. Wiss. Wien, Bd. 33, 1858.

Weimarck H. Verbreitung einiger afrikanisch-montanen Pflanzengruppen. I—II. Svensk Bot. Tidskr., 27, H. III—IV, 1933; ibid., 30, H. I, 1936.

Wildeman E. Documents pour l'études de la géobotanique congolaise. Bruxelles, 1912.

Wildeman E. Études sur la flore des districts du Bangola et de l'Ubaugi (Congo-belge). Bruxelles, pp. 465. 1911.

Zittel. Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Libyschen Wüste. Paläontogr. Bd. 20, 1883.

ГЛАВА IV

ИСТОРИЯ НЕОТРОПИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ

Область неотропической флоры, если рассматривать ее с севера на юг, включает, согласно Энглеру: самую южную, тропическую Калифорнию, всю Ц. Америку, от Мексики до Панамского перешейка, южную Флориду с Багамскими и Бермудскими о-вами, острова Вест-Индии, тропическую Ю. Америку от Колумбии, Венецуэлы и Гвианы до араукариевой зоны южной Бразилии.

Благодаря существованию в прошлом соединения тропической Америки с Африкой, наличие пантропической флоры доказывается, как мы видели в предыдущей главе, многочисленными связями этих флор. Но вместе с тем давность разъединения этих материков обусловила значительную самостоятельность палеотропической и неотропической флор. Географический анализ родов неотропической флоры, сделанный Энглером (Engler, 82) на основе Genera plantarum Бентама и Гукера показывает это вполне наглядно, хотя количество родов и не вполне отвечает современным вследствие бо́льшего дробления старых родов и описания новых, но тем не менее соотношение цифр, полученное Энглером, сохраняет все свое значение. Всего Бентамом и Гукером было приведено 3617 родов двудольных растений; из них 1711 свойственны только палеотропической и 1448 — только неотропической флоре. Общими же для них будут, таким образом, 458 родов.

Такое относительно небольшое количество общих родов свидетельствует о раннем нарушении связи нео- и палеотропиков, еще в то время, когда флора покрытосеменных растений находилась в стадии формирования. Существовавшая в более позднее время связь Азии с С. Америкой через сушу в области Берингова пролива не могла способствовать обмену форм тропических флор, так как нет никаких данных, которые говорили бы о существовании когда-либо тропических условий климата в С.-В. Азии и северо-западной части С. Америки. И, наоборот, имеется очень много данных, как мы это еще увидим, о существовании в их пределах уже с мелового периода умеренных условий климата.

Нет никакого сомнения, что виды и роды, имеющие реликтовые, разорванные ареалы, охватывающие тропическую Америку и Мадагаскар, представляют собой остатки флоры, имевшей некогда широкое распространение во всей тропической области (Engler, l. c.). Приведенные флористические взаимоотношения выявились бы значительно яснее, если бы такой же подсчет был произведен в отношении викарных и, что более трудно, родственно связанных родов.

Изолированность от конца мела или начала третичного периода до плиоцена тропической Америки от Старого Света, а с эоцена до плиоцена и от С. Америки, способствовала сохранению ее своеобразных черт и меньшему влиянию на формирование умеренной флоры, чем оказанное палеотропической флорой.

Общий обзор

Рельеф тропической Америки характеризуется тремя меридиональными зонами, сменяемыми одна другой с запада на восток: первую образуют Анды, начинающиеся на севере у впадения р. Ориноко в Антильское море, а затем направляющиеся к югу и идущие параллельно побережью Тихого океана; вторую зону образует громадная низменность бассейнов Амазонки и Параны, занимающая центральную часть страны, и, наконец, третью — возвышенные плато Гвианы и Бразилии, доходящие только до 35° ю. ш.; южнее равнина простирается до побережья Атлантического океана на всем протяжении выклинивающейся к югу Америки.

Анды образуют две ветви, расходящиеся к югу и ограничивающие расположенное между ними плато, лежащее в Перу и Боливии на высоте 3800 м. Наибольшая высота Анд превышает 7000 м (г. Аконкагуа в Аргентине на 32,°5 ю. ш.). В Перу и Боливии вершины превышают 6000 м, а в Эквадоре имеют высоту около 5000 м. Восточные значительно более древние возвышенности сильно денудированы, но тем не менее Гвианский массив, образующий водораздел между Ориноко и Амазонкой, достигает 2600 м высоты, а главная вершина Бразильского массива лежит на высоте 2712 м.

Граница вечного снега в тропической части Анд лежит в настоящее время на высоте 4600—4800 м. По направлению к югу, вследствие увеличивающейся сухости климата, она проходит выше 5000, даже 6000 м. Ледники в тропической зоне имеют очень незначительное развитие; установлено, что в момент своего наибольшего развития, в ледниковый период, они спускались ниже, чем теперь (на экваторе — до 3900 м, в северном Перу — до 3600 м).

В геологическом отношении тропическую Ю. Америку можно подразделить на более молодую часть — Анды — и древнюю, к которой относятся возвышенные плато Гвианы и Бразилии. Складчатые горные цепи Бразилии, известные под названием Бразилианид, лежащие к востоку от Анд, имеют палеозойский возраст. Само Бразильское плато представляет собой остаток мезозойских возвышенностей. Нахождение на нем ископаемых остатков папоротника Glossopteris указывает на существовавшую в то время связь африканского и южноамериканского материков. Геологические данные не оставляют сомнения в существовании этой связи начиная от каменноугольного и до мелового периода; вероятно, она существовала еще и в начале третичного периода.

В течение почти всего мезозоя на месте Анд еще простиралось море. Поднятие Анд началось только в конце мела и продолжалось в третичном периоде, и только к концу его они почти достигли своей современной высоты. Горообразующие процессы не прекратились еще в настоящее время. Морские отложения отсутствуют в Ц. Америке со второй половины мелового периода и в течение нижнего эоцена. Начиная с этого времени и вплоть до плиоцена Ю. Америка была отделена от С. Америки морем. Нахождение ископаемых остатков североамериканских млекопитающих впервые в плиоценовых отложениях Ю. Америки указывает на время, когда эта связь окончательно установилась. Возникший в плиоцене Панамский перешеек разобщил Атлантический и Тихий океаны, сейчас опять искусственно соединенные.

Складчатые горы Мексики возникли уже в конце мела, но до эоцена, в результате чего она и стала сушей. Но в третичном периоде, приблизительно в миоцене начались вулканические извержения, почти целиком ее покрывшие. В настоящее время Мексиканское плато возвышается на 1000—2000 м н. у. м. Далее к югу оно повышается до 2000—3000 м (плато Анагуак). Указанные обстоятельства говорят о возможности заселения большей части Мексики растительностью лишь во вторую половину третичного периода.

Если обратиться теперь к Флориде, то мы увидим, что она представляет собой морское плато, приподнятое лишь на 40—75 м н. у. м. У западного берега Флориды море очень мелко и подводный континентальный цоколь продолжается в сторону Мексиканского залива на 150 км. Это является остатком соединений ее с Багамскими о-вами, Кубой и Ю. Америкой. В неогене Флорида была еще отделена от С. Америки проливом и только в плиоцене вошла с ней в соединение. Вследствие такого позднего выхода из-под уровня моря она заселялась растительностью преимущественно с севера. По этой причине в составе ее флоры североамериканские элементы значительно преобладают над тропическими.

Область неотропической флоры относится к поясу тропических дождей. Этот пояс, не имеющий зимы, с температурой самого холодного месяца выше 18°, простирается от одного тропика до другого. Характер климата нарушают прорезывающие его горные хребты с более холодным климатом в своих верхних поясах. На западном побережье Ю. Америки граница этой тропической зоны доходит лишь до 10° ю. ш. ввиду близкого прохождения холодного морского течения, вызывающего бездождье, уже начиная с 5° ю. ш. (Паита). В глубине же страны (Пиура) тропические дожди наблюдаются только раз в 7—8 лет.

Влажные области без настоящего засушливого периода не ограничиваются, как в Африке, полосой вдоль экватора, а наблюдаются, как и на юге Азии, также и на горных склонах. В тропической Ю. Америке засушливые области имеются по побережьям океанов, но в то время как на атлантическом берегу они занимают незначительные и не сплошные пространства, тихоокеанское побережье только от Панамы до границы Эква-

дора не имеет засушливого периода. Равномерность выпадения осадков или один их максимум имеется здесь лишь вблизи экватора. На некотором расстоянии от него характерны уже двойные максимумы, а еще в более низких широтах дожди выпадают главным образом осенью или даже зимой.

Все западное побережье Ю. Америки между 10° и 30° ю. ш. почти лишено дождей (Лима 45 мм, Копиано 10 мм, Икика 0 мм в год). Лишь иногда с промежутком в несколько лет случаются отдельные ливни, берущие начало в горах. Такая же засушливая область тянется и вдоль восточных склонов Кордильер, примерно, начиная от 17° ю. ш. На плоскогорьях Мексики выпадает от 500 до 700 мм осадков, но только $^1/_8$ их приходится на засушливый период, чем и объясняется степной и пустынный характер их растительности.

В результате такого характера климата в Ю. Америке, как и в Африке, вдоль экватора тянется широкий, влажный пояс лесов, в котором нет засушливого периода. Эти высокоствольные леса с многочисленными лианами и эпифитами характеризуются чрезвычайным, чисто тропическим разнообразием и богатством видового состава.

К северу и югу от этого пояса влажных лесов, в особенности в глубине материка, простираются обширные области с периодической засухой. Растительность приобретает ксерофитный характер. Эти области местами заняты лесами со сбрасываемой в засушливые периоды листвой; образующие их деревья, еще разнообразные в видовом отношении, расположены более редко, количество лиан сильно уменьшается, характерны защитные приспособления от засухи. В Бразилии такой лес называют каатингас. Там, где количество осадков еще меньше, леса сменяются саваннами, называемыми в Бразилии кампосами, а в Венецуэле — льяносами.

Основной областью сосредоточения неотропической флоры является громадная территория к востоку от Анд, главным образом бассейны Амазонки и Параны. Они покрыты девственным, влажным, тропическим лесом,[1] называемым Гилеей. Гилея при подъеме в Анды постепенно беднеет видами. Исчезают пальмы, только немногие из них, как Ceroxylon andicolum, поднимаются до 2500 м высоты; один вид рода Oreodoxa доходит до 3300 м высоты. Их сменяет бамбук, древовидные папоротники, хинные деревья. До самой границы распространения этих горных тропических лесов они продолжают сохранять большое разнообразие своего состава. Верхняя граница этого леса лежит на высоте 3000 м, лишь местами доходя до 3800 м. Выше ее сменяет андийский тип растительности с большой примесью северных элементов и древнеантарктических (см. гл. 14), распространившихся по Андам с юга.

Распределение растительности в тропической Ю. Америке в основных чертах представляется в следующем виде. Засушливая зона, пересекающая весь материк от побережья северного Чили и южного Перу до атлантического побережья аргентинской Патагонии, занята ксерофитными типами растительности. С запада на восток идет пустынная растительность тихоокеанского побережья, кустарниковые ксерофитные формации Анд, так называемая сухая пуна или тола, сухое редколесье и кустарниковые формации Чако, саванны бразильского плато с галерийными лесами вдоль рек (кампос черрадос) и, наконец, на самом востоке бразильского плато — каатинги, тропическое сухое редколесье с опадающей у многих деревьев листвой, с обилием суккулентов — древовидных переусов, опунций, мелокактусов и молочая.

К северо-востоку от этой зоны тропическая гилея покрывает значительную часть бассейна Амазонки, а к юго-востоку — атлантическое побережье до Рио-Гранда-де-Суль, а также среднюю часть бассейна Параны. Она же занимает западный склон Кордильер в Колумбии и на севере Эквадора.

Тропический лес на западных склонах Анд доходит только до 4° ю. ш. Сменяющий его в лежащих выше поясах (до 2000 м и выше) вечнозеленый лес более ксерофитного типа доходит до 7° ю. ш. На восточном склоне тропический лес спускается значительно дальше на юг, доходя до 28° ю. ш. Но постепенно при распространении к югу он теряет свои тропические элементы. Рио-Гранде на 19° ю. ш. является важной флористической границей, так как севернее ее оканчивается распространение пальм, а к югу от нее лес начинает обогащаться видами с опадающей листвой.

Палеоботанические данные

Находки ископаемых флор в тропической Америке немногочисленны. Ее третичная флора может быть охарактеризована следующим образом на основании сводок Ирмшера (Irmscher, 22) и Берри (Berry, 38).

Для области Панамского канала описана (Berry, 18, 19) флора из 17 видов покрытосеменных, относящихся к 14 семействам (1 однодольное, 13 двудольных). Все роды представлены и в современной

[1] В состав этого леса входят: Bombax, Ceiba, Copaifera, Dipteryx, виды Ficus, Hura crepitans, Hevea brasiliensis, виды пальм в том числе родов Astrocaryum, Attalaea и др., Theobroma cacao, Anona, Piper, многочисленные бромелиевые, орхидные и др

флоре Ц. или Ю. Америки и приурочены к влажному тропическому лесу. Эта флора, по мнению Берри, относится к олигоцену или началу миоцена, что вполне совпадает с положением экватора в это время по Вегенеру.

К этой панамской флоре непосредственно с юга примыкают местонахождения находок флоры, сделанных в Колумбии и описанных Энгельгардтом (Engelhardt, 95). Одно из местонахождений этой флоры находится между Онда и рудниками Санта-Ана на высоте 500—600 м. Онда лежит на 5° с. ш. в верхнем течении Рио-Магдалена, между Восточными и Западными Кордильерами. Второе местонахождение находится в Западных Кордильерах в долине Рио-Каука, к востоку от г. Буга, несколько южнее предыдущего местонахождения.

Южнее, в Эквадоре, уже в южном полушарии ископаемая флора была найдена также в Кордильерах, близ Лоха (Engelhardt, 95, 96). К ней непосредственно примыкает флора северо-западного Перу, описанная Берри. Здесь ископаемые растения были найдены близ берега моря, южнее г. Тумбес.

Энгельгардт при описании своих флор указал на исключительное доходящее почти до тождества, сходство, видов ископаемых флор из Онда и Лоха с современной флорой тропической Америки. Современные аналоги ископаемых видов распространены от Мексики и Вест-Индии включительно до южной Бразилии и от Эквадора — Перу до восточной Бразилии. Таким образом, и здесь мы имеем неопровержимое доказательство существования неотропической флоры в местах ее современного обитания еще с третичного периода.

Во всех этих флорах преобладают древесные формы, имеется много лиан и эпифитов. Судя по морфологическому строению листьев, можно сказать, что ископаемые виды из Колумбии входили в состав влажного тропического леса, тогда как эквадорская флора из Лоха носит характер тропической, но горной флоры.

Сопоставляя, согласно Ирмшеру, систематический состав колумбийской и эквадорской флор, состоящий из 38 видов покрытосеменных в первой и 37 — во второй, можно установить известную разницу между ними. У них нет ни одного тождественного вида и всего 2 общих рода (Vochysia и Inga). Из 21 семейства колумбийской флоры в эквадорской флоре имеется всего 6; в то время как в колумбийской имеется 10 видов Lauraceae, 1 — Myrtaceae и 2 — Leguminosae, в эквадорской найдены 1 — Lauraceae, 4 — Myrtaceae и 14 — Leguminosae. Эта разница не дает еще никакого основания для каких-либо существенных выводов в противоположность сравнению этих флор с флорой северного Перу.

Флора из окрестностей Тумбес, состоящая из 14 родов с одним видом в каждом, сильно отличается от флоры из Лоха, отделенной от нее хребтом западных Анд. Они имеют один общий вид (Tapura lanceolata) и один род (Vochysia). С значительно более отдаленной колумбийской флорой она имеет гораздо большее сходство: 9 видов и 7 идентичных видов (т. е. около 50%).

Это обстоятельство дает возможность сделать два вывода. Первый — что между флорами Лоха и Тумбеса существовало препятствие, ограничившее общение их между собой. Этим препятствием могли быть только Анды, которые к началу существования этих флор, очевидно, уже достигли значительной высоты.

Второй вывод сводится к тому, что в районе Тумбеса в то время, т. е. уже во время существования хребта Кордильер, флора носила характер тропического влажного леса с веерными пальмами и лианами Между тем в настоящее время весь этот район лежит в зоне пустынь тихоокеанского побережья, начинающейся севернее залива Гваякил,

на северном побережье которого тропический лес, тянущийся от Панамского перешейка, достигает своей современной южной границы. Последняя, повидимому, постепенно отодвигается к северу, возможно, с увеличением сухости климата в результате окончательного разъединения Тихого и Атлантического океанов. Об этом свидетельствует то обстоятельство, что пальма Iriartea, растущая в настоящее время в тропическом лесу к северу от пустынной зоны, в ископаемом состоянии найдена в составе флоры Тумбеса (Iriartites tumbezensis).

Берри (l. c.) определил флору Тумбеса как нижнемиоценовую и объяснял ее существование тем, что Анды были еще такой высоты, что не задерживали дующие с востока, несущие влагу ветры, вследствие чего пустыня в то время отсутствовала. Ирмшер (Irmscher, 22) считает, что эта флора имеет более позднее происхождение, самое раннее — плиоценовое, а флора Онда — позднеплиоценовое или начала четвертичного периода, когда Анды достигли уже значительной высоты. Происшедшее изменение климата он объясняет тем, что флора Тумбеса относится к тому времени, когда соединение Тихого и Атлантического океанов не было нарушено образованием Панамского перешейка. Следствием образования последнего явилось более близкое прохождение Гумбольдтова течения и возникновение современных условий пустынного климата на тихоокеанском побережье Ю. Америки. Особенности флоры Лоха и отличия ее от флоры Тумбеса объясняются по Ирмшеру тем, что это была флора горного тропического леса.

Следующая ископаемая флора найдена еще южнее в Андах, в Серро-де-Потоси, в районе серебряных рудников Боливии. В составе этой флоры в результате работы нескольких исследователей установлено 82 вида (Berry, 19). В их число входят: 6 папоротников, 1 голосеменное (Podocarpus), 3 однодольных и 72 двудольных. Последние относятся к 41 роду и 20 семействам. Не меньше 20 из этих родов относятся к семейству бобовых.[1] Ни одно из других семейств не представлено больше чем двумя родами, большей же частью лишь одним родом. Наибольшее количество видов — 10 — относится к роду Cassia. В наибольшем числе образцов найдены остатки Myrica banksioides и Calliandra obliqua.

Согласно Берри, 54 из найденных видов настолько приближаются к современным видам неотропической флоры, что их можно по существу считать идентичными. Эти виды в современной флоре распространены от южной Мексики и Вест-Индии до Боливии. Из упомянутых 54 видов 46 входят в состав гилеи бассейна Амазонки, откуда они частично распространены до Боливии, частично же до Ц. Америки и Антильских о-вов. Такое сходство с современной флорой дает основание Берри отнести флору Потоси к плиоцену или началу четвертичного периода.

Очень сходная флора, состоящая из 23 видов, описана из Карокоро, медных рудников Боливии (Berry, 22). Из этих видов 19 идентичны видам флоры Потоси. Обе эти флоры имеют один и тот же возраст и расположены в местностях, сходных по своим современным климату и растительности.

Вершина г. Серро-де-Потоси лежит на высоте 4830 м. Город Потоси и местонахождение ископаемой флоры расположены на 784 м ниже вершины. Современный тип растительности характерен для горной степи — пуны — с наличием на ней кустарниковых зарослей. Берри предполагает, что ископаемая флора росла почти на уровне моря,

[1] Остальные относятся к семействам Myricaceae, Polygonaceae, Ranunculaceae, Capparidaceae, Saxifragaceae, Cunoniaceae, Lythraceae, Ericaceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Rubiaceae и Compositae.

после чего эта часть Анд поднялась на 4000 м. Ирмшер подверг этот вывод критике.

В числе родов флоры Потоси, помимо тропических родов, установлены еще: Festuca, Escallonia, Amicia, Porlieria, Myrteola и др., которые сам Берри считает относящимися к андийским, следовательно, к горным элементам. Помимо того, характерной особенностью всех листьев этой ископаемой флоры является значительно меньший размер, чем у аналогичных видов тропической зоны. Далее обилие бобовых говорит о том, что состав этой флоры и экологические условия ее обитания не соответствуют таковым влажного тропического леса. Эти соображения приводят Ирмшера к заключению, что мы имеем здесь горную флору, относящуюся к тому времени, когда поднятие этой части Анд достигло примерно 2000 м высоты. Тропические и субтропические элементы еще продолжали существовать, но приобрели отличающие их от нормальных экологические черты. Флора носила смешанный характер вследствие вхождения в состав ее андийских элементов. Такого рода леса имеются сейчас примерно на широте Потоси в северной Аргентине. В их состав входит 27 родов, общих с флорой Потоси. Дальнейшее поднятие местонахождения в четвертичном периоде и последовавшее оледенение Боливийских Анд привело к уничтожению прежней флоры, смененной в послеледниковое время современной пуной.

В Чили южнее 36° ю. ш. (Concepcion — Arauco) найдена миоценовая, согласно Берри, флора, состоящая из 5 папоротников, Zamia, 3 хвойных, 2 пальм и более 100 видов двудольных (Berry, 22). Эта флора имеет большое сходство с флорой влажных лесов Ю. Америки, в частности, горных склонов восточного Перу и северной Боливии. Она указывает на наличие влажного климата, отличающегося от современного сухого климата центрального Чили.

Наконец, недавно Берри (Berry, 38) описал, по его определению, также миоценовую флору из Аргентины. Ее местонахождение (Rio Pichileufu) лежит на 41° с. ш., около 300 миль к западу от Атлантического океана, на высоте примерно 900—1000 м. В настоящее время годовое количество выпадающих в этом месте осадков составляет около 200 м. Деревья отсутствуют. Вегетационный период очень короток. Между тем найденная ископаемая флора состоит из 3 папоротников, 6 голосеменных, 1 однодольного и 120 двудольных. Из 97 родов 40 (40%) свойственны в настоящее время только тропической Ю. Америке или распространились из нее в пределы Ц. Америки или до Флориды (Zamia). Сверх этого 29 родов являются преимущественно пантропическими родами.

Четыре рода — Erythroxylon, Trichilia, Paullinia и Landolphia — относятся к значительному числу современных родов, общих тропическим Ю. Америки и Африки, и свидетельствуют о существовавшей связи этих флор. Нахождение указанных родов в третичных отложениях Ю. Америки не может не представлять важного палеоботанического доказательства этой связи, как это уже указано выше (гл. II).

Помимо этих тропических родов, в состав описываемой флоры входили и умеренные элементы, как хвойные — Libocedrus, Fitzroya, Podocarpus, Araucaria и 6 родов — Embothrium, Drimia, Lomatia, Eucryphia, Laurelia и Coprosma, относящихся к древнеантарктическому элементу.

Таким образом, мы имеем здесь еще несомненно тропическую флору, но уже с примесью субтропических или, вернее, умеренных антарктических элементов, хотя еще и без бука (Nothofagus), который в это время в субантарктической Америке был уже обильно представлен. Очевидно, как это и полагает Берри, эта флора относится еще

к тому времени, когда Анды не достигли такой высоты, которая препятствовала бы проникновению влаги с Тихого океана в Аргентину. Тем не менее нахождение указанных антарктических элементов говорит о наличии уже горной флоры.

Несмотря на такого рода изменения, имеющиеся палеоботанические данные не оставляют сомнения в том, что неотропическая флора вне андийского поднятия в течение всего третичного периода имела свой современный состав, а возникновение ее должно быть отнесено к меловому или, быть может, к концу юрского периода.

Об этом говорят, помимо вышеуказанных данных, также и плиоценовые флоры, найденные в Бразилии (Berry, 35), в Перу, к востоку от Анд, в бассейне Рио-Укауале (Berry, 25), а также ископаемые флоры с островов Вест-Индии: Гаити, Порто-Рико и др. (Berry, 21; 22; Hollick, 24; 28). Ископаемая флора Вест-Индии, согласно сводке Голлика, представлена 34 родами, относящимися к 18 семействам покрытосеменных растений. Из них 11 родов являются пантропическими,[1] остальные же 23 — исключительно неотропическими.[2] Вест-индская третичная флора в отношении своих родовых элементов является идентичной современной флоре тех же самых районов обитания. Точно так же и в видовом отношении эта флора настолько близка к современной, что только неполнота ископаемого материала лишает возможности идентифицировать эти виды с современными.

Это постоянство флоры с третичного периода указывает на относительное постоянство климатических условий в области распространения тропической флоры Нового Света.

Это же выявляется и в современном богатстве этой флоры. Только для Бразилии, флористическое изучение которой еще далеко от своего завершения, насчитывается около 40 000 видов. Аналогичной по богатству флорой является только флора Малезии в тропической Азии.

Элементы флоры

Географическое распространение неотропической флоры и происхождение образующих ее элементов еще очень мало исследованы. Вследствие этого, в то время как в отношении всех остальных флор классический труд Энглера об эволюции растительного мира положил начало многочисленным работам, которые и выявили основные моменты истории этих флор, изучение неотропической флоры осталось почти на том же уровне, что и во время выхода труда Энглера. Только в отношении Эквадора и Анд, Перу и Боливии, а также отдельных островов Вест-Индии мы имеем исчерпывающие новые ботанико-географические исследования, на которых в дальнейшем подробно остановимся.

Энглер выделял в составе флоры тропической Америки 5 нижеследующих элементов: 1) тропическо-американский элемент, включающий преимущественно гигрофильные формы; 2) антарктический элемент, единичными видами представленный в Андах и свойственный главным образом внетропической, субантарктической Америке; 3) андийский элемент, состоящий преимущественно из ксерофитов, отчасти родственный тропическо-американскому элементу и распространенный преимущественно во внетропической Ю. Америке и Мексике, но в той и

[1] Ficus, Anona, Cassia, Sophora, Dalbergia, Ilex, Sapindus, Ziziphus, Eugenia, Stylogyna, Mimusops.

[2] Cussapoa, Coccoloba, Nectandra, Inga, Swietenia, Clusia, Samyda, Myrcia, Icacorea, Bumelia, Plumiera, Cameraria, Aspidosperma, Bignonia, Crescentia.

другой представленный различными формами; 4) аркто-альпийский элемент — единично в Андах, а главным образом в субантарктической Америке; 5) восточноазиатско-североамериканский, неудачно также называемый Энглером бореальным, в западной части Ц. Америки и в незначительном количестве в Андах.

Из этих элементов последние 4 лишь в очень слабой степени представлены (Анды) в неотропической области: антарктический свойственен главным образом самой южной части Америки, так же, как и аркто-антарктический; ксерофитный андийский элемент хорошо развит как к югу, так и к северу от неотропической области; восточноазиатско-североамериканский распространен преимущественно в Мексике. Таким образом, основным элементом неотропической области является тропическо-американский, генетически еще совсем не изученный. Дальнейшая расшифровка этого чересчур общего обозначения должна выявить пантропический элемент, т. е. общий с тропическими флорами Старого Света, палеотропическо-азиатский, общий только с Азией, палеотропическо-африканский, общий только с Африкой и, наконец, чисто неотропический.

Неотропическая флора, так же как и палеотропическая, была источником возникновения элементов умеренной флоры. Они возникали в результате подъема Анд, образуя горные тропические, а затем субтропические леса; они образовывались и в результате осушения климата в виде ксерофитов, приспособившихся к условиям климата Анд и мигрировавших в горную Мексику и южные Штаты С. Америки, где они дали своеобразные циклы форм. Имеются данные для утверждения, что флора саванн тропической Америки представляет собой дериват флоры влажных тропических лесов (гилеи), возникший в результате изменения эдафических и климатических условий (Lanjouw, 36). К числу таких ксерофитных родов, имеющих неотропическое происхождение, относятся многие бромелиевые, агавы, кактусы.

Главной областью распространения бромелиевых являются влажные леса тропической Ю. Америки, особенно Бразилия и Колумбия по бассейну р. Амазонки. Они также обильно представлены в Вест-Индии, Гвиане, Перу, Чили, а также в Андах и Аргентине. Дальше всех других на север и на юг идет род Tillandsia. Он имеется на севере в южных штатах С. Америки (T. usneoides), а на юг доходит до Аргентины. В то время как бóльшая часть бромелиевых растет в низинных, жарких областях, один из видов бромелии — Bromelia itatiaiae — растет на высоте 3000—3300 м. Другие роды доходят даже до 4300 м (Schlumbergeria). Бóльшая часть бромелиевых представляет собой эпифитов или древесных паразитов, но многие из них растут на земле и на скалах. Они-то и дали начало ксерофитам, получившим возможность распространиться как в засушливых областях тропической Америки, так и в горных поясах Анд и Мексики. К числу таких ксерофитных бромелиевых относятся роды: Ananas, Puya (включая Pourretia), Hechtia, Rhodostachys, Dyckia, Brochinia, Quesnelia, многие виды Tillandsia и др.

Так Tillandsia incarnata сплошь покрывает красновато-серым ковром совершенно стерильные скалы в наиболее сухих районах Колумбии. В сухих областях Чили растут роды Rhodostachys и Puya; из числа видов последнего P. alpestris в северном Чили доходит до 2300 м. В саваннах Британской Гвианы растет Brochinia cordylinoides. Род Hechtia распространен на сухом плато горной Мексики (Wittmack, 88).

К числу таких же ксерофитов, вышедших из состава неотропической флоры, относится и агава. Хотя главный современный центр ее разнообразия и сосредоточия видов находится в Мексике, но нужно думать, что это не первичный, а вторичный центр этого рода. Указание

на это дает род Furcraea, очень близкий и часто включающийся даже в состав рода Agave. Он распространен преимущественно в тропической — как Ц., так и Ю. Америке. Сходный характер происхождения, а также в значительной степени и современного распространения имеет и семейство кактусов. Правда, в то время как агавы принадлежат исключительно флоре Нового Света, некоторые роды кактусов растут и в палеотропиках. Так, род Rhipsalis представлен несколькими видами в тропической З. Африке, на о-вах Маврикия, Маскаренских и Мадагаскаре, являясь одним из примеров связи нео- и палеотропических флор.

Исходными формами являются, по всей вероятности, кактусы, растущие во влажных тропических лесах главным образом в качестве эпифитов. Таковыми являются роды Rhipsalis, Epiphyllum, Phyllocactus, имеющие главный центр своего распространения в Бразилии. Так, например, род Rhipsalis представлен в ее флоре не менее чем 40 видами, из которых один распространен до Мексики. В Бразилии (Рио-де-Жанейро), Венецуэле, Колумбии и на Антильских о-вах растет род Melocactus. Он же представлен и в жарком поясе Мексики вместе с другими родами, растущими и во влажных тропических районах, как Phyllocladus, Pilocereus и некоторые виды Cereus. Таков был, очевидно, процесс возникновения и ксерофитных кактусов, давших в сухих областях тропической Америки (кампосы Бразилии, Мексика) циклы полиморфных форм, распространившихся уже затем в пределы умеренных зон Америки и в высокогорный пояс Анд. Так, род Opuntia доходит до 59° с. ш. (O. vulgaris и O. missouriensis) и идет далеко на юг в пределах Патагонии. Этот же род представлен в Андах до 4700 м н. у. м. почти до границы вечного снега. В Мексике Echinocactus Simpsoni растет на высоте 3000 м, а Mamillaria vetula и M. supertexta до 3500 м. На такой ж высоте в горах Колорадо произрастают виды Opuntia и Echinocactus (Schumann, 94).

Наконец, можно в качестве примера образования таких неотропических ксерофитов указать на картофель и другие клубненосные растения, как Ullucus tuberosus и Oxalis tuberosa.

Род Solanum, имеющий, несомненно, тропическое происхождение, в тропиках Нового Света получил особенно сильное развитие. В частности, клубненосные виды Solanum, в том числе и культивируемые виды картофеля, имеют неотропическое происхождение. Секцию Tuberarium, к которой относятся клубненосные виды (группа Tuberosa), можно подразделить на несколько групп, ясно выявляющих эволюцию ксерофитных клубненосных форм из лесных, гигрофитных исходных типов. Так, группа Juglandifolia включает растения с деревянистым, лазящим стеблем, по всей вероятности не имеющие клубня. Входящие в нее виды растут в лесах Эквадора, Колумбии и Ц. Америки.

Далее идут группы Oxycagra, Pinnatisecta и др., представленные уже видами с травянистым, как и у всех последующих групп, стеблем; клубненосность их также сомнительна. Это большей частью лесные растения как тропической Южной, так и Центральной Америки (Юзепчук и Букасов, 29).

Очевидно, эти лесные виды дали начало клубненосным ксерофитным картофелям. Последние возникли как в той части тихоокеанского побережья Ю. Америки, которая с поднятием Анд превратилась в пустыню (например, S. Vavilovi близ Лима), так и в Андах по мере поднятия их над уровнем моря. Эти ксерофитные виды поднялись в пределы высокогорного пояса Анд, перенося снижение температуры до —8° (S. acaule), и распространились, часто как сорняки, на север, перейдя даже за пределы Мексики в южные штаты С. Америки.

Наконец, последним примером может служить триба Thibaudieae семейства Vacciniaceae, ограниченная в своем распространении тропической Америкой. Входящие в состав ее роды распространены не только в нижнем поясе тропической зоны на высоте 350—550 м, но и поднимаются в Анды до высоты 3500 м.

Согласно произведенному монографическому исследованию (Herold, 09) морфологически наиболее древний тип присущ родам Findlaya и Hornemannia, растущим на островах Вест-Индии на высоте от 550 до 1000 м. За ними идут роды Thibaudia и Ceratostema, имеющие по 2 вида в Вест-Индии. В Гвиане они растут на высоте 550 м, а затем дальнейшая эволюция пошла в направлении выработки горных видов, поднимающихся в Андах до 4000 м. Параллельно с этим шел процесс и ксерофитизации, выразившийся в образовании волосяного покрова: некоторые виды, например подродов рода Thibaudia — Neothibaudia и Eurygania, покрыты сплошь густым войлоком. Таким образом, здесь, как и обычно, выработка умеренных элементов шла в направлении превращения тропических гигрофитов в ксерофиты.

Меньшее соприкосновение неотропической флоры с умеренной зоной явилось причиной того, что умеренные элементы флоры земного шара представляют собой продукт эволюции преимущественно палеотропических родов. Даже в самой Ю. Америке лишь незначительное число умеренных элементов является производным неотропической флоры. Большинство из них имеет совсем иное происхождение. Это элементы — или древнеантарктические, с которыми мы в дальнейшем подробно ознакомимся, или восточноазиатско-североамериканские. Последние распространены, помимо С. Америки и В. Азии, на запад до Гималаев, а часто и до Средиземноморской области. Таким происхождением этих элементов объясняется, по Энглеру (Engler, 82, Cap. 7), наличие общих родов в Гималаях и Андах. Таким образом, бо́льшая часть этих умеренных элементов имеет корни своего происхождения в палеотропической флоре.

Можно считать, как это указал Ihering (93), что до миоцена в Ю. Америке существовало лишь два флористических элемента: тропический и антарктический. Остальные же пришли с севера, лишь после того как установилась связь между Северной и Южной Америкой, т. е. главным образом в плиоцене. Точно так же и Энглер (Engler, 82, p. 329) характеризует неотропический элемент как древний тропический флористический элемент Нового Света, который должен был в третичном периоде в основном иметь тот же характер, что и современный тропический элемент Бразилии и Вест-Индии. Abietineae и Cupuliferae, вероятно, в области этого элемента еще не были представлены. До поднятия Анд этот элемент должен был быть единственным господствующим в тропической Америке. Лишь позже к нему в горах присоединились мигрировавшие с севера элементы. «Теоретически можно принять, — пишет Энглер, — что неотропический элемент первоначально еще меньше отличался от палеотропического, чем сейчас».

Таким образом, анализ флоры Анд может дать нам главным образом представление о тех изменениях, которые претерпел неотропический элемент в результате поднятия, и о происхождении остальных флористических элементов тропической Америки. Руководящие данные в этом отношении содержит работа Дильса, посвященная флоре Эквадора (37). Согласно его выводам, флора Анд выше границы леса, несмотря на ее громадное протяжение, равное длине складчатой горной системы Старого Света от Пиренеев почти до средней части Гималаев, отличается значительной бедностью и однородностью. Основная группа родов, образующая как бы главный фон ореофитной флоры

Анд, непрерывно распространяется от Эквадора до Боливии, а в некоторых случаях и дальше на юг.

Такой же основной фон характерен и для евразиатской горной системы. В горах Центрального Китая выше границы леса появляются такие роды, как Rhododendron, как Primula, Gentiana, Pedicularis — на горных лугах, Saxifraga — на скалах и каменистых местах, которые можно встретить на всем протяжении горной системы: в Гималаях, Кавказских горах, Альпах и Пиренеях. Этот основной флористический фон является результатом происхождения этих ореофитов из лесных элементов флоры В. Азии и их миграции на запад. Данная особенность является характерным отличием этих связанных горных систем от изолированных возвышенностей тропической, а также и южной умеренной зон.

Но в то время как в Гималаях, на Кавказских горах, в Альпах эти, а также и другие — более молодые — роды создали свои собственные циклы форм, придающие каждому из этих горных хребтов лишь ему присущие, характерные черты, в Андах специализация флоры отдельных ее частей выражена значительно слабее. Это является результатом их орографического строения и отсутствия таких разрывов, которые имеются в евразиатской горной системе. По словам Дильса, как ни различны флористические списки андийской флоры Чили, на юге, и Эквадора или Колумбии, на севере, черты сходства все же преобладают в них над чертами различия.

Каково же происхождение этой высокогорной андийской флоры и какова степень ее самостоятельности — вот вопросы, которые прежде всего возникают при ознакомлении с ней. В то время как, например, в В. Азии одни и те же роды распространены от лесов, растущих на склонах этих хребтов, до безлесного их пояса, постепенно видоизменяя лесной характер своих видов в ореофиты, в Андах такой переход неотропической флоры в андийскую наблюдается в очень незначительной степени. Дильс для Эквадора приводит примеры превращения тропических кустарников в ползучие (Arcythophyllum, некоторые Baccharis) или в подушковидные (Nototriche) формы, поднимающиеся до самых вершин Анд. Лианы верхней части лесного пояса превращаются в низкие, вертикально растущие многолетники (Bomarea). Но такие связи лесной флоры склонов и горной флоры вершин Анд очень немногочисленны.

В Эквадоре, у самой границы произрастания деревьев, можно еще видеть тропические виды (например, Clusia Pavonii) с воздушными корнями и многочисленными эпифитами из бромелиевых, орхидей, папоротниковых и др., которые встречаются и в лесах, лежащих на 1500 м ниже. В Андах Эквадора нет характерных видов, которые образовывали бы границу тропической флоры, как, например, сменяющие лиственные леса в северном полушарии сосна, ель, пихта. Вследствие этого ни одну из попыток деления лесной флоры склонов Анд на пояса нельзя считать удачной.

Но выше границы произрастания деревьев имеется более резкая разница между флорой склонов и безлесных вершин, чем в горах Азии и Европы. Это объясняется тем, что в главной ее массе флору Анд нельзя вывести из субтропической или тропической флоры ее склонов.

Ближайшие горные массивы Гвианы — Венецуэлы, более древние, чем Анды, не могли служить центром происхождения андийской флоры. Как при подъеме Анд, так и до настоящего времени их флора не оказала никакого влияния на состав высокогорной флоры Анд. Это объясняется удаленностью, почти в 1000 км, этих горных хребтов друг от друга, разделенных зоной тропического леса, а в третичном периоде и морем, что делало обмен формами между ними невозможным.

Но тем не менее в образовании андийской высокогорной флоры, если и не в области Эквадора, то южнее, приняли также участие элементы тропических и субтропических ксерофитных формаций. Так, Герцог (Herzog, 23) указывает, что кактусовые и бромелиевые часто поднимаются в высокогорный пояс Боливийских Анд, и здесь, будучи совершенно оторваны от своего основного ареала, растут на каменистых местах, окруженные чуждой им по происхождению растительностью. Так, например, один из видов Echinocactus образует подушки, состоящие из многочисленных маленьких кактусов, густо усаженных белыми иглами и несущих многочисленные красные цветы. Он растет на скалах, окруженный видами Calamagrostis, Gentiana, Valeriana, Viola и др. Точно так же высоко в Анды заходят Opuntia (O. floccosa), переносящая морозы до —30°. На высоте 3900—4000 м растут кактусы Cereus и Pilocereus и замечательное бромелиевое Pourretia gigantea с соцветием, достигающим 8 м высоты (Herzog, l. c.). В переходном поясе, между высокогорным, собственно андийским, и субандийским поясами, растет род Solanum, в частности его секция Morella, имеющая здесь высокую степень полиморфизма.

К собственно андийскому элементу, помимо этих тропических и субтропических ксерофитов, должны быть отнесены аутохтонные ксерофитные элементы Патагонии и вообще южной части Ю. Америки, но многие из них не доходят до северной оконечности Анд. Так, согласно Дильсу, роды, представленные многочисленными видами в Перу, в Эквадоре никакой роли уже не играют. К числу таких родов относятся из бобовых Adesmia, из зонтичных — Pozoa, Laretia, Mulinum, ряд спайнолепестных, в том числе из пасленовых — Fabiana и Lonchestigma, из валериановых — Stangea и др.

Но значительно бо́льшую роль в составе высокогорной флоры Анд играют не южноамериканские, а древние антарктические элементы, образующие сейчас основную часть флоры субантарктической Америки. Этот элемент, представленный также в Австралии, Новой Зеландии, в Полинезии и на субантарктических островах и найденный в ископаемом состоянии в Антарктике, с подъемом получил возможность проникновения или в качестве ксерофитов по верхнему поясу Анд, или в качестве лесных мезофитов по их склонам, далеко на север.

В высокогорной флоре Анд эти антарктические элементы играют очень важную роль, доходя вплоть до Эквадора и Колумбии.[1] Но еще бо́льшую роль играют ореофиты родов,[2] имеющих очень широкое распространение, но в Андах и в горах Австралии образовавшие своеобразные циклы форм. Почти все они широко распространены в умеренной зоне северного полушария. Если высокогорная флора Анд насчитывает около 150 видов, то примерно половина их растет и в Европе, а бо́льшая часть относится к числу таких широко распространенных родов. Это еще лишний раз указывает на то, что ореофитная флора Анд не имеет связи с древней тропической флорой Америки.

Все эти роды принято относить к бореальному элементу, так как обычно, как выразился Дильс, принимают то, что близко лежит, за исходное. На самом деле андийские циклы форм ряда родов, как Gentiana, Caltha, вероятно Geranium, имеют родственные взаимоотношения с видами не северного полушария, а австралийско-новозеландской флоры и пришли в Анды несомненно с юга, а не с севера. К этим родам мы еще раз вернемся при рассмотрении антарктической флоры.

Другие же, как, например, Saxifraga, проникли в Анды и вообще

[1] Например, роды Distichia (до южной Колумбии), Acaena, Azorella, Oreomyrrhis, Gunnera, Pratia, а также Colobanthus и Ourisia (до Эквадора).

[2] Ranunculus, Geranium, Epilobium, Cerastium, Viola, Plantago, Gentiana, Pinguicula, Galium, Valeriana, Senecio, Luzula и ряд родов злаков.

в Ю. Америку с севера. К числу таких родов относятся не только высокогорные, но и лесные растения. Так, род Heuchera дошел до Мексики, Pinus — до Гватемалы и Никарагуа, так же как и Aquilegia и Delphinium; род Quercus достиг северной Колумбии, Pedicularis — Эквадора, а роды Berberis, Viburnum, Hydrangea достигли южного Чили. Ареалы этих родов в Ю. Америке в большинстве случаев не сплошные, а имеющие разрывы, свидетельствующие об изменении благоприятствовавших их распространению климатических условий. Так, род Chrisosplenium имеет крайний южный пункт своего распространения в С. Америке — бассейн р. Миссисипи, а затем растет в южном Чили; такой же громадный разрыв ареала имеет ряд аркто-антарктических родов (см. гл. XIV).

Распространение этих северных элементов из С. Америки в Ю. Америку происходило в основном во время ледникового периода, когда климат был более влажным и холодным, вследствие чего снеговая линия проходила на 500—600 м ниже современной. Это дало возможность этим видам пересечь область Панамского перешейка с ее низкими горами. Установившиеся современные условия климата вызвали вымирание на отдельных участках или на значительном протяжении ареала этих северных мигрантов, чем объясняются современные разрывы их ареалов в Андах.

Но в тропической Америке, помимо Анд, и Мексиканское горное плато имеет флору, связанную лишь в отношении немногих входящих в ее состав родов с неотропической флорой; в главной массе корни этой флоры имеют совершенно иное происхождение.

Энглер (Engler, 82) проводит фактическую границу мексиканской области примерно к югу от линии, соединяющей реки Гила и Рио-Гранде, т. е. между 32° и 35° с. ш. К югу от этой границы на безлесном плато растут кактусы Cereus giganteus и др., агавы, различные Dasylirion и Canotia, Larrea mexicana, Baccharis и другие характерные для Мексики роды. Но эта граница является, конечно, не абсолютной, так как мексиканская флора отдельными представителями заходит на север в пустынные области южных штатов. Так, в пустыне Колорадо растут Echinocactus, Agave. Ряд родов, имеющих большое количество видов в Мексике, как Madia, Layia, Hemizonia, представлены отдельными видами в Калифорнии. Полиморфный в Мексике род Echeveria доходит до береговой зоны Калифорнии. Род Cercocarpus ограничен в своем распространении Мексикой и Калифорнией. Род Hunnemannia из семейства маковых, ограниченный в своем распространении Мексикой, имеет в калифорнийской береговой зоне и к югу от Скалистых гор викарный род Eschscholzia.

Точно так же мексиканский род Jonidium из фиалковых доходит до Арканзаса; мексиканские виды Polygala родственны видам этого рода в Техасе и Аризоне. Род Baccharis из сложноцветных, многообразно представленный в тропической Америке, имеет в Мексике 30 видов, но 5 из них идут дальше на север: 1 — на восток в атлантические и 4 — на запад, в тихоокеанские штаты (A. Gray a. Hooker, 81).

В то же время многочисленные роды флоры С. Америки, преимущественно ее атлантической части, входят в состав флоры Мексики и идут дальше на юг в Анды Центральной и Южной Америки.[1]

Но, помимо этих североамериканских элементов в составе флоры, Мексика значительное число своих компонентов получила с юга, из внетропической и даже субантарктической Ю. Америки, в том числе

[1] Например, в лесном поясе Мексики растут Ulmus, Alnus, Cetra, Cornus, Viburnum, Deutzia, Vitis, Rubus, а также травянистые: Thalictrum, Ranunculus, Hypericum, Salvia. В высокогорном поясе в составе флоры имеются Draba, Viola, Potentilla, Alchemilla, Pedicularis, Hieracium, Juncus, Carex и др.

ряд родов антарктического элемента, как Acaena, Fuchsia, Calceolaria.

Несмотря на такой сборный характер происхождения мексиканской флоры, она очень богата эндемичными формами. Так, согласно Бентаму, из 246 родов сложноцветных, входивших, по его данным, в состав флоры Мексики, почти половина ей эндемична, четверть этих эндемичных родов монотипна, остальные же включают в среднем только по 3 вида. Многие неэндемичные роды имеют часто в Мексике многочисленные эндемичные виды: например, Stevia — 60, тогда как в Андах — 20. Другие семейства представлены в Мексике также эндемичными родами.

Причины смешанного характера флоры Мексики и ее слабой связи с неотропической флорой, а также ее своеобразные, эндемичные особенности легко объясняются ее климатическими и вообще экологическими условиями. Большая высота над уровнем моря (свыше 2000 м), горные условия климата с сильными температурными колебаниями, небольшое количество осадков, а главное, наличие сухого и дождливого периодов года — все это условия, которые не могли способствовать выработке мексиканских горных форм из беспрерывно вегетирующей круглый год тропической флоры Ц. Америки. Вследствие этого Мексиканское горное плато, ставшее доступным для поселения растительности главным образом во второй половине третичного периода, заселилось родами северных и южных умеренных флор, образовавших вторичные центры видообразования.

Итоги изучения

Несмотря на скудость фактического материала, все изложенное в настоящей и предыдущей главах дает нам возможность притти к ряду выводов. Флористические данные не оставляют никакого сомнения в том, что тропическая флора, по всей вероятности, еще в палео-

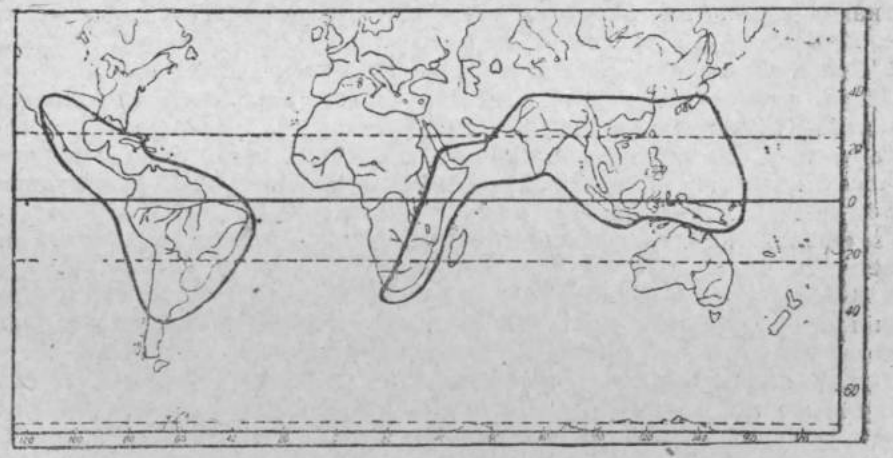


Рис. 9. Ареал рода Budleia сем. Loganiaceae (Hutchinson, 1926)

гене представляла собой единое целое с общими пантропическими чертами и особенностями, присущими каждой из громадных частей этой опоясывавшей земной шар зоны. Эта связь осуществлялась через соединение тропической Америки и Африки, в то время еще не утративших окончательно связи с Мадагаскаром и Индией. Это доказано не только многочисленными флористическими и фаунистическими фактами, но и данными геологических исследований. Эта связь оборвалась

значительно позже возникновения флоры покрытосеменных растений. Если бы это произошло раньше, то разница в составе палео- и неотропической флор была бы значительно больше, чем в настоящее время.

Такое давнее обособление тропической Америки явилось причиной ослабления пантропических черт в составе тропической флоры и формирования современных палеотропической и неотропической флор с характерными, им лишь присущими циклами форм.

В отношении неотропической флоры этому способствовала длительная изоляция тропической части Америки от областей умеренных флор: С. Америка вошла с ней в окончательное соединение не раньше плиоцена, флора же субантарктической Америки с ее древними уме-

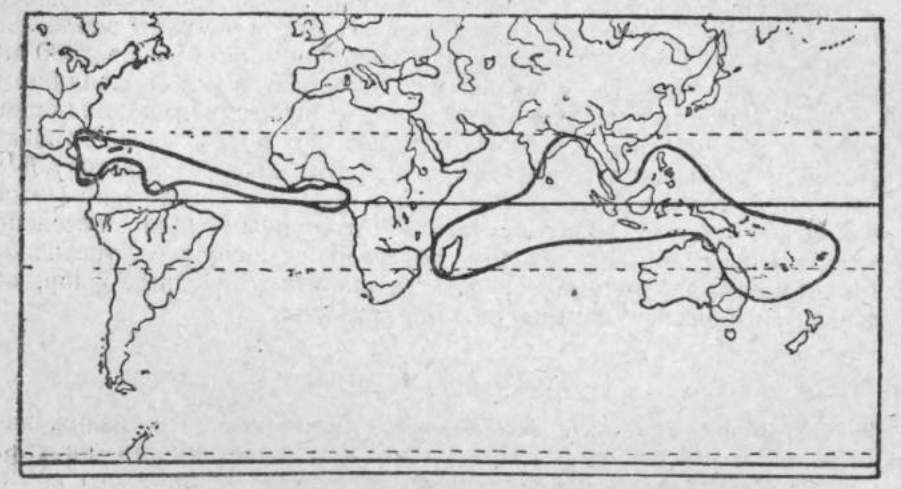


Рис. 10. Ареал рода Hernandia сем. Hernandiaceae (Hutchinson 1926)

ренными элементами получила возможность мигрировать на север также, повидимому, в третичном периоде, лишь с образованием Анд. Тем не менее ее влияние сказалось лишь на флоре Анд, проникнуть же в глубь собственно неотропической области антарктические элементы не могли из-за резкой разницы в экологических условиях. То же самое можно сказать и о северных умеренных элементах, проникших отчасти в эоцене, а главным образом в плиоцене и в четвертичном периоде из С. Америки. Их влияние сказалось исключительно на горных флорах, не коснувшись собственно тропической флоры Нового Света.

Образование в эоцене, а затем окончательно в плиоцене, соединения между Северной и Южной Америкой способствовало проникновению неотропической флоры на южную окраину С. Америки.

Как показывают палеоботанические данные, неотропическая флора, так же как и палеотропическая, с давнего времени имела возможность беспрепятственно развиваться, вследствие относительного постоянства климатических условий и отсутствия катастрофических смен климата, вызвавших громадные изменения внетропических флор. Подъем Анд нарушил целостность неотропической флоры, разобщив лежащие к западу и востоку от них части тропической Америки. Ранее однородная флора, вследствие резкого изменения климата на тихоокеанском побережье, приобрела черты резкого различия. По Андам проникли в глубь тропической Америки с юга и с севера умеренные элементы, но не нарушили тем не менее целостность неотропической флоры, будучи локализованы в области Анд. Но в свою очередь и неотропическая флора явилась, повидимому, лишь второстепенным цент-

ром формирования умеренных элементов, оказавшим очень незначительное влияние на эволюцию флоры земного шара.

ЛИТЕРАТУРА

Ильинский А. П. Растительность земного шара. М.-Л., 1937.

Юзепчук С. В. и Букасов С. М. К вопросу о происхождении картофеля. Труды Всес. съезда по генетике. Л., 1929.

Berry E. W. The Fossil Higher Plants from the Canal Zone. Bull. Un. St. Nat. Mus., № 103, 1918.

Berry E. W. Fossil Plants from Bolivia and their bearing upon the Age of the Eastern Andes. Proc. Un. St. Nat. Mus., v. 54, 1919.

Berry E. W. Miocene Fossil Plants from Northern Peru. Proc. Un. St. Nat. Mus., v. 55, 1920.

Berry E. W. Tertiary Fossil Plants from the Dominican Republic. Proc. Un. St. Nat. Mus., v. 59, 1921.

Berry E. W. Tertiary Fossil Plants from the Republic of Haiti. Bul. Un. St. Nat. Mus., v. 62, art. 14, 1922.

Berry E. W. Pliocene Fossil Plants from Eastern Bolivia. J. Hopkins Univ. Stud. in Geology, № 4. 1922.

Berry E. W. Outlines of South American Geology. N. Y. Acad. Sci., 1922.

Berry E. W. Tertiary Plants from Eastern Peru. J. Hopkins Univ. Stud. in Geology, № 6.

Berry E. W. Tertiary Plants from Brazil. Proc. Amer. Phil. Soc., v. 75, 1935.

Berry E. W. Tertiary Flora from the Rio Pichileufu, Argentina. Spec. Pap. Geol. Soc. Amer., № 12. 1938.

Cifferri R. Studio geobotanico dell'isola Hispaniola (Antille). Atti Inst. Bot. Univ. Pavia, ser. 4, v. 8. 1936.

Diels L. Beiträge zur Kenntnis der Vegetation und Flora von Equador. Bibl. Bot. Stuttgart, H. 116.

Engelhardt H. Ueber fossile Blattreste von Cerro do Potosi. Sitzber. u. Abh. Naturw. Ges. Isis zu Dresden, 1895.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. II, Cap. 6, 7, 8, 9, 10, 1882.

Gray A. and Hooker J. The Vegetation of the Rocky Mountain Region. Bull. U. S. Geol. a. Geogr. Surv., Wachington VI, № 1, 1881.

Griesebach A. Die geographische Verbreitung der Pflanzen Westindiens. Abh. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Bd. 12, 1865.

Haumann L. Esquisse phytogéographique de l'Argentine subtropicale et de ses rélations avec la géobotanique sudaméricaine. Bull. Soc. Roy. Bot. de Belgique, v. 64, 1931/32.

Herzog Th. Die Pflanzenwelt der bolivischen Anden und ihres östlichen Vorlandes *in*: Engler u. Drude, Veget. d. Erde, Leipzig XV, 1925.

Hérold R. Systematische Gliederung und geographische Verbreitung der amerikanischen Thibaudien. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 42, 1909.

Hemsley W. B. *in*: Gadman a. Salvin, Biologia Centrali Americana, London, Botany. IV, 1886—1888.

Hollick A. A. Review of Fossil Flora of the West Indias with Description of New Species. Bull. N. Y. Bot. Gard., v. 12, № 45. 1924.

Hollick A. A. Paleobotany of Porto-Rico. Sci. Surv. of Porto-Rico and Virgn Islands, v. VII, 1928, (N. Y. Acad. Sci.).

Ihering H. Das neotropische Florengebiet und seine Geschichte. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 17, Beibl. N 42, 1893.

Irmscher E. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg, Bd. 5,1922.

Lanjouw J. Studies of the Vegetation of the Surname Savannahs and Swamps. Meded. Bot. Mus. Herb. Utrecht, № 33, 1936.

Neger F. W. Pflanzengeographisches aus den südlichen Anden und Patagonien. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 28, 1901.

Parodi L. R. Ensayo fitogeographico sobre el partido de Pergamino. Estudio de la pradera Pampeana en el Norte de la Provincia de Buenos Aires. Rev. Fac. Agron. Buenos-Aires, VII. 1930.

Schumann K. Cactaceae *in*: Engler u. Prandtl, Nat. Pflfam., III, Abt. 6a. 1894.

Weberbauer A. Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden *in*: Engler u. Drude, Veget. d. Erde, Leipzig, XII. 1911.

Wittmack L. Bromeliaceae *in*: Engler u. Prandtl, Nat. Pflfam., Leipzig, II, Abt. 4. 1883.

Urban I. Zur Pflanzengeographie Portoricos *in* Symbolae Antillanae, IV fasc. 4. 1911.

ГЛАВА V

ИСТОРИЯ ФЛОРЫ МАКАРОНЕЗИИ

Под Макаронезией понимают 5 групп островов Атлантического океана, лежащих у юго-западных берегов Европы и северо-западных берегов Африки. Это будут: 1) Азорские о-ва, 2) Мадейра и прилегающие к нему острова Порто-Санто и Пустынные (Iles Désertes), 3) маленький архипелаг Salvages, состоящий из трех небольших островов, 4) Канарские о-ва, 5) о-ва Зеленого мыса в числе 14 островов (Archipelago de cabo Verd, îles du Cap Vert). Эти группы островов имеют очень интересные и своеобразные флоры, связанные с флорой Средиземноморской области.

Общий обзор

Все острова Макаронезии носят вулканический характер, но основание их, как это сейчас установлено, образовано осадочными породами, преимущественно мелового периода. Предполагают, что этот древний цоколь представляет собой продолжение Атласа к Канарским о-вам и Альп — к Азорским.

В климатическом отношении все эти архипелаги островов Атлантического океана характеризуются средиземноморским климатом, но более влажного, в особенности в летние месяцы, островного типа. Температура весьма равномерна в течение года и в течение суток; средняя годовая температура относительно высокая. Так, например, на о. Сан-Винцента при средней годовой температуре 24° средняя минимальная равняется 20°, а средняя максимальная 26°. Средние месячные температуры мало отличаются от средней годовой температуры. Температуры убывают от о-вов Зеленого мыса к Азорским, а годовые количества осадков, наоборот, возрастают. Это объясняется тем, что Азорские о-ва лежат севернее и притом на большем расстоянии от берегов материка. Благодаря этому пояс африканских ксерофитов наиболее сильно представлен на о-вах Зеленого мыса, отличающихся наиболее сухим и жарким климатом, а также в нижнем поясе на Канарских о-вах, в слабой степени — на Мадейре и отсутствует на Азорских о-вах. Пояс вечнозеленых лесов, наоборот, сильно снижается на Мадейре и начинается от уровня моря на Азорских о-вах.

Нижеследующая таблица (Schenck,07) дает представление о характере среднегодовых климатических условий всех четырех групп островов на уровне моря и разнице между каждой из них.

О-ва Зеленого мыса 14°54 с. ш.		Канарские о-ва 28°25′ с.ш.		О-в Мадейра 32°38′ с. ш.		Азорские о-ва 37°45′ с.ш.	
температура	колич. осадков в мм	температура	колич. осадков в мм	температура	колич. осадков в мм	температура	колич. осадков в мм
24.5°	323	20.8°	335	18.4°	683	17.3°	715

Морозы на этих островах неизвестны, хотя на вершинах возвышенностей иногда и выпадает быстро тающий снег.

Эти благоприятные условия климата и дали основание назвать их островами Макаронезии, что значит «счастливые острова». Хищническое уничтожение человеком богатой и исключительной по своему интересу растительности явилось причиной того, что к моменту начала естественноисторического изучения островов от нее уцелели лишь остатки прежнего великолепия.

Вся совокупность островов Макаронезии образует самостоятельную флористическую область или провинцию, но помимо этого каждый из входящих в ее состав архипелагов обладает лишь ему присущими флористическими чертами.

Историю исследования флоры Макаронезии надо начинать с результатов путешествия фон Буха на Канарские о-ва, опубликованного в 1825 г. В этом путешествии принимал участие ботаник Смит (Chr. Smith), вскоре после этого погибший при исследовании флоры Конго. Ему принадлежит список видов о. Тенерифа. Капитальное описание Канарских о-вов, их флоры и растительности дали Вебб и Бертело (Webb et Berthelot, 40). За ними последовал ряд специальных работ, посвященных отдельным архипелагам Макаронезии, на которых мы ниже и остановимся.

Палеоботанические данные

Знакомство с ископаемой флорой Ю. Европы (см. главу VI) показало, что в ее составе имелись виды, сейчас в Европе уже вымершие, но которые и по настоящее время являются характерными представителями влаголюбивых вечнозеленых лесов Макаронезии. К числу таких не вызывающих никакого сомнения видов относятся: канарский лавр (Laurus canariensis), в третичном периоде широко распространенный в Южной и Средней Европе и являющийся, вероятно, предком более ксерофитного современного Laurus nobilis, появляющегося в ископаемом состоянии лишь с плиоцена; Viburnum rugosum, теперь эндемичный для ряда островов Канарского архипелага, стоящий к современной вечнозеленой средиземноморской калине (Viburnum tinus) в том же соотношении, как канарский лавр к благородному лавру; Myrica faya, широко распространенная в вечнозеленых лесах всех островов Канарского архипелага и на Мадейре от 800 и до 1500 м н. у. м. и сохранившаяся также и в современной флоре юго-западной Португалии.

Со значительной долей вероятности можно допустить нахождение в составе третичных вечнозеленых лесов Ю. Европы еще следующих видов (Schimper *in*: Schenck, 07): Ilex canariensis (Канарские о-ва, Мадейра), родственный не современному европейскому I. aquifolium, а восточноазиатским и североамериканским видам, из которых I. coriacea (С. Америка) наиболее к нему близок; Apollonias canariensis (Канарские о-ва, Мадейра) и Ocotea foetens (Канарские о-ва, Мадейра), имеющие ближайшие родственные связи в тропической флоре Азии и Африки (см. ниже).

В третичных отложениях восточной Испании (провинция Мурсиа) найдены остатки сосны, имевшей трехлистную хвою. В настоящее время такая же сосна — Pinus canariensis — образует леса на Канарских о-вах. Ближайшие к ней виды имеются в В. Азии (3 вида Юньнань — Гималаи) и в С. Америке (9 видов). В 1939 г. опубликовано (Miki, 39) описание ископаемой трехлистной сосны (Pinus trifolia) из верхнетретичных отложений о. Хонсю (Япония).

Из числа родов покрытосеменных, известных для третичной флоры Европы, помимо перечисленных, входят в состав современных лесов Макаронезии: Smilax, Salix, Pistacia, Hedera и др. В них отсутствуют, с одной стороны, тропические роды, как Cinnamomum, с другой же — все листопадные роды, как Acer, Liquidambar, Populus, Fagus, Fraxinus, Liriodendron, Tilia, а также Magnolia, Platanus, Quercus, семейства Betulaceae, Juglandaceae, Ulmaceae. Бо́льшая часть этих родов имеет восточноазиатское происхождение, на чем мы подробно остановимся при рассмотрении средиземноморской флоры. Очевидно, они проникли в Ю. Европу уже тогда, когда связь ее с Макаронезией была нарушена. Что касается такого обычного для третичных лесов Европы рода, как Cinnamomum, то весьма возможно, что он существовал и в составе макаронезийской флоры, где также вымер, так как даже современные климатические условия Макаронезии, несмотря на свою

большую влажность, являются, вероятно, все же и сейчас для него неблагоприятными.

Даные нахождения ископаемой флоры в пределах самих островов Макаронезии весьма скудны, тем не менее они говорят о преемственности произрастания на островах современных видов их флоры. Так Геер (Heer, 55) среди найденных отпечатков листьев, относимых им к началу четвертичного периода, определил: папоротники Osmunda regalis и Rhamnus latifolia, растущие сейчас на Азорских о-вах (на Мадейре отсутствуют), Myrica faya, Ocotea foetens, Erica arborea, Clethra arborea и Myrtus communis (Азорские о-ва).

Все эти данные свидетельствуют о том, что на островах Макаронезии мы имеем возможность наблюдать остатки третичной флоры, некогда произраставшей в Ю. Европе и С. Африке.

Острова Зеленого мыса

Острова Зеленого мыса отстоят на 500 км к западу от Африки и на 1200 км к юго-западу от Канарских о-вов. Этот архипелаг, состоящий из 14 островов, вытянут дугой, имеющей протяжение около 500 км, выпуклая сторона которой обращена в сторону Африки. Острова Зеленого мыса во всех отношениях еще очень плохо изучены. Наиболее обстоятельная, посвященная им работа принадлежит Шевалье (A. Chevalier, 35), посетившему эти острова и исследовавшему их флору, вследствие чего нижеследующие данные и заимствованы из его работы.

Климат этих островов океанический, умеренный и очень сухой; количество выпадающих осадков очень невелико, что в отношении местной растительности компенсируется туманами, приносимыми с моря, и обусловленной ими влажностью воздуха. Считается, что климат о-вов Зеленого мыса является средиземноморским, т. е. для него характерно чередование жаркого и сухого периодов года с влажным и прохладным. Но в то время как для Средиземноморской области типичны жаркое и сухое лето и влажная зима, здесь, наоборот, редкие дожди выпадают лишь летом, в самое жаркое время года, от июля до октября, тогда как выпадение дождей с ноября по март, т. е. в самое холодное время года, является исключением. Но вместе с тем именно в это время воздух насыщен влагой, росы выпадают весьма обильно, и почва еще не успевает высохнуть. Это время созревания маиса и тропических плодов. Аборигенные растения еще имеют зеленую окраску, и многие из них именно в это время цветут и плодоносят. К этому же времени относится гнездование птиц. Таким образом, имеется достаточно оснований считать климат этого архипелага средиземноморским.

В течение четвертичного периода в характере климата о-вов Зеленого мыса произошли, без всякого сомнения, существенные изменения. В третичном и начале четвертичного периодов климат был очень влажный, с большим количеством осадков, о чем свидетельствуют следы эрозионной деятельности вод в виде промытых глубоких долин и оврагов. Этот плювиальный период, очевидно, соответствует тому, что имело место и в Африке (Сахаре, Сенегале) в период оледенения северного полушария.

Засушливые условия климата, установившиеся в послеледниковое время, все более и более усиливаясь, привели к полному изменению экологических условий, повлекшему за собой вымирание части растений и животных. Тропические дождевые леса сменились лесами, образованными молочаями, Sideroxylon, Echium, Cytisus и др., бо́льшая часть которых в свою очередь в дальнейшем была уничтожена человеком. Шевалье в известковых туфах в картере вулкана о. Саль нашел отпечатки листьев Sideroxylon Marmulano (Мадейра) — дерева, в настоящее время на островах архипелага уже не растущего.

Флору этих островов стали изучать всего около столетия назад, между тем как острова были открыты уже в середине XV столетия, и с этого момента их растительность начала сильно уничтожаться человеком. Вследствие этого первоначальный состав флоры останется для нас навсегда неизвестным.

Согласно подсчетам Шевалье, флора архипелага включает в настоящее время около 450 видов (кроме папоротникообразных), из которых 150, повидимому, занесены человеком. Таким образом, 300 видов представляют собой все, что осталось от некогда, несомненно, богатой флоры островов. Из них около 92 видов являются эндемичными, но в большинстве случаев викарными, растущими на Канарских о-вах и Мадейре видами.

Эндемичные виды архипелага Зеленого мыса состоят из 14 видов однодольных и 77 видов двудольных. По мнению Шевалье, только 5 из них имеют несомненные родственные связи с тропической флорой, а именно: Ipomoea Webbii, I. St. Nikolai, Tephrosia gorgonea, Pogonia Bollei и Chloris nigra. Бо́льшая часть видов относится к родам, которые должны были в третичном периоде обитать и в Европе, но затем, во время ледниковой эпохи, в ее пределах или совсем вымерли, как роды Phoenix, Dracaena, Sideroxylon, или же сохранили лишь небольшое число реликтовых видов (Lauraceae).

Два рода рассматриваемой флоры — Cyphia и Nidorella — имеют очень интересные ареалы распространения. Первый из них, относящийся к семейству лобелиевых, представлен здесь эндемичным видом — Cyphia Stheno, второй, Nidorella из сложноцветных, — 5 викарными эндемичными видами. Оба эти рода совершенно отсутствуют на других островах Макаронезии и в Европе. Основным центром их распространения является Африка, где они представлены 25 видами каждый. Главным районом распространения этих видов является Ю. Африка, но некоторые из относящихся к ним видов растут на горах тропической Африки, а род Nidorella представлен также и на Мадагаскаре. Это не оставляет сомнения в том, что мы имеем в лице этих родов очень древние элементы флоры Африки, обитавшие в ее пределах еще в то время, когда Мадагаскар находился с ней в соединении. С перемещением тропической зоны в современное положение эти роды вынуждены были подняться в горы.

По мере дальнейшего изучения флоры о-вов Зеленого мыса число эндемичных видов, вероятно, еще увеличится. Несомненно, что в прошлом оно было значительно выше, на что указывает хотя бы тот факт, что такие виды, как Cyphia Stheno и Habenaria petromedusa, описанные Веббом, уже 150 лет назад — более не находят; возможно, что они уже вымерли. Часть же видов, как, например, Matthiola caboverdeana, в естественных ценозах уже не существует, а сохранилась лишь в качестве сорняка на культивируемых почвах. Эндемичные виды имеют родственные связи с видами, растущими на других островах Макаронезии, с видами Средиземноморской области, включая и Африку, и видами, присущими только Африке, например Phoenix atlantica, близкая к Ph. dactylifera.

Из числа видов, эндемичных для Макаронезии в целом, т. е. встречающихся не только на островах Зеленого мыса, но, кроме того, и на островах остальных архипелагов или части из них, укажем на интересный вид сложноцветных, — Campylanthus salsoloides, растущий также и на Канарских о-вах. Остальные виды этого рода произрастают: C. ramosissimus — в южной Аравии, в пустыне Синд и Афганистане, C. spinosus — на о. Сокотра; C. spathulatus эндемичен для архипелага Зеленого мыса. Род Frankenia представлен двумя видами: F. ericifolia, растущим также на Канарских и Азорских о-вах, а также в Марокко, и F. latifolia — на Канарских о-вах. Dracaena draco — драконово дерево — растет также на Мадейре и Канарских о-вах.

Неэндемичные элементы представлены видами, распространенными в пределах Средиземноморской области, в громадном большинстве случаев включая и Северную Африку (а также часто и другие ее части), или же в пределах только тропической Африки. Средиземноморские элементы представлены видами, растущими: 1) только в западной части этой области (например, Rhus albida — Марокко, Канарские о-ва), или 2) в ее восточной части (например, Euphorbia aegyptiaca — С. Аф-

рика, Сахара, Аравия; Polygala erioptera — Египет, Сахара, тропическая Африка, Аравия, Сокотра).

Таким образом, анализ элементов с несомненностью свидетельствует о роли Африки в формировании флоры архипелага о-вов Зеленого мыса, и хотя Шевалье считает эту флору целиком заносного характера, но несомненно, что такая точка зрения не может быть принята: материковая связь архипелага с Африкой должна была существовать.

Канарские острова

Канарские о-ва представляют собой архипелаг из 13 островов, подразделяемых на две группы: западную — Fortunatae с 11 островами, наиболее крупными из которых являются Тенериф, Гран-Канария, Пальма, Гомеро и Ферро, и восточную — Purpurariae, состоящую из двух островов — Ланцароте и Фуертевентура. Последние расположены всего в 90 км от западных берегов Африки.

Западные и центральные острова архипелага гористы; вершины возвышенностей представляют собой кратеры древних вулканов; высшая точка пика Тейде на о. Тенерифе достигает 3736 м; восточная же группа островов не имеет возвышенностей. Западная группа островов может быть охарактеризована на основании блестящего описания и анализа растительности и флоры о. Тенерифа, сделанного Кристом (Christ, 85), с дополнением более поздними данными (Schenck, 07; Pitard et Proust, 08).

Остров Тенериф, как и другие острова западной части архипелага, представляет собой конусовидную возвышенность. По характеру климата и растительности вертикальная зональность выражается в наличии трех поясов: нижнего, идущего от уровня моря до 600 м, среднего, или по обозначению Криста, пояса постоянных туманов, примерно до 1800 м н. у. м., и верхнего, лежащего выше уровня туч. Растительность нижней зоны носит ксерофитный характер и, помимо многочисленных средиземноморских и африканских убиквистов, носящих заносный характер, сохранила все же и ряд аборигенных, в том числе и эндемичных растений. Из их числа можно назвать несколько видов суккулентных молочаев, в том числе известный кактусовидный молочай — Euphorbia canariensis, древовидные молочаи — Euphorbia regis Jubae, достигающий 6 м, и E. dendroides, представленный и по побережью Средиземного моря, но здесь достигающий 3 м высоты; древовидные виды Echium — 2 м высоты; ряд древовидных видов Sempervivum, в том числе S. arboreum, растущий также в Португалии и на южных островах Средиземного моря; древовидные виды Sonchus, достигающие 2—3 м высоты. В этом же поясе растет фисташка (Pistatia atlantica), близкая к средиземноморской P. therebinthus. В расщелинах скал растет папоротник Davallia canariensis. Наконец, к этому поясу относятся и два эндемичных однодольных дерева: канарская пальма Phoenix Jubae (P. canariensis) и знаменитое драконово дерево (Dracaena draco), достигающее почти 12 м в диаметре. Бо́льшая часть этих видов имеет родственные связи в африканской флоре.

Инжир (Ficus carica) культивируется в этом нижнем поясе, а также растет здесь и в диком состоянии. Согласно указанию Криста, в музее Лас-Пальмас имеются высохшие ложные плоды из пещерных погребений, которые по своим размерам настолько мельче культивируемых в настоящее время сортов, насколько плоды яблони из свайных построек Швейцарии мельче современных.

Средний, влажный и более прохладный, пояс характеризуется вечнозелеными лесами. Они образованы, главным образом, канарским лавром (Laurus canariensis), близким к средиземноморскому благородному лавру, но достигающим значительно бо́льших размеров, и Persea indica, а также Ocotea foetens, ствол которой имеет диаметр до 10 м. К этим представителям семейства лавровых присоединяется канарский падуб (Ilex canariensis), достигающий 18 м высоты, и древовидный вереск (Erica arborea), растущий и в пределах Средиземноморской области, но здесь представленный 20-метровыми деревьями. В состав этих же лесов входят: Myrica faya, растущая и в западной Португалии, канарский земляничник (Arbutus canariensis), самый крупный представитель этого рода, имеющий ствол до 18 м высоты.

Второй ярус этого лаврового леса образует крушина (Rhamnus glandulosa), достигающая 10 м высоты, калина (Viburnum rugosum), отличающаяся от средиземноморской калины (Viburnum tinus) значительно бо́льшими размерами.

Выше 1000 м н. у. м. и местами вплоть до высоты 2000 м, куда лавровые леса уже не поднимаются, их сменяют хвойные леса, образованные канарской трехлистной сосной (Pinus canariensis). У верхней границы этого леса растет сейчас почти совсем уничтоженный древовидный можжевельник (Juniperus cedrus).

Растительность верхнего пояса о. Тенерифа представлена кустарниками Spartium, Spartocytisus, Retama, Cytisus, которые сменяются субальпийскими травянистыми растениями.

Во флоре Канарских о-вов в настоящее время насчитывают 1352 вида, из которых 468, или свыше трети, являются эндемичными (Pitard et Proust, 08). Число эндемичных родов равняется 41.

Около половины неэндемичных видов растут и в Средиземноморской области, будучи большей частью широко распространены в ее пределах. Только небольшое число видов Канарских о-вов локализировано в Марокко, в Сахаре или на Пиренейском п-ове. К числу последних относятся Laurocerasus lusitanica, Davallia canariensis и немногие другие. Остальные из неэндемичных видов относятся к убиквистам.

Переходя теперь к эндемичным видам, мы можем констатировать их родственные связи с флорами: 1) Средиземноморской области, 2) Восточной и Южной Африки, 3) тропической Азии и 4) Центральной и Южной Америки. Таким образом, часть, и притом бо́льшая, эндемичных видов в родственном отношении связана со средиземноморской флорой, другая же часть имеет связи с тропической флорой Африки, Азии и Америки.

Восточные острова Канарского архипелага — Ланцароте и Фуертевентура, объединяемые под названием Пурпурарии, сильно отличаются по природе и растительности от описанных выше западных островов. В то время как возвышенности Тенерифа и других западных островов окутаны туманом, питающим источники и создающим благоприятные условия для произрастания вечнозеленых лесов, низменные острова Пурпурарий по своей оголенности и засушливости климата носят почти пустынный характер. Леса, состоящие из различных видов лавровых и из канарской сосны, сменяются здесь зарослями молочаев, растительностью типа степной, почти полупустынной. Только вблизи побережья имеется узкая полоса ксерофильной вечнозеленой растительности, отвечающая нижнему растительному поясу о. Тенерифа. Но она даже по сравнению с последней значительной беднее.

Климатические условия Пурпурарий находятся под влиянием Африки. Мороз и снег здесь так же неизвестны, как и на других островах Канарского архипелага; засушливое лето сменяется с ноября по март периодом дождей. В некоторые годы количество выпадающих осадков бывает ничтожно, что гибельно отражается не только на дикой, но и на культурной растительности. Остатки стволов деревьев, исторические свидетельства и другие данные говорят о том, что в прежнее время эти острова были в некоторой степени облесены.

Несмотря на такую разницу экологических условий, флора Пурпурарий сохраняет все же общие черты с канарской флорой, а потому нет основания выделять ее из состава флоры Канарского архипелага (Bolle, 93).

Мадейра

Группа островов Мадейры лежит в Атлантическом океане, против западных берегов Марокко. Главный остров Мадейра имеет возвышенности, превышающие 1850 м.

Туман с моря окутывает возвышенности острова на южном склоне летом с высоты 700 м, нередко даже 600 м, зимой же начиная с 500 м, а на северном склоне даже летом —

начиная с высоты 200 м. Вершины гор, так же как и на о. Тенерифе, большей частью возвышаются над этой зоной тумана. Наличие постоянных туманов создает, как и на Канарских о-вах, в высшей степени благоприятные условия для произрастания растений и сохранения реликтовых типов.

Над нижним поясом, занятым культурной растительностью, располагается пояс лавровых лесов, в значительной части уничтоженных и превратившихся в маквис, образованный преимущественно канарским лавром (Laurus canariensis) и вереском (Erica scoparia). Из числа других здесь произрастающих древесных растений надо указать на Laurocerasus lusitanica, Persea indica, Ocotea foetens и др. Здесь растут Myrica faya, Appolonias canariensis, Sideroxylon Marmulano, Ilex canariensis, Erica arborea, древовидные Sonchus squarrosus, Euphorbia mellifera и др. Стволы обвивают Ruscus androgynus, на стволах растет папоротник Davallia canariensis. На высоте 1200—1300 м этот пояс сменяется лесами или маквисом из Erica arborea и Vaccinium maderense, местами с одиночными экземплярами Laurus canariensis, и др.

Согласно данным Валя (Vahl, 05), флора Мадейры включает 499 туземных растений и почти столько же заносных. Из них 100 являются эндемичными, а 167 имеют макаронезийско-атлантическое происхождение. Все остальные дикорастущие виды, за исключением трех широко распространенных в тропиках папоротников, растут также и в Средиземноморской области.

Подразделение этих видов на флористические элементы и родственные взаимоотношения эндемичных видов те же, что и в только что рассмотренной флоре Канарских о-вов.

Азорские острова

Архипелаг Азорских о-вов находится в Атлантическом океане в 1700 км от берегов Португалии, в 1506 км от Африки и в 1600 км от Америки. В его состав входит 9 островов, расположенных между 36° и 39° с. ш. О-в Сан-Михаэль самый крупный из всего архипелага; наибольшая же возвышенность — это вулкан на о. Пико, достигающий 2320 м н. у. м. Наименьшее расстояние между Азорскими о-вами и Мадейрой равняется 500 милям.

Лесная растительность на возвышенности Пико доходила до самой вершины; в настоящее время, вследствие уничтожения леса, она искусственно снижена. На Тенерифе же, как мы видели, верхний пояс его возвышенности, несмотря на более южную широту, лежит уже выше границы леса. Сопоставляя растительные пояса Азорских о-вов с поясами растительности Канарских о-вов и Мадейры, можно констатировать, что ксерофитная флора африканского происхождения нижнего пояса о. Тенерифа совершенно отсутствует на Азорских о-вах, тогда как на о-вах Зеленого мыса она играет доминирующую роль. На Мадейре, занимающей по климатическим условиям и широте промежуточное положение между Канарскими и Азорскими о-вами, растительность носит также промежуточный характер. Вследствие этого ксерофитный нижний пояс здесь выражен значительно слабее, чем на Канарских о-вах.

Растительность на склонах возвышенности Пико образует три пояса (Guppy, 17).

1. Пояс вечнозеленых лесов из Laurus canariensis, Erica azorica, Myrica faya, Ilex perado, Persea indica, Picconia excelsa, Rhamnus latifolia. Из кустарников наиболее характерны: Myrsine africana, Vaccinium cylindraceum, Hypericum foliosum, Viburnum tinus v. subcordatum. Из лиан здесь имеются Hedera canariensis и виды Smilax. В числе папоротников древовидный Osmunda regalis.

2. Пояс можжевельника Juniperus brevifolia (J. oxycedrus ssp. brevifolia) до 1370 м н. у. м., имеющего форму дерева, выше же и до 1670 м принимающего форму куста. Можжевельник появляется обыкновенно на той высоте, на которой исчезает Myrica faya. В этот пояс обычно заходят и характерные для нижнего пояса растения: Erica azorica, Laurus canariensis, Ilex perado, Myrsine africana, Vaccinium cylindraceum. Из папоротников здесь растут Dicksonia culcita, Achrostichum squamosum, Woodwardia radicans. На можжевельнике паразитирует характерный для Средиземноморской области Arceuthobium oxycedri. Здесь, так же как и в верхней зоне предыдущего пояса, рос Taxus baccata, в настоящее время почти совершенно уничтоженный.

3. Пояс Calluna vulgaris начинается от 1670 м до вершины. Здесь растут Thymus serpyllum, Polygala vulgaris, Agrostis castellana. Все виды, произрастающие в этом поясе, распространились из состава растительности расположенных ниже, между 600—1200 м н. у. м., болот, выделяемых Гуппи в особый пояс. Здесь растительность носит чисто европейский характер: мхи — Polytrichum и Sphagnum, папоротник — Pteridium aquilinum и

многочисленные обычные в Европе покрытосеменные: в том числе, помимо указанных для предыдущего пояса, Anagallis tenella, Carex flava, Potentilla tormentilla, Sibthorpia europaea, Viola palustris, Callitriche aquatica и др. Пояс хвойных лесов, образованный на Канарских о-вах Pinus canariensis здесь совершенно отсутствует.

Видовой состав флоры Азорских о-вов, согласно последней сводке Trelease (1897), определяется в 560 видов цветковых растений. По мнению Гуппи, из этого числа не более 200 видов является остатком древней флоры островов. Из них около 10% эндемичны для Азорских о-вов.

По мнению Ватсона (Watson, 70), Азорские о-ва до открытия их европейцами были покрыты вечнозелеными лесами. Предположение, что климатическими условиями объясняется то обстоятельство, что такие виды, как, например, Laurus canariensis, которые представлены на Канарских о-вах крупными деревьями, на Азорских имеют форму кустов или небольших деревьев, опровергается нахождением остатков крупных стволов. Древние леса на Азорских о-вах были уничтожены, современные же леса, возобновившиеся на их месте, имеют еще относительно молодой возраст.

Анализ дикорастущей флоры Азорских о-вов обнаруживает, что бо́льшая часть деревьев и кустарников в настоящее время в Европе не растет, но некоторые из них найдены там в ископаемом состоянии. В противоположность этому они в большинстве случаев растут или представлены викарными видами на островах группы Мадейры или Канарских о-вах, или же и на тех и на других. Отсюда мы должны заключить, что эта часть азорской флоры представляет собой ее древнее ядро.

Между тем почти все виды, растущие в поясе болот и у верхней границы растительности, а также произрастающие в озерах и других водоемах, в большинстве случаев являются европейскими видами, на Мадейре и Канарских о-вах, за немногими исключениями, совсем непредставленными. Нельзя не притти к заключению, что здесь мы имеем две флоры различных возрастов: древнюю флору Макаронезии и позднейшую, образованную поселенцами, повидимому занесенными из Европы естественными факторами на свободную от растительности территорию, возникшую в результате вулканических процессов.

Во флоре Азорских о-вов имеются виды, указывающие на более отдаленные ее связи. К числу таких замечательных растений относится обычный на этих островах кустарник Myrsine africana, отсутствующий на Мадейре и Канарских о-вах. Основной частью его ареала является тропическая и Ю. Африка, Аравия, Ю. Азия. Ближайшие местонахождения этого вида находятся в Анголе и Абиссинии. Род Myrsine включает всего еще 3 также палеотропических вида.

Флора Азорских о-вов моложе флоры Канарских о-вов. Это вытекает из того обстоятельства, что 30% флоры последних являются эндемичными, в то время как флора Азорских о-вов имеет не более 10% эндемичных видов.

Итоги изучения

Вечнозеленые леса островов Макаронезии, по видовому составу и общему характеру образующей их растительности не оставляют сомнения в том, что мы можем здесь еще наблюдать произрастающими те леса, которые в третичном периоде были типичными для Средиземноморской области.

Шимпер (Schimper *in*: Schenck, 07) так описывает эти леса. «Мы находимся среди климатически иной растительной формации; это уже не лиственный лес, произрастающий в областях с влажной и прохладной зимой и сухим и жарким летом, а в умеренном дождевом лесу, свя-

занном с постоянно влажным, умеренно-жарким климатом. С такой же физиономичностью леса мы встречаемся и в других областях, имеющих аналогичный климат: в Японии, южном Чили, в Капской области (лес Книсна), в Новой Зеландии, в горах тропиков... Лавровый лес Макаронезии представляет собой тип леса, аналоги которого очень малочисленны и растут в областях, от него очень удаленных. Но это относится лишь к современному времени. В конце третичного периода, до начала ледниковой эпохи, этот лес не представлял собой такого необычного явления, как сейчас... Несомненно, никакой лес на земном шаре не дает как флористически, так и экологически большего представления о тех лесах, которые в доледниковое время покрывали территорию, значительно меньшей размером островной Франции того времени».

О сходстве этих лесов говорят нам данные ископаемой флоры, которые мы привели выше, но об этом говорит и ряд других экологических моментов: отсутствие периодического опадания листьев у видов, сбрасывающих их в Средиземноморской области; отсутствие пояса леса, образованного видами с опадающей листвой, — вечнозеленые леса доходят до границы леса; почти полное отсутствие листопадных видов в составе рассматриваемой флоры, что указывает на изоляцию ее от средиземноморской флоры, до того как в состав последней проникли эти представители восточноазиатской флоры; бедность луковичными и клубненосными видами, что свидетельствует о непрерывности влажных условий и продолжительности вегетационного периода; более крупные размеры листьев, чем у тех же вечнозеленых видов, растущих в пределах Средиземноморской области (Vahl, 05); отсутствие периодичности в цветении и плодоношении, характерное и для тропической зоны и обусловливаемое равномерностью климата. По данным Криста (Christ, 85), Viburnum rugosum в апреле цвел и в то же время нес зрелые плоды. То же самое наблюдалось у представителей семейства лавровых: в конце марта Persea indica имели цветы и полузрелые плоды, Laurus canariensis — перезрелые, черные плоды и распускающиеся цветы, Ilex platyphylla — опадающие плоды и формирующиеся цветы. Точно так же Laurocerasus lusitanica стоял в ноябре и декабре в полном цвету и нес на тех же экземплярах зрелые плоды.

О третичном возрасте флоры Макаронезии говорит еще одна очень интересная ее особенность: деревянистый характер видов, относящихся к родам, представленным в Европе только травянистыми видами. Эти растения или имеют одеревянелый короткий стебель, несущий крупную розетку листьев, и образуют огромное соцветие, или же они представляют собой крупные кустарники, или же, наконец, небольшие деревья. Так, по данным Криста (Christ, 85), таковыми являются нижеследующие. Род Sempervivum (включая выделяемые из него Aeonium, Greenovia, Aichryson) представлен почти 50 видами (один из видов Aeonium arboreum распространен, помимо Канарских о-вов, также на островах Средиземного моря до Сардинии, Сицилии и Греческого архипелага); род Euphorbia, представленный не менее чем 10 видами, входящими в секцию Paehycladae (Boissier). Сюда относится, например, E. regis Iubae на Канарских о-вах, достигающая 6 м высоты; сходна с ней на о. Мадейра E. piscatoria. Еще крупнее, уже совсем древовидна, достигающая 9 м высоты E. mellifera с о. Тенерифа и о. Пальмы; на Азорских о-вах она представлена близкой E. stygiana. К первому из перечисленных видов очень близка E. dendroides с побережья Средиземного моря в Европе и Африке, но по сравнению с ней она карлик, так как ее высота не превышает 1 м. Этот вид имеет, несомненно, свой центр происхождения в Макаронезии. Согласно Буасье (Boissier, Fl. or. IV), ему родственны южноевропейские виды из секций Gallarrhoei и Esula, которые, благодаря своим морфологическим особенностям и родственной близости, должны быть выделены в особую секцию. Род Echium представлен видами, имеющими форму кустарников или небольших деревьев, очень крупные розетки листьев и часто громадные соцветия (например, E. virescens). Эти же особенности, но в очень слабой степени наблюдаются у растущих в южной Испании E. pavonianum и E. polycaulon. Самый крупный из этих видов — E. giganteum достигает 2.5 м высоты. Род Statice имеет не менее 9 видов со стеблями толщиной с руку, мощными розетками и громадными соцветиями (например, St. arborescens, St. macrophylla и др.). Связь с европейскими видами имеется через St. (Limonium) ovalifolia с Мадейры и Канарских о-вов. Род Sonchus представлен секцией Atalantha, к которой относятся 14 близко родственных друг другу видов. Все они имеют форму кустарников или же толстый, низкий, деревянеющий ствол (например, S. arboreus, достигающий роста человека).

Кустарниковые формы присущи еще ряду родов, имеющих в составе средиземноморской флоры родственных, но травянистых и значительно меньшего размера представителей. Таковы Sisymbrium millefolium — полукустарниковая форма типа S. Sophia; Centaurea arborea с о. Пальмы; Rumex lunaria — кустарник с человеческий рост типа R. scutatus, Plantago arborescens, имеющий около 1 м высоты; Globularia salicina — на Мадейре и Канарских о-вах, заменяемая на о-вах Зеленого мыса G. amygdalifolia, крупным кустарником, родственно связанным с G. alypum; Cneorum pulverulentum со стеблем в человеческий рост и диаметром в 6 см, близким к C. tricoccon из Средиземноморской области; Geranium anemonaefolium из лавровых лесов Мадейры и Канарских о-вов, представляющий собой увеличенный прототип европейского G. Robertianum. Необходимо еще упомянуть замечательный род Sinapidendron, в настоящее время представленный только на Мадейре и о-вах Зеленого мыса 5 видами. Он очень близок к роду Brassica, но представляет собой кустарник.

Наконец, надо еще указать, что ряд деревьев и кустарников имеет родственные виды такого же строения в Средиземноморской области, но достигающих значительно меньшего размера. Так, можжевельник (Juniperus cedrus) на Канарских о-вах, замещаемый на Азорских о-вах J. brevifolia, представляет собой древовидный можжевельник группы Oxycedrus; лавр (Laurus canariensis) является более крупным родичем средиземноморского L. nobilis; то же соотношение имеется между Arbutus canariensis и A. unedo, Viburnum rugosum и V. tinus. Точно так же ладонник (Cistus symphytifolius), широко распространенный по всему Канарскому архипелагу, является самым крупным представителем этого рода.

Многие из этих древовидных растений имеют гладкие стебли и ветви, листья же собраны на их концах густой мутовкой, как у цикадовых и пальм, причем основания листьев, налегая друг на друга, образуют как бы панцырь. Шимпер (l. c.) объяснял эту характерную особенность как приспособление к сопротивлению господствующим здесь сильным ветрам. Едва ли это объяснение может считаться устраняющим все сомнения. Быть может, мы имеем здесь тип более древнего листорасположения.

Обыкновенно наличие деревянистых видов этих родов, представленных в Европе травянистыми видами, объясняют тем, что предки последних в островных условиях обитания приобрели кустарниковидное или древовидное строение. Такое объяснение нам представляется совершенно неудовлетворительным. Гораздо больше оснований предположить, что в Макаронезии сохранился тип предков наших европей-

ских травянистых видов. Умеренные условия климата, по всей вероятности, привели у многих родов к замене деревянистых и древовидных форм травянистыми. В древней же флоре Макаронезии мы имеем, быть может, еще остаток этого первоначального деревянистого типа строения наших травянистых видов.

Это подкрепляется еще и тем, что аналогичные древовидные и кустарниковые формы с таким же расположением листьев имеются и в других местах земного шара, где сохранились реликтовые третичные флоры: в В. Африке (Senecio, Lobelia), на Гавайских о-вах, о. Хуан-Фернандец (Plantago, Centaurodendron, Dendroseris) и др.

Анализ рассматриваемой флоры обнаруживает ее третичный характер. Если оставить в стороне виды, явно занесенные в относительно недавнее время естественными факторами, как, например, растущие в болотистой зоне Азорских о-вов, а также перенесенные в результате деятельности человека, то останется именно та часть флоры, анализ которой и может выявить ее происхождение. Основное ядро этой аборигенной части флоры образуют средиземноморские элементы. Сюда будет относиться ряд идентичных видов, распространенных как на островах Макаронезии, так и в Средиземноморской области, преимущественно в степных и полупустынных ее районах: С. Африке и Аравии. Помимо того, среди этих средиземноморских видов мы найдем и такие, которые свойственны и Европейской части этой области и распространяются даже на север в пределы Средней Европы.

Но наравне с этими идентичными видами имеется и ряд эндемичных видов несомненно средиземноморского происхождения. К числу видов этой категории должна быть отнесена и бóльшая часть видов, представленных в Макаронезии древовидными и кустарниковыми формами.

Арктические элементы во флоре Макаронезии совершенно отсутствуют, альпийских же чрезвычайно мало.

Помимо этих элементов, связанных с флорой Европы, имеются еще и такие, которые связаны родственными взаимоотношениями с флорой Северной, а также тропической и Ю. Африки. Среди этих элементов мы найдем также виды, хотя и немногочисленные (Гукер насчитывает их 15), эндемичные для Марокко и Канарских о-вов; имеется 10 видов, эндемичных для Марокко и Мадейры, о-вов Зеленого мыса, а также для Португалии.

Сахаро-макаронезийские элементы также немногочисленны на западных островах Канарского архипелага, но представлены в бóльшем числе на восточных, а также на о-вах Зеленого мыса.

Из эндемичных же элементов Макаронезии сюда относится прежде всего Dracaena draco, растущая на всех пяти западных островах Канарского архипелага. Она была окончательно уничтожена на Мадейре и Порто-Санто в начале XIX столетия и имеется там лишь в культуре. Драконово дерево растет, как мы видели, и на о-вах Зеленого мыса. Ближайшими родственными ему видами являются D. Ombêt из Нубии, D. schizantha из Сомали, а наиболее к нему близка D. cinnabari с о. Сокотра. Древность флоры Сокотры (см. гл. II) не подлежит никакому сомнению, так же как и древность этих ее связей с флорой Макаронезии.

Драконово дерево — не единственное связующее звено между флорами о. Сокотра, т. е. древней флорой Африки, и Макаронезии. Сюда, например, относится еще Euphorbia arbuscula и другие молочаи Сокотры, близкие к E. aphylla с Канарских о-вов; Campylanthus salsoloides, Prenanthes pendula и др. имеют также родственные связи во флоре Сокотры. К числу африканских же элементов должны быть отнесены еще и другие виды Euphorbia. Так, сюда относится Euphorbia canariensis, имеющая кактусовидный (типа Cereus) габитус, присущий ряду африканских молочаев.

Помимо этих растений нижнего пояса, африканские связи имеет и ряд лесных древесных видов Макаронезии. Так, например, Ocotea foetens, обычное дерево в лесах западной части Канарского архипелага Мадейры, найденная также и на Азорских о-вах, имеет ближайшие родственные связи в Ю. Африке.

На Мадейре растет реликтовое растение Sideroxylon Marmulano, относящееся к тропическому семейству Sapotaceae, в которое входит и близкий монотипный род Argania sideroxylon из западной части Марокко. В Африке же имеют родственные связи и многие Compositae, в том числе и род Senecio. Виды Макаронезии из секций Pericallis и Cineraria с красными и белыми цветами, в числе которых имеются и кустарниковые, ближе всего стоят к красноцветущим S. concolor из Ю. Африки. Хорошо представленная в Макаронезии группа видов рода Convolvulus (например, C. canariensis) близко связана с южноафриканскими видами (например, C. petraeus).

Этих примеров достаточно, чтобы показать, что связи флоры Макаронезии со средиземноморской (Марокко), тропической и Южной Африкой довольно многочисленны и стоят на втором месте после связей с флорой Европы.

Помимо того, ряд видов, распространенных и в европейской части Средиземноморской области, как, например, Erica arborea, растущая в Макаронезии на Канарских о-вах, Мадейре и Азорских о-вах, входит в состав флоры Северной и Тропической (Абиссиния) Африки; Wahlenbergia lobelioides — на Канарских о-вах и в западной части Средиземноморской области относится к роду, имеющему в Восточной (Абиссиния) и Южной Африке главный центр своего распространения, и др.

Помимо этих взаимоотношений с флорами близлежащих к Макаронезии материков, в ее флоре имеются и более отдаленные связи. К числу таковых принадлежат элементы, связанные с флорами тропической Азии и Америки. К числу первых относится, например, раньше обычное в лесах Канарских о-вов и Мадейры дерево — Visnea mocanera, единственный вид этого монотипного рода. В настоящее время его относят к имеющему в В. Азии наибольшее распространение семейству Theaceae. Близки к этому виду виды рода Eurya из тропической Азии и род Anneslea, представленный двумя видами в Индии и на Филиппинских о-вах. Бесспорным примером может служить род Apollonias из семейства лавровых. Этот род включает всего два вида, из которых один — A. canariensis — входит в состав лесов пояса туманов на Канарских о-вах и Мадейре, второй же — A. Arnottii — растет в Индии и на Цейлоне. Укажем еще на Myrica faya, растущую на Мадейре, Канарских и Азорских о-вах, а также в горах Португалии. В родственном отношении она связана не с европейской Myrica gale, а с M. sapida из тропической Азии и Гималаев, входящей с ней в состав одного и того же подрода Morella. Persea indica схожа с многочисленными видами этого рода из Ю. Азии. Такие же связи с тропической Азией обнаруживают и некоторые папоротники, как, например, Athyrium umbrosum.

Американские связи флоры Макаронезии немногочисленны. Примерами их могут служить Clethra arborea, дерево лесов Мадейры, близкое к американским видам этого рода; Smilax canariensis, относящийся к секции Eusmilax, более близкий не к средиземноморским видам, а к видам той же секции из южных штатов С. Америки, а также Центральной Америки. Те же категории элементов имеются и в составе травянистой флоры.

Не может быть никакого сомнения, что понимать возникновение этих отдаленных связей с тропической Азией и Америкой как результат заноса семян нет никаких оснований. Эти гигрофитные тропические и субтропические элементы являются остатками той древней флоры, которая имела циркумполярное распространение в экваториальной зоне, захватывавшей в то время, очевидно, в палеогене, современную Средиземноморскую область.

Наконец, наличие многочисленных палеоэндемиков и, что особенно важно, эндемичных и во многих случаях монотипных родов говорит за давность изоляции флоры Макаронезии.

Те же соотношения с средиземноморскими видами, что и у покрытосеменных, обнаруживают и мхи Макаронезии. Согласно Герцогу (Herzog, 26), они, весьма вероятно, представляют собой исходные типы, уцелевшие благодаря равномерному океаническому характеру климата в Макаронезии. В Средиземноморской же области эти типы под влиянием изменчивого и более сухого климата претерпели соответствующие изменения. В наибольшем количестве мхи представлены на тех о-вах Макаронезии, где имеется пояс влажного климата, и в приуроченных к этому поясу вечнозеленых лесах. И точно так же, как Laurus canariensis и Arbutus canariensis замещены в Средиземноморской области более ксерофитными — L. nobilis и A. unedo, так и мхи этих лавровых лесов имеют более ксерофитные замещающие виды в Средиземноморской области. Точно так же, помимо средиземноморских связей, мхи имеют связи с флорой мхов тропической Азии[1] и отчасти Африки.

Нам остается теперь ответить на вопрос, каково же происхождение этой замечательной флоры. Этот вопрос возник уже с самого начала ее изучения. Ему посвящен ряд исследований, как биогеографических, так и геологических, но их авторы не пришли к тождественному ответу.

По мнению одних: Геера, Унгера, Питара и Пруста, Шрётера, геологов Форбса, Неймайера и Арльдта и ряда зоологов, о-ва Макаронезии представляют собой обломки некогда крупной материковой суши, находившейся в связи с Европой и Африкой, а затем погрузившейся на дно Атлантического океана.

Вторая группа исследователей, основываясь на вулканическом характере островов, отрицала возможность материковых связей и считала, что вся флора Макаронезии имеет заносный характер. Но занос этих растений, древность которых не подлежит сомнению, имел место в очень отдаленное время, в третичном периоде. Он осуществлялся преимущественно из Ю. Европы, когда в ее пределах росли те же виды, которые теперь находят в Макаронезии в ископаемом состоянии. К числу сторонников этого воззрения относятся Энглер, Крист, Ватсон, Валь, Шимпер, Шенк, Гуппи и в особенности Уоллес. Промежуточное положение занял Гукер, приведший в своих работах доводы как за, так и против обоих взглядов. Согласно его выводам (Hooker, 47), если нельзя допустить непосредственной связи островов с материками, то нельзя все же не предположить, что при незначительном подъеме этих островов выше современного уровня расстояние между ними и особенно Африкой настолько уменьшилось бы, что заселение их с материков было бы облегчено.

Против допущения заносного, хотя и в третичное время, происхождения флоры Макаронезии можно привести следующие соображения. Если предположить, что эта флора не может быть в настоящее время занесена обратно в Европу и Африку из-за неподходящих для нее экологических условий, то это не может быть применено в отношении западной Португалии, где эти условия близки к макаронезийским. Между тем количество общих Макаронезии и Португалии видов ничтожно — всего 4—5 видов, что свидетельствует о давности изоляции этих флор и невозможности обмена между ними в наше время. С другой стороны, казалось бы, что если вся эта замечательная флора имеет заносный характер, то все острова Макаронезии со сходными экологическими условиями уж и подавно должны были бы иметь совершенно одинаковую флору.

Между тем это не имеет места; наоборот, большинство островов, помимо общих видов, имеет ряд только каждому из них присущих эндемичных видов.

Основное возражение против существования связи архипелагов Макаронезии с Европой и Африкой, основывавшееся на вулканическом их происхождении, в настоящее время, повидимому, отпадает, так как современные геологические исследования (см. Hagen, 14) привели к выводу, что Канарские о-ва были раньше связаны с Марокко и представляли собой продолжение Атласского хребта. Происшедшее опускание цоколя, образующего основание этих островов, придало им вулканический характер. То же самое наблюдается, например, и в отношении островов Малайского архипелага.

Эти геологические данные позволяют нам считать древние элементы флоры Макаронезии остатком флоры, населявшей в первой половине третичного периода Ю. Европу и С. Африку. Утверждение некоторых авторов, что эта флора носит в большей степени черты европейские, чем африканские, совсем неосновательно. В то время такой разницы между северной и южной частями Средиземноморской области, по всей вероятности, не существовало. Изменение климатических условий в Европе и в особенности в Африке, выражавшееся в резком уменьшении влажности климата, привело к вымиранию этой флоры. Она могла сохраниться только в пределах Макаронезии, благодаря ее влажному, равномерному, субтропическому климату.

Своеобразные черты флоры Макаронезии и ее высокий палеоэндемизм свидетельствуют о давности изоляции, но это еще не должно обозначать полной изоляции островов от материков. Еще до наступления этого обособления они могли сохранять частичную связь с материком Африки, которой воспользовались ксерофитные элементы, заселяющие нижний пояс Канарских о-вов, группу Пурпурарий и о-ва Зеленого мыса. Тем не менее в это время древнее, гигрофитное ядро флоры Макаронезии уже было экологически изолировано от флоры Африки.

Наличие на Азорских о-вах, в верхнем поясе возвышенностей, ряда элементов европейской флоры, представленных тождественными с ней видами, говорит о недавности появления их на этих островах. В противном случае они были бы уже заменены эндемичными видами. Здесь вероятно, действительно, допустить возможность недавнего заноса этих европейских видов с материка Европы на девственную, свободную от конкуренции, территорию продолжавших подниматься вулканов.

Таковы выводы изучения истории флоры Макаронезии. Они имеют исключительное значение для понимания эволюции флоры Средиземноморской области. Флора Макаронезии представляет собой древний участок третичной флоры, сохранившийся до нашего времени и дающий нам наглядное представление о том, какой была флора в области Тетиса в первой половине третичного периода.

[1] Например, Myurium hebridarum — от Канарских о-вов до Гебридов, остальные виды этого рода — в тропической Азии; Gollania Berthelotiana — Макаронезия, остальные виды — от Гималаев до Японии.

ЛИТЕРАТУРА

Bolle C. Botanische Rückblicke auf die Inseln Lanzarote und Fuertaventura. Engl. Bot. Jahrb., XVI, 1893.
Buch L. v. Phyisicalische Beschreibung der Canarischen Inseln. Berlin, 1825.
Chevalier A. Les îles du Cap Vert. Rev. botan. appl., v. 15, № 170—171. 1935.
Christ H. Vegetation u. Flora der Canarischen Inseln. Engl. Bot. Jahrb., VI. 1885.
Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. 1879, I; 1882, II.
Engler A. Die Pflanzenwelt Afrikas, I,2, *in*: Engler u. Drude, Vegetation d. Erde, Bd. IX, Kap. 5, Leipzig, 1910.
Guppy H. B. Plants, Seeds and Currents in the West Indies and Azores. London, 1917 (cap. 17—19, The Azores).
Heer O. Ueber die fossilen Pflanzen von St. Jorge in Madeira, Denkschr. allg. Schweiz. Ges. Naturw., Bd. 15, 1855.
Herzog. Geographie der Moose. Jena, 1926.
Hooker J. D. Notes on Madeira plants. Journ. of Bot., VI. 1847.
Hooker J. D. Lecture on Insula Floras. Garden Chronicle, January 1867.
Hooker J. and. Ball J. On the Canarian Flora as compared with the Maroccan in Marocco and Great Atlas. 1878.
Miki Sh. On the Remains of Pinus trifolia n. sp. in the Upper Tertiary from Central Honsyu in Japan. Bot. Mag., v. 53, № 638, 1939.
Pitard J. et Proust L. Les îles Canaries. Paris, 1908.
Schenck H. Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Canarischen Inseln. Wiss. Erg. d. dtsch. Tiefsee-Expedition «Valdivia», II, Th. I, Jena, 1907.
Trelease W. Botanical Observations on the Azores. Eighth Annual Report of the Missouri Bot. Garden. 1897.
Vahl M. Ueber die Vegetation Madeiras. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 36, 1905.
Wallace A. R. Island Life. 3d ed., London, 1911.
Watson H. C. Botany of the Azores *in*: Godman F. Natural history of the Azores, London, 1870.
Webb et Berthelot. Histoire naturelle des îles Canaries. III, p. 1 (Géographie botanique), Paris, 1840.

ГЛАВА VI

ИСТОРИЯ ФЛОРЫ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ОБЛАСТИ

Общий обзор

Средиземноморская флористическая область понимается различными авторами далеко не в одних и тех же границах: одни из них очень суживают, другие, наоборот, расширяют эти границы. Так, Гризебах (1874) относил к ней только атлантическое и средиземноморское побережья Европы (кроме северной части Пиренейского п-ова), южный Крым, западное Закавказье, побережья М. Азии, Аравии и С. Африки. Энглер (Engler, 82, 14, 36) расширил границы этой области на восток, включив в нее, кроме побережья М. Азии, Армению, западное и восточное Закавказье, Курдистан, Иран и Белуджистан. Территорию современных среднеазиатских республик он относил к Центрально-Азиатской области. Друде (Drude, 1884; 1890) принимал примерно те же границы этой области, включая в нее всю территорию до Афганистана и цепи гор Эльбрус — Гулистан — Кухи-Баба — Гиндукуш, отделяющей Белуджистан от Индии.

М. Г. Попову (27) принадлежит обоснование правильного расширения границ этой области в пределах Средней Азии к северу, путем присоединения к ней Турана, Джунгарии, горных систем Гиндукуша, Памиро-Алая и Тянь-шаня.

Эти расхождения определяются различием исходной точки зрения, положенной в основу выделения этой области. Гризебах определял ее только по наличию вечнозеленых древесных и кустарниковых видов и характерных средиземноморских условий климата. Естественно, что при таком понимании только нижний пояс южного склона гор в прибрежной зоне Средиземного моря мог быть включен в рассматриваемую область. Но ввиду того, что вечнозеленые виды являются не единственными представителями средиземноморской флоры, а в ее состав входит значительно большее число древесных видов с опадающей листвой, а также травянистых растений, установленные Гризебахом границы не могут отвечать Средиземноморской области в целом. Решающим моментом должен являться не экологический характер растительности, так как средиземноморская растительность представлена рядом экологических типов, начиная от гидрофитных и кончая ксерофитными и пустынными, а тип ареалов видов. Если принять этот принцип, то границы области, установленные Энглером и Друде с добавлениями М. Г. Попова, являются наиболее правильными.

В таких границах Энглер (Engler, 81, 404) называл эту область «древним Средиземноморьем», подразумевая под этим область древнего Средиземного моря — Тетиса (впоследствии также и Попов, l. c.). Такое обозначение может быть принято с некоторой натяжкой, так как в область древнего Татиса входили также и территории, с одной стороны, лежащие уже в пределах тропической зоны, с другой же — относящиеся, без сомнения, к умеренной области, как северная Франция и Англия, которые уже никак не могут быть включены в современную Средиземноморскую область.

Второе расхождение в понимании этой области заключается уже в отношении не горизонтальных, а вертикальных границ. В то время как Гризебах и ряд других авторов, включая и Энглера, относили к Средиземноморской области только нижний пояс береговой полосы, другие авторы включали в ее границы и верхние пояса и вершины возвышенностей, входящих в пределы горизонтальных границ области, считая, что их растительность представляет собой непосредственное продолжение, а в значительной степени и дериват растительности нижнего пояса.

Несомненно, совершенно правильно отнести флоры этих горных возвышенностей к Средиземноморской области. Энглер включал эти вершины средиземноморских хребтов в состав Среднеевропейской области вследствие наличия на них элементов умеренной флоры. Такое выделение совершенно противоречит процессу исторического формирования и развития флор и абсолютно не вытекает из тех принципов оценки флор с точки зрения их эволюции, которые ввел в географию растений сам же Энглер. Отделить флоры вершин от горных склонов не представляется возможным, так как одна переходит в другую, представляя собой результат естественного видоизменения флоры под влиянием смены экологических условий по мере подъема от уровня моря к вершине хребта. Эта дифференциация флоры горных возвышенностей на пояса имеет место сейчас даже в тропиках и

существовала, конечно, и во все геологические периоды, в том числе и в третичном периоде, о чем свидетельствуют палеоботанические данные, как мы это сейчас увидим.

И если часть элементов этих горных флор и не представляет собой видоизменения древних средиземноморских типов, а мигрировала сюда по горным хребтам или проникла с севера во время ледниковых периодов, то это еще не дает основания для отнесения их к тем областям, откуда эти виды мигрировали.

Таким образом, с нашей точки зрения ни экологический тип растительности, ни характер климатических условий не могут быть решающими для установления границ флористических (но не растительных) областей. Таким критерием должна быть история этой флоры, выявляющаяся в типе ареалов ее видов. Вследствие этого районы с обедненной, утратившей бо́льшую часть своих древесных вечнозеленых элементов, флорой, но сохранившей значительный процент средиземноморских травянистых и кустарниковых видов, должны быть все же отнесены в состав этой области, если произрастающие в их пределах средиземноморские элементы не представляют собой результата лишь послеледникового проникновения на север отдельных видов. Так, например, не только южное побережье Крыма, но весь горный Крым, не только побережье М. Азии, но и ее центральная часть должны быть отнесены к рассматриваемой области.

Средиземноморскую область обыкновенно подразделяют на западную (до Италии) и восточную (от Италии). Это является результатом не ботанико-географических соображений, а использованием чисто географического подразделения современного Средиземного моря на два главных глубоководных бассейна—западный и восточный, разделяющихся по линии Италия—Сицилия—Тунис и связанных между собой мелкими частями моря.

В флористическом отношении такое деление не может быть принято, так как, во-первых, как сейчас указано, мы не ограничиваем рассматриваемую область границами Средиземного моря, а включаем в нее всю область Передней и Ю.-З. Азии до границ Индии, являющихся собственно ее восточной частью; во-вторых, хотя и имеются виды, распространенные лишь с запада до Италии, а другие — от Италии на восток, тем не менее Италия не включает в состав своей флоры всего комплекса видов флоры, лежащей к востоку от нее части Средиземноморской области. Поэтому гораздо правильнее подразделение Средиземноморской области на ряд более узких районов, как это сделали, например, Гаек или Госсен (Hayek, 26; Gaussen, 33). Так, согласно последнему, Средиземноморская область в ботанико-географическом отношении может быть подразделена на 15 районов.[1] Это число может быть еще увеличено, но в наши задачи не входит уточнение этого деления.

Область средиземноморской флоры связана с частью зоны древнего моря Тетис, перерезавшего поперек материки Старого и Нового Света от Индийского океана до Центральной Америки. Остатками этого моря в настоящее время являются Мексиканское и Карибское моря в Америке и Средиземное море, разделяющее сушу Старого Света на три материка — Европу, Азию и Африку. Начинаясь на западе у Гибралтарского пролива, оно разделяется на востоке на два рукава, одним из которых является Эгейское и Черное моря, а вторым — Персидский залив и позднее образовавшееся Красное море. Связь этих морей, раньше осуществлявшаяся через Среднюю Азию, с осушением здесь моря оказалась прерванной и в настоящее время восстановлена искусственно прорытым Суэцким каналом.

Эти средиземные моря занимают глубокие впадины — провалы и сбросы по трещинам разлома в некогда связанной материковой суше. Сбросами же обусловливается в большинстве случаев расчленение береговой зоны, раздробление на возвышенности и низменности Средиземноморской области. Эти провалы и сбросы имели место в относительно недавнее время, главным образом, во второй половине третичного и в течение четвертичного периодов, когда строение материковой суши уже было закончено и горы в значительной степени сформировались. Образовавшиеся провалы прервали существовавшую связь горных систем, что имеет большое значение для понимания истории флор. В результате такого разрыва горных цепей мы находим продолжение Аппенин в Сицилии и Атласе, а последний имеет продолжение в горах южной Испании; конец Пиренеев лежит во Франции — в Провансе; горы северной Греции, Пелопоннеса и юго-западной М. Азии представляют собой части единого целого; Сирия тесно связана с Ливийским плоскогорьем и т. д.

Складчатые горные системы, расположенные вокруг Средиземного моря, подразделяются на южную и северную системы. В состав первой, образующей дугу, направленную вогнутой стороной на север, входят: 1) Иранское нагорье, переходящее к востоку в возвышенности Средней Азии и Гималаев; 2) Тавр, соприкасающийся в Армении с предыдущей горной системой и заполняющий своими отрогами восточную и среднюю М. Азию; 3) греческо-динарские горы, примыкающие к малоазийской дуге и простирающиеся через весь Балканский п-ов до соединения с юго-восточными Альпами; 4) Аппенины — Атлас — Андалузские нагорья — Балеары, соприкасающиеся одним концом с западными Альпами. В состав северной системы, образованной нагорьями, частью прямолинейными, частью имеющими тоже вид дуги, но обращенной вогнутой стороной на юг, входят: 1) Кавказские хребты, 2) Крымские хребты, 3) Балкано-Трансильванские Альпы, 4) Карпаты, 5) Альпы, 6) Пиренеи. Между этими складчатыми дугами, кроме морей и низменностей, образованных провалами, лежат еще древние остаточные нагорья, как центральное плато Испании — Мезета, части островов Корсика и Сардиния, Фракийское нагорье (Истранджа-даг, Родопы, Македония) и др., оставшиеся неподвижными при позднейшем складчатом образовании горных систем.

[1] Атлантические о-ва, 2) Иберо-франко-итальянский, 3) балкано-эгейский, 4) понтийский, 5) турецкий и закавказский, 6) иранский, 7) Пенджаб, 8) западногималайский, 9) аравийский, 10) сирио-палестинский, 11) ливийский, 12) сахарский, 13) район плато Магреба, 14) Берийский (горы Марокко), 15) альпийские возвышенности области. Согласно нашему пониманию, сюда должен быть добавлен еще 16-й — среднеазиатский — район.

В миоцене Ю. Европа была представлена не сплошной материковой сушей, а рядом архипелагов островов. Средиземное море соединялось с Атлантическим океаном проливом, проходившим не через Гибралтар, а через долину Гвадалквивира. Возможно, что существовало еще второе соединение через Марокко — между Атласом и нагорьем Риф. Италия была представлена архипелагом гористых островов. В противоположность этому Корсика, Сардиния и ряд мелких островов Тирренского моря входили в состав единой суши.

Западная часть Греции, южная М. Азия, северная окраина Ливии и Нижний Египет были покрыты морем. Остальная часть Греции составляла единое целое с М. Азией, будучи связана с ней сушей, занимавшей область нынешнего Эгейского моря.

К концу миоцена началась регрессия моря, достигшая своего максимума в нижнем плиоцене. В среднем плиоцене море вновь не только восстановило свои границы, но распространилось по долине Роны далеко в глубь южной Франции, омывало с обеих сторон на значительную высоту склоны Аппенин и залило долину р. По.

В конце плиоцена и в начале четвертичного периода имело место опять поднятие суши и регрессия моря. В течение первой половины четвертичного периода происходит ряд сбросов и опусканий. Сюда относится образование Красного моря, на короткое время входившего в соединение со Средиземным; опускается Эгейская суша, заменяясь Эгейским и Мраморным морями; эрозионные долины рек Геллеспонта и Босфора превращаются в проливы; повидимому, в это же время — или скорее в плиоцене — в результате опусканий Черное море принимает современные очертания, а Крым превращается в полуостров Южнорусской суши.

Таковы те сложные тектонические процессы, еще далеко не законченные, много раз нарушавшие и вновь восстанавливавшие материковые связи между различными частями Средиземноморской области, затоплявшие отдельные ее территории и вновь превращавшие их в сушу. Эти изменения со всей отчетливостью отразились и на современном составе средиземноморской флоры.

Мы можем свести основные материковые связи к нижеследующим:

1. Гибралтарское соединение. Образование Гибралтарского пролива относится к верхнему плиоцену; до этого времени соединение Средиземного моря с Атлантическим океаном осуществлялось вдоль северного края Батийских Кордильер в Испании через современную долину Гвадалквивира и возможно через Марокко в области Рифского массива.

2. Балеарское соединение. Питиуские о-ва и о. Майорка представляют продолжение Берийских Кордильер и связаны с Пиренейским п-овом мелким морем, что свидетельствует о существовании между ними материкового соединения. В противоположность этому о. Минорка геологически сильно отличается от о. Майорки и, согласно Зюссу, представляет собой продолжение другой горной системы.

3. Тирренское соединение. Между Корсикой и Сардинией, объединенными на севере с центральной Италией, а на юге с С. Африкой, существовали соединения. Остатками этой суши, отделявшей Тирренское море от собственно Средиземного, на севере являются о. Эльба, о-ва Тосканского архипелага и мыс Аргентарио в Италии, а на юге — небольшой о. Галита, лежащий в 40 км от Туниса и в 148 км от Сардинии. Это последнее соединение связывало Тирренскую сушу с С. Африкой, Сицилией и Мальтой. Тирренская суша имела во всяком случае в миоцене соединение с материковой Европой, а также, через Балеарское соединение, с Пиренейским п-овом.

4. Мессинское соединение. Пелоританские горы в Сицилии и г. Аспрамонте и Сцила в Калабрии представляют собой геологические части некогда единого целого.

5. Адриатическое соединение. В юго-восточной части Аппенинского п-ва, мезойские меловые возвышенности Апулии и г. Гаргано в геологическом отношении чужды Аппенинам и представляют собой части Динарид, что указывает на существовавшую здесь связь с Балканским п-овом.

6. Эгейское соединение. Суша, заполнявшая Эгейское море, связывала Балканский п-ов с М. Азией и простиралась до о. Крита. Мелкие острова Эгейского моря являются ее остатками.

7. Черноморские соединения. Впадина Черного моря неоднократно изменяла свою конфигурацию. Существование соединений Крымских гор с одной стороны с Добруджей, а с другой — с М. Азией основывается в настоящее время на ряде геологических и биологических данных.

8. Кипрское соединение. Хребет Тавр в М. Азии имеет свое продолжение в горах Кипра. Весьма вероятно, что мы имеем здесь остаток суши, заполнявшей залив Александретты и служившей связью между М. Азией и Сирией.

Вторым фактором, определившим характер флоры Средиземноморской области, является ее климат. Под средиземноморским климатом понимают определенный климатический тип, встречающийся не только в области Средиземного моря, но и в других областях земного шара, как: Калифорния, средняя часть Чили, западная часть Капской земли и Ю.-З. Австралия, и обусловливающий сходство их растительности.

Основной особенностью средиземноморского климата является не количество осадков, а годовое их распределение, заключающееся в том, что лето является ясно выраженным сухим периодом года, а зима — дождливым. Такое распределение осадков обусловливается господствующими ветрами. Это неравномерное распределение осадков, характерное для всей Средиземноморской области, в отдельных ее районах претерпевает некоторые видоизменения, соответственно которым ее можно подразделить на 3 зоны.

1. Лето, почти лишенное дождей (менее 50 мм осадков за 3 летних месяца), с главным дождливым периодом в начале зимы. Сюда относится вся территория от североафриканских пустынь до средней Испании, Сардинии, южной Италии, средней Греции, средней части М. Азии и далее на восток до пределов Средней Азии.

2. Лето, бедное дождями (от 50 до 100 мм), с главными дождливыми периодами весной и осенью. Такой климат имеют северная Испания (за исключением атлантического побережья), средиземноморская Франция, западное побережье средней Италии, Албания, северная Греция, северное побережье Эгейского моря, северная часть М. Азии и южное побережье Крыма.

3. Северная переходная зона: дожди во все времена года, но еще с выраженным минимумом летом и максимумом весной и осенью. К ней относится северное побережье Испании, верхняя Италия и ее центральные части, Истрия, Далмация.

В центральной и восточной частях Балканского п-ова, за исключением береговой полосы вдоль Адриатического моря и западным Закавказьем, дожди идут круглый год с максимумом летом, т. е. уже не принадлежат к области средиземноморского климата, но тем не менее флористически они теснейшим образом связаны с Средиземноморской областью. Это относится как к областям с субтропическим климатом и равномерным распределением в течение года осадков (Португалия, Западное Закавказье), так и к областям, входящим в состав Средиземноморской области, но имеющим климат уже пустынного типа (Средняя Азия). Здесь максимум осадков приходится на весну, средняя годовая температура равна 17,4°, но абсолютные минимумы достигают —20° (Термез) и ниже.

Годовое количество осадков в пределах Средиземноморской области различно в различных ее частях. Среднее годовое количество исчисляется в 760 мм так что сухость климата этой области зависит не от количества осадков, а от неравномерного распределения их в течение года. Количество осадков уменьшается с севера на юг. Так, в то время как на северном побережье Испании и у подножья Альп оно доходит до 1000 мм, в С. Африке оно спускается до 200 мм в год. Внутренние, а также восточные части полуостровов беднее осадками, чем прибрежные и западные.

Для жизни растений весьма существенное значение имеет влажность воздуха. В средиземноморской области в летние месяцы она снижается до 37—50%, что. очевидно, сыграло чрезвычайно важную роль в вымирании третичных гигрофильных элементов и увеличении за их счет ксерофильных.

В противоположность условиям влажности температурный фактор обнаруживает мало особенностей. Температура повышается, по сравнению со Средней Европой, в направлении с севера на юг. Побережья Черного моря имеют средние годовые 11—15°, западное Средиземноморье 16°, С. Африка 20° и выше. Средний минимум в большей части Средиземноморской области лежит ниже 0°, доходя до —10, —12°. Только в немногих местностях средние минимальные температуры не снижаются ниже 0° (Малага, Сицилия, Мальта, Корфу, Бейрут, Каир), но случайные морозы бывают по всей области Средиземья.

При описании отдельных частей этой области мы остановимся подробнее на характеристике их физико-географических условий.

Таковы основные черты средиземноморского климата, но ими не определяется все разнообразие климатических условий в пределах различных зон и поясов растительности Средиземноморской области, имеющее основное значение для распределения видов и преемственности флористических связей. В этом отношении большой интерес представляет работа Эмбергера (Emberger, 30), подразделяющего Средиземноморскую область в климатическом отношении на пять подобластей, которым будет соответствовать то же количество и растительных подобластей.

1. Подобласть средиземноморско-засушливого климата и ксерофитного пояса растительности. Она в свою очередь может быть подразделена на два типа: мягкий, прибрежный (Марокко), и крайне континентальный (возвышенные плато), которым соответствуют подразделения поясов растительности.

Эта область на юге соприкасается с областью климата Сахары, на севере же входит в соединение с областью менее сухого климата. Этот тип климата широко представлен вокруг Средиземного моря, в частности, в С. Африке, в отдельных районах Пиренейского п-ова, в М. Азии и Западной Азии.

В качестве примеров типов растительности, относящихся сюда, укажем, например

для Африки на саванны с Argania Sideroxylon или Zizyphus lotus, часто с примесью Acacia gummifera или Pistacia atlantica, степи с ковылем — Stipa tenacissima и др.

2. Подобласть средиземноморского полузасушливого климата и субксерофитного пояса растительности. От предыдущей отличается большим количеством дождей и представлена двумя типами: более теплым со средним минимумом наиболее холодного месяца выше 0° (Сафи, Оран, Тунис, южное побережье Испании) и более холодным с соответствующим минимумом ниже 0° (Алжир — Орлеансвилль, Испания — Мадрид, Валладелид и др.). Этот тип климата преобладает в С. Африке и на Пиренейском п-ове, а также в Греции, Италии (Сардиния), М. Азии и Кавказе. Из типов растительности сюда относятся леса, образованные из Callitris (особенно в С. Африке, южной Испании), из алепской сосны (Pinus halepensis), кипариса (Cupressus sempervirens) и можжевельников (Juniperus phoenicea), пинии (Pinus pinea); сюда же, очевидно, относятся крымские леса из Juniperus excelsa и др.

3. Подобласть средиземноморского умеренного климата и такого же пояса растительности (средиземноморский климат в узком смысле). Он широко представлен в С. Африке, Испании, Португалии, во всей средиземноморской Франции, в Италии, на Балканском п-ове и т. д. Здесь сосредоточена область произрастания маслины, фисташки (Pistacia lentiscus), пробкового дуба, карликовой пальмы; местами здесь же растет приморская сосна (Pinus pinaster) и каштан.

4. Подобласть влажного средиземноморского климата и такой же пояс растительности. Характеризуется обильными дождями, мягкими температурными условиями. Климат — субтропический, почему здесь и сохранились субтропические и даже тропические элементы.

Этот климат характерен в С. Африке для Нумидии, Среднего Атласа и нагорья Риф, западной и юго-западной части Пиренейского п-ова, частично в Италии, юго-восточной части Балканского п-ова, в западном Закавказье и прилегающей части побережья М. Азии и в Талыше.

Из типов растительности для этого климата характерны леса из португальского дуба (Quercus lusitanica), каменного дуба (Quercus ilex), кедра (Cedrus atlantica), пихт (Abies pinsapo, A. numidica, очевидно и A. Nordmanniana), каштана (Castanea vulgaris), конского каштана (Aesculus hippocastanum) и др.

5. Подобласть Средиземноморского высокогорного климата и высокогорный пояс растительности, которая может быть в свою очередь подразделена на две части: одну — включающую леса умеренного типа до границы леса, и вторую — выше этой границы.

Такое подразделение средиземноморского климата облегчает понимание не только состава флоры и растительных поясов Средиземноморской области и ее границ, но также способствует уяснению процесса ее исторического развития, который рисуют нам палеоботанические данные и современные ареалы видов.

Палеоботанические данные

Довольно хорошо известная третичная флора современной Средиземноморской области характеризуется в начале этого периода наличием большого количества архаичных форм, известных только в ископаемом состоянии и впоследствии исчезнувших с поверхности земного шара, а также явно выраженным тропическим характером. Тем не менее в составе этой флоры имеются уже и роды, входящие в состав и современной средиземноморской флоры, что не оставляет никакого сомнения в преемственности этих флор и дифференциации средиземноморской флоры из состава тропической флоры. Помимо того, в составе тропической флоры начала третичного периода имеются уже, хотя и в ограниченном количестве, древесные виды с опадающей листвой, появляющиеся с мелового периода и представляющие первые в этих областях зачатки будущей флоры умеренного типа.

В дальнейшем эволюция этой флоры выразилась в постепенной утрате архаичных и тропических элементов и замене их, с одной стороны, типично средиземноморскими видами, выработавшимися из тропических типов, с другой же стороны — элементами умеренной флоры, расширившими территорию своего обитания и увеличившимися количественно. К концу третичного периода флора Средиземноморской области приобрела уже в основном свои современные черты и свой состав. Климатические изменения четвертичного периода, внеся мало нового, обусловили дальнейшее обеднение этой флоры теплолюбивыми и гигро-

фитными элементами в одних местах в большей, в других в меньшей степени. Не задаваясь целью дать исчерпывающую сводку имеющихся данных о третичной флоре Средиземноморской области, мы воспользуемся лишь некоторыми из них для подтверждения изложенных черт ее развития.

Так, в эоценовой флоре южной Франции (Laurent, 12) доминируют пальмы (в том числе близкие к сабаль), ископаемые виды родов Lau-



Рис. 11. Распространение рода Cinnamomum в настоящее время и в третичном периоде: *1*— эоцен, *2*— олигоцен, *3*— миоцен, *4*— плиоцен; современное распространение: *5*— видов от 1 до 5; *6*— видов от 6 до 10; *7*— более 10 видов (Staub, 1905)

rus, Cinnamomum, а также и таких семейств, как Sterculiaceae, Artocarpaceae, Anonaceae, Sapotaceae. С олигоцена начинается дифференциация этой флоры в направлении убывания мегатермных и гигрофитных тропических форм. Тем не менее, многие представители эоценовой флоры еще продолжают существовать, представители тропической флоры еще играют первенствующую роль. Флора характеризуется наличием многочисленных тропических папоротников и пальм и лишь небольшим количеством представителей таких умеренных родов, как ива (Salix), тополь (Populus) и др.

Начиная с верхнего олигоцена идет убывание тропических типов и все большее и большее увеличение количества типов, непосредственно связанных с современными видами, хотя и растущими в настоящее

время в большинстве случаев вне Средиземноморской области, а также увеличивается число представителей родов растений с опадающими листьями. Характерно здесь не столько изменение самого состава флоры, как соотношение форм, выражающееся в вымирании тропических элементов, играющих уже подчиненную роль, что повлекло за собой все большее увеличение количества умеренных элементов.

Плиоценовая флора, представляющая для нас наибольший интерес, включает уже очень большое количество видов, растущих или очень близких к растущим в настоящее время в пределах Средиземноморской области. Крайние западные местонахождения плиоценовой флоры известны с Пиренейского п-ова — из окрестностей Барселоны (Almera 95—07), Каталонии (Depape, 31) и Португалии (Heer, 82).



Рис. 12. Ареал распространения Ilex aquifolium (Oltmanns из Hegi)

Это наиболее южные нахождения третичной флоры в Средиземноморской области Европы, занимавшей самый нижний пояс у берега моря. Судя по остаткам растений, можно предположить наличие здесь средней годовой температуры в +21°. Плиоценовая флора состояла из элементов, 1) характерных сейчас для Канарских о-вов, как, например, лавр (Laurus canariensis) (имелся также и благородный лавр —L. nobilis), Apollonias canariensis, Persea indica, Ocotea (Oreodaphne) foetens, виды Ilex, Celastrus и др.; 2) обычных и сейчас для Средиземноморской флоры, как олеандр (Nerium oleander), манный ясень (Fraxinus ornus), тополь (Populus euphratica), каменный дуб (Quercus ilex), грецкий орех (Juglans regia), самшит (Buxus sempervirens), а также карликовая пальма (Chamaerops humilis), и по настоящее время уцелевшая в диком состоянии на Пиренейском п-ве, в С. Африке, Сицилии и на некоторых других островах Средиземного моря; и, наконец, третью группу образуют растения, в настоящее время в Средиземноморской области не растущие, а входящие в состав флоры Ю.-В. Азии или С. Америки, как Cinnamomum, Magnolia и др. Вероятно, в верхних поясах гор росли представители таких родов, обычных для современной флоры умеренной

зоны, как бук, тополь, ивы, клены, ольха, граб, береза, крушина и др.

Далее на восток плиоценовая флора хорошо представлена в ряде местонахождений на юге Франции: вдоль долины р. Роны и на склонах третичных вулканов Центрального массива Франции (Mont Dore и Cantal). Описаниям этих ископаемых растений посвящена обширная литература, сведенная в ряде более крупных работ, из которых мы и берем нижеприводимые сведения (Laurent, 04—05; 08; Depape, 22; 28; Laurent et Marty, 27; Braun-Blanquet, 26).

В начале плиоцена в результате трансгрессии Средиземное море покрывало низменные части Ю. Европы, проникая по долине Роны до Лиона. Гигантский вулкан, достигавший 3000—4000 м высоты, увенчивал Центральный горный массив Франции. Обширное море и горные хребты обеспечивали ровность климата южной Франции и его океанический характер. Средняя годовая температура должна была достигать примерно +18°.

В среднем плиоцене Средиземное море сокращается до своих современных границ, климат становится более континентальным. Можно предположить, что в то время как на уровне моря (Барселона) средняя годовая температура была, как мы указывали, +21°, у подножья Центрального массива она равнялась +17°, в верхних его поясах +10°, приближаясь к современной средней температуре этой части Франции. В начале четвертичного периода Центральный массив приобретает свою современную флору.

Канталь, лежащий на пересечении 45° с. ш. и меридиана Парижа, в настоящее время представляет собой потухший вулкан, достигающий 1858 м высоты. По его склонам располагаются по поясам виноградники, каштановые леса, сменяющиеся альпийской флорой. В защищенных долинах культивируются лавр, камелии и карликовая пальма, в плиоцене произраставшие здесь в диком состоянии.

Прекрасная сохранность и многочисленность растительных остатков, главным образом листьев, дали возможность восстановить картину растительности этого горного массива в плиоцене.

Нижнему его поясу, лежавшему на высоте 100 м н. у. м. (Meximieux), была свойственна флора, в составе которой мы находим соответственно современному распространению видов 4 элемента: канарский, юго-восточноазиатский, североамериканский и средиземноморский. Элементы флоры умеренного климата представлены здесь только тополем (Populus alba). В противоположность этому имеются, хотя и немногие представители флоры жаркого климата, как Adiantum reniforme, Persea indica, Ocotea (Oreodaphne) foetens. Остальные виды, образующие вышеуказанные 4 элемента, как то: Woodwardia radicans, Torreya nucifera, Glyptostrobus heteroptyllus, Quercus ilex, Platanus occidentalis, Liquidambar styraciflua, Laurus canariensis, Daphne pontica, Nerium oleander, Diospyros lotus, Viburnum tinus, Magnolia grandiflora, Liriodendron tulipifera, Buxus sempervivens и др. — соответствуют средней годовой температуре в +17°.

Эта флора является непосредственным дериватом флоры, произраставшей на вершине хребта Канталь в миоцене и начале плиоцена, — обстоятельство, с несомненностью свидетельствующее о происшедшем смещении поясов или сокращении их вертикального протяжения. И действительно, соответствующая флора того же времени на высоте 800 м н. у. м. (Ceyssac) уже отличается почти полным отсутствием элементов жаркого климата, а также восточноазиатских и американских; средиземноморские и кавказские элементы очень редки. Флора была образована умеренными элементами, среди которых мы находим ольху, берест, тополь, иву, боярышник, грушу, обыкновенную ель, пихты и голубику (Vaccinium uliginosum). В настоящее время соответствующие виды этих

родов растут при средней годовой температуре в +10°. Таким образом, с начала плиоцена на Центральном массиве температура понизилась на 7—8°.

Перемещение вниз поясов растительности и развитие умеренных элементов взамен субтропических и средиземноморских представляют собой неуклонный и закономерный процесс, сопровождавший изменения климата, вызывавшиеся надвиганием ледникового периода.

Возникает вопрос, откуда взялась эта умеренная флора на вершине массива Канталь. Предположить, что мы имеем здесь аркто-третичные элементы в смысле Энглера, мигрировавшие из арктических широт к югу, нет достаточных оснований, так как нижний пояс г. Канталь был покрыт в это время субтропической растительностью и, следовательно, сквозь него эти представители умеренной флоры не могли достичь вершины горы; отсутствовали также меридиональные хребты, по которым эта флора могла бы из северных широт проникнуть на юг.

Единственное предположение, что эти роды в течение третичного периода уже существовали в составе флоры Центрального массива, все более развиваясь по мере его поднятия над уровнем моря, а позже в связи с изменением климатических условий, снижавших пояса термофильной флоры, спустившиеся к подножью хребта.

Растительные пояса на г. Канталь в плиоцене можно себе представить в следующей последовательности (Laurent, 04—05). На вершине горы росли сосны, пихты, ель, в подлеске — голубика, ниже появляются лиственные деревья — тополь, слива, вяз, ясень, грецкий орех, дзелькова, дуб, близкий к Quercus ruber, в подлеске — котонеастер, падуб (Ilex), жасмин; по деревьям вился виноград. В нижнем поясе, у подножья горы, росли лавры, павловния, персея, вечнозеленые дубы, держи-дерево (Paliurus), лавровишня, стеркулия.

Извержение вулкана уничтожило всю эту растительность и засыпало пеплом смешанные из разных поясов листья, отпечатки которых и дошли до нашего времени.

В дальнейшем, в течение ледникового периода, как свидетельствуют растительные остатки, происходили неоднократные смены господствующих лесных пород с доминированием более холодостойких видов во время наступления ледников и вытеснением их более южными средиземноморскими видами в межледниковые периоды, а в значительной степени и в настоящее время.

Наглядное представление о смене растительного состава в течение третичного периода дает таблица (Laurent, 12) на стр. 142.

Обращаясь к плиоценовой флоре Италии, мы найдем в ее составе большое количество видов, тождественных тем, которые произрастали в южной Франции в плиоцене. Здесь опять имеются представители тех же родов: субтропических — как Glyptostrobus, Cinnamomum, Diospyros, пальмы Sabal, Liquidambar, Magnolia, Sassafras, Taxodium distichum, Sequoia, Oreodaphne, Persea, Laurus; средиземноморских — Callitris, Zelkova, Pterocarya, Juglans, Arundo, Rhododendron, близкий к R. ponticum, Ilex, Paliurus, Platanus, Cercis; умеренной флоры — Carpinus, Corylus, Fagus, Castanea, Amelanchier, Prunus, Acer, Rhamnus. Эта смесь экологически разноценных форм может быть объяснена лишь происхождением этих растительных остатков из различных поясов горных склонов (Principi, 15; 21; 32).

В более ранних (олигоцен) отложениях сохранились ископаемые остатки таких тропических родов, как пальмы Calamus и Phoenix, а также принадлежащих другим семействам Artocarpus, Bombax, Cassia, Ficus, Styrax, Cinchona и др.

Еще дальше на восток, на Балканском п-ове, согласно определениям Стефанова и Стоянова (29; 35) ископаемых листьев из плиоцено-

вых отложений района Софии, мы найдем опять тех же представителей третичной флоры Ю. Европы. Около половины определенных видов плиоценовой флоры Софийской низменности и в настоящее время произрастает в этой же части Балканского п-ова, а некоторые даже в пределах нахождения ископаемых остатков. Таковы, например, тисс (Taxus baccata), сосна (Pinus laricio), бук (Fagus orientalis), каштан, лавровишня, сумах, виды тополя, ив, ольхи, дуба, вяза, клена, крушины, калины, береза (Betula verrucosa), голубика и брусника. Бо́льшая часть этих видов входит в настоящее время в состав лесной флоры Средней Европы. Только немногие из них, как сосна (Pinus laricio), каштан, дуб (Quercus cerris), граб (Carpinus orientalis), лавровишня, сумах, ясень (Fraxinus ornus) и клен (Acer hyrcanum), могут быть отнесены к видам собственно средиземноморской флоры. К их числу надо еще добавить падуб (Ilex aquifolium), еще сохранившийся в горах восточной части Болгарии. К этой группе видов относится и конский каштан (Aesculus hippocastanum), найденный Чернявским (Černjavski, 33) в плиоценовых отложениях Кроатии (Glogovac), а сейчас произрастающий в северной Болгарии и на юге Балканского п-ова.

Геологический период	Типы вымершие	Типы жаркого климата	Типы умеренного и холодного климатов
Эоцен нижний Эоцен средний	Впоследствии вымершие, архаичные формы многочисленны	Формы жаркого климата и экзотические доминируют	Некоторое количество типов, и сейчас живущих в Европе
Эоцен верхний Олигоцен нижний	Небольшое количество вымерших впоследствии архаичных типов	Как предыдущий	Как предыдущий
Олигоцен верхний	Еще некоторое количество архаичных типов, в дальнейшем исчезающих	Число форм жаркого климата и экзотичных велико	Современные типы приобретают все большее значение
Аквитанский Миоцен средний	—	Формы жаркого климата убывают	Типы умеренной лесной зоны многочисленны и становятся доминирующими
Миоцен верхний		Формы жаркого климата редки	Современные типы занимают З. Европу
Плиоцен		Исчезновение типов жаркого климата, представленных еще лишь формами Канарских о-вов	

Из числа остающихся, найденных в ископаемом состоянии в районе Софии, растений можно выделить вторую группу распространенных в настоящее время в Средиземноморской области и растущих на Балканском п-ове видов, но значительно южнее их ископаемого местонахождения. Таковы дубы: Quercus ilex, macedonica, coccifera и aegilops, земляничное дерево (Arbutus andrachne), дикая маслина (Olea oleaster), Smilax aspera, лавр (Laurus nobilis), фисташка (Pistacia terebinthus), жимолость (Lonicera etrusca), приморская сосна (Pinus halepensis), самшит (Buxus sempervirens), можжевельники (Juniperus aff. foetidissima и oxycedrus). Сюда же могут быть отнесены такие виды, как понтийский рододендрон и лавровишня, ограниченные в своем современном

обитании на Балканском п-ове горными местонахождениями с влажными условиями климата (Странджа-даг, Стара Планина).

К третьей группе относятся виды, растущие в настоящее время в пределах Средиземноморской области, преимущественно в ее восточной части, но на Балканском п-ове вымершие, как ливанский кедр (Cedrus aff. libani), кипарис (Cupressus aff. sempervirens).

Четвертую группу образуют виды, в Средиземноморской области уже не растущие. Например, близкие к восточноазиатским: Glyptostrobus europaeus, Pasania glabra, Zelkova acuminata, или североамериканским: Tsuga canadensis, Thuja occidentalis, Sequoia aff. sempervirens, Liquidambar, Magnolia glauca, Gleditschia triacanthos, Robinia pseudacacia и др.

Эти палеоботанические материалы дают основание для нижеследующих выводов. Климат центральной части Болгарии в плиоцене был теплее и влажнее, чем в настоящее время, вследствие чего виды, ограниченные в своем распространении лишь южной частью черноморского побережья Болгарии, в третичном периоде могли произрастать значительно дальше на север и в глубь полуострова.

Сравнение плиоценовой флоры Болгарии с таковой Франции указывает на значительное их сходство, что свидетельствует о наличии общей флоры для всей этой территории Ю. Европы. Но в то же время отсутствие некоторых видов может говорить о том, что существовала уже в третичном периоде дифференциация южноевропейской флоры на провинции. Это могло объясняться не только климатическими условиями, но и прежними материковыми связями и тогдашним распределением морей. Так, например, отсутствие канарских элементов (Woodwardia radicans, Smilax canariensis, Persea indica, Laurus canariensis, Ilex canariensis и др.) в ископаемой флоре Болгарии может быть объяснено более континентальными условиями обитания, но нельзя также не учесть наличия непосредственной связи Пиренейского п-ова с Африкой и возможно и с Канарскими о-вами и изоляции Балканского п-ова от южной Франции вследствие трансгрессии моря, затопившего северную Италию.

Впрочем, с нашей точки зрения, нельзя делать какие-либо серьезные выводы на основании отсутствия в ископаемой флоре тех или других видов. Ископаемые остатки представляют собой лишь обрывки прежних флор, которые дают очень ценные указания о нескольких десятках видов, входивших в их состав, но не могут служить критерием для установления былого состава этих флор, насчитывавших несколько тысяч видов.

Описанная Стояновым и Стефановым флора, несмотря на ограниченность сохранившихся видов, тем не менее дает указание о наличии вертикальных поясов распределения видов третичной флоры и на Балканском п-ове. Согласно этим авторам, расположение растительности по поясам, сходное с установленным для южной Франции, выражалось в следующем. Нижний пояс занимала приморская сосна (Pinus halepensis), дубы (Quercus macedonica, aegilops, ilex, coccifera), итальянский сумах (Rhus coriaria), земляничное дерево (Arbutus andrachne), маслина (Olea oleaster), жимолость (Lonicera etrusca); по деревьям вилась Smilax aspera. В этом же поясе росли ливанский кедр и кипарис.

Следующий пояс образовывала сосна (Pinus laricio), дубы (Quercus macedonica, roburoides, Hartwissiana, syriaca, cerris), клен (Acer hyrcanum), ясень (Fraxinus ornus) с подлеском из граба (Carpinus orientalis), розы (Rosa gallica и dumetorum), сумаха (Cotinus coggygria), калины (Viburnum lantana) и Rubus thyrsoideus. На более влажных склонах лес был образован каштаном (Castanea vesca) с вечнозеленым подлеском из тисса, лавровишни, падуба, самшита и понтийского рододендрона.

В верхнем лесном поясе были представлены обыкновенная ель (Picea excelsa), пихта (Abies alba), сосна (Pinus e. sect. Strobus), Tsuga canadensis, осина, ивы (Salix caprea, silesiaca, nigricans), береза (Betula verrucosa), бук, рябина (Sorbus aria), клены (Acer pseudoplatanus и hyrcanum); в подлеске имелись крыжовник и жимолость (Lonicera nigra).

В верхней части этого пояса, а также возможно на вершине горы выше границы леса, если таковая существовала, росли голубика, брусника, рододендрон (Rhododendron myrtifolium) и Arctostaphylos uva ursi и сейчас растущие на Балканском п-ове в альпийском поясе.

Еще далее на восток, имеющиеся для М. Азии палеоботанические данные (Engelhardt, 03) чересчур скудны и мало надежны для каких-либо категорических выводов, но тем не менее они вместе с более многочисленными и лучше обработанными материалами по Кавказу (см. сводку Гроссгейм, 36) свидетельствуют о значительном сходстве видового состава и смешанном, с точки зрения современного географического распределения видов, характере третичной флоры, какой мы видели на протяжении всей остальной части Средиземноморской области.

Здесь точно так же в эоцене и олигоцене в составе флоры имелось много вечнозеленых представителей, сейчас распространенных преимущественно в современных тропических областях, таких родов, как Cinnamomum, Ficus, Cassia, Sapindus, Persea, Diospyros, Anona. В дальнейшем наблюдается постепенное выпадение этих тропических родов или сохранение их в виде единичных субтропических или средиземноморских видов.

В миоценовой флоре мы имеем еще много субтропических элементов, представители которых и до настоящего времени сохранились на Канарских о-вах, в В. Азии, С. Америке и во влажных районах Средиземноморской области, как Myrica, Laurus, Ilex, Sabal, Woodwardia, Prunus laurocerasus, Buxus, Rhododendron ponticum.

Следующую группу образует ряд родов, в настоящее время встречающихся в пределах Средиземноморской области, а также в умеренной зоне или на горных хребтах в Ю. Европе, В. Азии и Америке, как, например, Quercus, представленный рядом видов в миоценовых отложениях М. Азии, Populus, Salix, Platanus, Juglans, Betula, Carpinus, Fagus, Acer, Rhamnus, имевших в миоцене уже значительное распространение (часть из них, как Populus и Platanus, обнаружены уже в отложениях мелового периода); североамериканские роды, в Европе в настоящее время не растущие дико, как Carya, и точно такие же восточноазиатские роды, например, Paulownia.

Далее имеется ряд родов, и сейчас представленных во флоре Кавказа тождественными или близкими видами. Так, например, начиная с олигоценовых отложений встречается вид сосны, близкий к растущей в настоящее время на Кавказе, в Крыму и М. Азии Pinus pityusa, начиная с миоцена Zelkova crenata (в ископаемом состоянии в Гурии, в настоящее время в западном Закавказье и Талыше), Rhododendron ponticum, с плиоцена — Populus tremula, Ostrya carpinifolia, Ligustrum vulgare, Prunus spinosa, Salix caprea, Pirus communis, Pterocarya caucasica, Prunus laurocerasus, Ilex aquifolium, из окрестностей Нафталана в Азербайджане Punica granatum, где она и сейчас растет, на Апшеронском п-ове найден также миндаль, близкий к современному Amygdalus georgica, редкому эндемику Кахетии.

И. В. Палибин (37) в недавно опубликованной работе о плиоценовой[1] флоре Годерзского перевала подчеркнул сходство ее с западно-средиземноморской флорой того же времени. Таким образом, и в пределах М. Азии и Кавказа мы имеем продолжение третичной средиземноморской лесной флоры, представлявшей собой единое целое, хотя, несомненно, с дифференциацией на провинции, но не столь резко разграниченные, как в настоящее время.

[1] А. Н. Криштофович считает ее более древней.

К концу третичного периода под влиянием ухудшения температурных условий, а главное в результате уменьшения (в некоторых районах очень сильного) условий влажности средиземноморская растительность влажного типа исчезла. В том числе вымерли почти все вечнозеленые формы в большей части Кавказа, частично уцелев лишь в Западном Закавказье и Талыше. В некоторых из остальных его районов остались лишь единичные, реликтовые местонахождения немногих из этих видов. Взамен их лесные умеренные элементы, а также и ксерофиты, в пределах Кавказа существовавшие, несомненно, уже в третичном периоде, получили возможность широко распространиться там, где вымирала гигрофитная флора.

Этот процесс смены растительных ценозов объясняется двумя обстоятельствами: во-первых, оледенением севера Евразии, что не могло не отразиться на охлаждении климата Кавказа и увеличении его ледников, во-вторых, общим уменьшением влажности климата — обстоятельстве, для Кавказа усиливавшемся еще тем, что Кавказ, представлявший собой до плиоцена остров, вошел, вследствие регрессии моря, в соединение с Южнорусской сушей и Передней Азией.

Этот процесс видоизменения флоры Кавказа повторяется и в прикаспийских странах (Палибин, 36), где, начиная от Нижней Волги, вдоль северного побережья Каспия на восток до отрогов Мугоджар в первой половине третичного периода имелась флора с большим количеством вечнозеленых форм (Cinnamomum, Persea, Litsea, ряд видов дуба и др.), близкая к флоре З. Европы того же времени, хотя, повидимому, и более ксерофитного типа. На юге в Нахичеванском крае на г. Даррыдаг в эоценовых отложениях найдена разнообразная флора с рядом тропических элементов (Cinnamomum, Myrica, Zizyphus, Eugenia) и в том числе пальмой сабаль, которая дальше западного побережья Каспия, повидимому, не распространялась.

Во второй половине миоцена, в верхнем сармате, изменившиеся климатические условия явились причиной исчезновения из области прикаспийских флор, очевидно, за исключением Талыша и Ирана, всех вечнозеленых древесных форм, заменившихся широколиственными и хвойными лесными видами, значительная часть которых входит в состав и современных лесов, уцелевших в пределах этой области.

В большинстве же случаев леса в прикаспийских странах исчезли, сменившись на юге кустарниковыми или пустынными, а на севере — степными флорами.

Для крайнего востока средиземноморской флоры, как мы ее понимаем, имеется чрезвычайно мало палеоботанических данных. Здесь смена растительности, согласно Ярмоленко (35), рисуется в следующем виде. До миоцена климатические условия благоприятствовали развитию лесной растительности. Довольно многочисленные находки свидетельствуют, что в Казахстане (Кульденен-Темир, Кзыл-джара, Еспесай и др.) росли платан, орех, дуб, лавр, дзелькова, аралия, Diospyros, Persea, Sassafras, Cissus и др.

Влажность климата в значительной степени объясняется наличием в центральной части Средней Азии моря, размеры которого то сокращались, то вновь расширялись. С юга это море было ограничено узкой полосой суши, на востоке переходившей в индостанское поднятие, на западе же продолжавшейся в пределы Передней Азии, Кавказа и Европы. С этой суши на территорию Средней Азии проникали элементы тогдашней тропической флоры Средиземья, в состав которой, по-

мимо указанных родов, входили еще: Araucaria, Banksia, Dryandra, Dewalquea, Eucalyptus, Ficus, Myrica, Myrsine и др.

На границе мелового и третичного периодов происходит отступание Среднеазиатского моря, сопровождающееся началом континентальности климата, но в палеоцене континентальность опять исчезает, а в эоцене восстанавливается такая же палеогеографическая картина, как и в сеномане.

Эоценовая флора из окрестностей оз. Селеты близ Павлодара, по Криштофовичу, представляет собой вечнозеленую субтропическую флору, но носящую уже континентальный характер. Для конца олигоцена и начала миоцена о флоре Средней Азии можно составить себе представление по ископаемым остаткам, найденным у оз. Ер-Ойлан-дуз (Коровин, 32). Эта флора характеризуется преобладанием примитивных протейных (Palibinia типа Dryandra).

Для второй половины третичного периода ископаемых растительных остатков для Средней Азии почти совершенно не имеется, но несомненно, что с этого времени начинается быстрая ксерофитизация флоры и окончательное вымирание древних вечнозеленых типов. Это связано с возраставшим сокращением в Средней Азии морских бассейнов и возрастающей континентальностью климата. Можно предположить, что в конце миоцена и начале плиоцена создались условия, благоприятные для развития пустынной флоры, происходившего за счет как расширения ареалов местных ксерофитов и галофитов и связанных с ним видообразовательных процессов, так и миграции аналогичных элементов из других районов Средиземноморской области на территории бывшего дна Тетиса.

Но если таковы общие черты средиземноморской флоры третичного периода на ее протяжении с запада на восток, характеризующиеся близким сочетанием флористических элементов и наличием родов, распространенных от Пиренейского п-ова до Средней Азии, то каково же было протяжение этой флоры с юга на север? Палеоботанические сведения дают на этот вопрос исчерпывающий ответ. Находки ископаемых листьев и семян растений третичного периода в Англии (Reid a. Chandler, 33), в Голландии — в дельте Масса и Рейна (Laurent et Marty, 23; Mädler, 39), в районе Франкфурта на Майне (Engelhardt u. Kinkelin, 08), а также в других частях З. Европы, в СССР — на Украине и Южном Урале (Криштофович, 31; 31; 38; Пименова, 37) показывают на значительное сходство этих среднеевропейских и средиземноморских флор, подтверждающее, что мы имеем здесь локальные видоизменения единой флоры, шедшей вдоль северного побережья Тетиса от Индо-Малайской области до Англии и далее на запад до Центральной Америки.

Эоценовая флора Англии (окрестности Лондона) по сравнению с современными флорами включает наибольшее количество родов Индо-Малайской области, а также и Мадагаскара и в особенности Малайского архипелага (73%). Следующими по значению являются роды тропической части Гималаев, Китая и Японии. Третье место занимает тропическая и субтропическая Америка.

Что касается современного вертикального распространения близких родов, то 47% из них представляют собой роды равнинной зоны тропиков и ограничены в своем распространении только тропической зоной, 41.5% поднимаются в тропиках также и в горы и выходят за их пределы во внетропические страны, 11.5% являются исключительно горными растениями в тропиках, а вне тропиков распространены в умеренной зоне.

В составе этой флоры мы находим пальмы — Sabal и Nipa, виноград Vitis, Magnolia, Cinnamomum, Sapindaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae

и другие роды и семейства тропической флоры. В дальнейшем произошло вымирание значительной части тропических элементов, так что в плиоцене флора Англии приобрела в значительной степени субтропический характер благодаря наличию большого числа родов и видов, сохранившихся в настоящее время в восточноазиатской и североамериканской флорах. Дальнейший процесс вымирания в течение плиоцена элементов и этой флоры рисует нижеследующая таблица, составленная на основании изучения ископаемых семян из пяти плиоценовых местонахождений Англии, Голландии и Франции (Reid, 20).

Название флоры	Число сравниваемых видов	Процент вымерших видов	Процент китайских и североамериканских видов	Возраст отложений
Cromeriam	135	89	5	Конец плиоцена
Teglian	100	75	40	Верхний плиоцен
Castle Eden	58	55	64	Средний »
Reuverian	133	46	88	Нижний »
Pont-de-Gail	17	35	94	Начало плиоцена

Флора из дельты Масса и Рейна в Голландии (Reuver) относится к первой половине плиоцена и содержит еще 90% видов, в настоящее время в пределах этой области не растущих. Часть из них совершенно вымерла, бо́льшая же часть сохранилась в составе других флор. Из этих последних 54% видов относятся к современным восточноазиатской и североамериканской флорам, меньшее количество относится сейчас к средиземноморской флоре.

Эта флора обнаруживает совершенно ясное сходство с описанными выше флорами Центрального массива Франции и долины Роны. Так же, как и там, совершенно очевидно поясное расположение растительности от вершин гор и до озер и дельты. Laurent и Marty (23) обрисовывают эту флору следующим образом: относительно высоко над местом нахождения ископаемых остатков должна была расти обыкновенная сосна, ниже которой располагалась ель (Picea excelsa). Еще ниже на склоне росли ольха, береза, тополя, ясени, ивы, тогда как лес у подножия горы был образован различными дубами, буком, Liquidambar, к которым примешивались Arbutus, Myrsine, Glyptostrobus и др. В более влажных местах рос папоротник Osmunda, на водах лагун плавали кувшинки.

Аналогичная картина рисуется и при изучении верхнеплиоценовой флоры нижнего течения реки Майн в Германии (Engelhardt u. Kinkelin, 08; Mädler, 39). Лес был образован многочисленными родами, но менее разнообразными, чем в предшествующие геологические периоды. Несомненно, что и здесь растительные остатки происходят с различных поясов горных склонов. В их числе имеются виды, и в настоящее время растущие дико в области р. Майн, как: Picea excelsa, Pinus silvestris, Abies pectinata, Populus tremula, Corylus avellana, Quercus robur, Carpinus betulus, Rhamnus cathartica, Buxus sempervirens, Ilex aquifolium, Acer monspessulanum. Кроме того, имеются дико здесь уже не растущие, но произрастающие в культуре без всякой защиты виды родов: Ginkgo, Torreya, Cephalotaxus, Taxodium, Liquidambar, Juglans, Carya, Pterocarya, Aesculus, Celtis и др. Имеется бук, по числу жилок листьев определенный как Fagus pliocenica, близкий к F. orientalis или японскому F. Sieboldii.

Но, помимо этого, среди ископаемых растений имеются и такие, как, например, род Zizyphus, которые сейчас в этой области расти не

могут. Это указывает на то, что верхнеплиоценовый климат был теплее современного, хотя на ископаемых листьях уже имеются следы заморозков. Аналогичную картину состава и изменения флоры обнаруживают и другие третичные флоры З. Европы, например, Швейцарии, Карпат (Szafer, 38) и др.

Обращаясь теперь еще далее на восток в пределы СССР, мы и здесь вплоть до южного Урала увидим повторение этой смены видов тропических и субтропических флор видами умеренной флоры. Так, А. Н. Криштофовичем (31; 34) для эоцена Украины установлено наличие мангровой болотной растительности с такими растениями, как пальма Nipa и папоротник Chrysodium, которые сейчас произрастают в тропической зоне, входя в состав формаций мангровой растительности. Наличие аналогичной растительности характерно для эоцена всей З. Европы от Англии до Киева.

Олигоценовая и эоценовая флоры Украины (Пименова, 37) содержат еще много тропических и субтропических элементов, например, пальма-сабаль, как установлено, произраставшая до южного Урала (Криштофович, 35), Ficus, Nelumbium, Magnolia, Cinnamomum, Persea, Oreodaphne, Laurus, Eucalyptus, Aralia, Diospyros, Sequoia Couttsiae и др.

В миоцене (сармате) на Украине, а также на Урале (стерлитамакская флора) наравне с еще сохранившимися вечнозелеными и субтропическими элементами, как Taxodium, Glyptostrobus, вечнозеленый дуб (Quercus neriifolia), Liquidambar, Smilax, Myrica, Laurus, Sassafras, Vitis, Cercis и др., появляются в большом количестве виды с опадающей листвой таких родов, как ольха, береза, бук, дуб, орех, каштан, вяз, платан, клен и др. Наличие большого количества сходных родов, а во многих случаях и видов, в этих и южнее лежавших флорах Средиземноморской области говорит об их общих корнях и истории развития.

Начиная с конца миоцена вечнозеленые элементы исчезают из состава флоры Украины, еще долго, а отчасти и до настоящего времени сохраняясь южнее в Средиземноморской области, в том числе и в Закавказье.

В это же время на севере, в современной арктической зоне, росла флора умеренных широколиственных лесов, представлявшая собой естественное продолжение только что описанной субтропической и умеренно-субтропической флор. Берри (Berry, 30), подводя итоги данным Гезра и других авторов о растительности Арктической области в третичном периоде, считает не подлежащим сомнению произрастание следующих родов для Исландии: Ginkgo, Platanus, Liriodendron, Acer, Juglans, Fraxinus, Hicoria и др.; для Шпицбергена: Taxodium, Platanus, Juglans, Magnolia, Nyssa, а также дуб, орешник, ива, тополь и хвойные, которые в это время играли уже доминирующую роль; для Гренландии, помимо также представленных наибольшим количеством экземпляров ивы, тополя, березы и орешника, несомненно произрастали представители таких родов, как Liquidambar, Alnus, Fagus, Quercus, Ulmus, Platanus, Sassafras, Fraxinus, Cornus, Liriodendron, Acer, Vitis и др.

Климатические колебания четвертичного периода хотя и не оказали такого катастрофического воздействия на растительность Средиземноморской области, как в Средней и Северной Европе, но тем не менее влияние их было весьма значительным. Оно выразилось в горизонтальных и вертикальных перемещениях границ средиземноморской флоры, оставлявших каждый раз свои реликты, чем и объясняется трудность разграничения средиземноморской и среднеевропейской флор. Оно выразилось также в вымирании части древних элементов,

сохранившихся лишь в тех районах области, где эти климатические колебания меньше всего проявлялись.

Накопившиеся к настоящему времени данные довольно многочисленных исследований пыльцевых анализов ископаемых растительных остатков и углей из доисторических обитаний человека четвертичного периода не оставляют сомнения в том, что климатические изменения в Ю. Европе протекали иначе, чем в ее остальной части (Gams, 34).

Холодным и континентальным ледниковым периодам Средней и Северной Европы и Азии в Средиземноморской области соответствуют плювиальные периоды, сопровождавшиеся увеличением количества осадков и большей влажностью климата. И, наоборот, в то время как на севере межледниковые периоды сопровождались теплым и влажным климатом, на юге господствовали очень жаркие, но вместе с тем и сухие, пустынные климатические условия.

Таким образом, основное воздействие изменений климата на средиземноморскую флору заключалось в смене влажных периодов засушливыми, но вместе с тем несомненно, что не менее двух ледниковых периодов оказали свое влияние на средиземноморскую флору. Кроме того, охлаждение климата, сопровождавшее плювиальные периоды, оказало свое влияние, в особенности на северной границе рассматриваемой области.

В плювиальные периоды усиливалось распространение умеренных хвойных и листопадных видов в верхних поясах горных склонов и развитие вечнозеленых элементов в нижних поясах. Вместе с тем более холодные климатические условия в хуже защищенных с севера районах вызывали вымирание еще остававшихся тропических и субтропических элементов и обеднение их видового состава.

В засушливые периоды создавались благоприятные условия для усиленного развития ксерофитных элементов, распространявшихся как с запада на восток, например, с Пиренейского п-ова, где, несомненно, уже с третичного периода существовали ксерофитные биоценозы, о чем свидетельствует наличие палеоэндемичных ксерофитов, так и с востока из Азии в пределы Ю. Европы, а также с юга из Африки по существовавшим материковым соединениям с ней.

Эти же палеоботанические данные свидетельствуют о такой же смене более влажных периодов менее влажными и о наличии засушливого жаркого периода и в послеледниковое время, что говорит о продолжавшихся сменах растительности и колебании вертикальных и горизонтальных границ ее распространения.

К этому времени относится проникновение в пределы Средней Европы, главным образом по долинам рек, и подъем в верхние пояса горных склонов типичных средиземноморских элементов (Quercus ilex, Prunus laurocerasus, Ilex aquifolium, Buxus sempervirens и многочисленных травянистых видов), на чем мы в дальнейшем остановимся подробнее. С установлением современного более влажного и холодного климата произошло сокращение границ распространения средиземноморских элементов и, наоборот, усиление умеренных листопадных видов, в частности бука, начавшего вытеснять средиземноморские хвойные леса — процесс, до настоящего времени еще не закончившийся.

Третичные гигрофитные реликты и эндемики сохранились в пределах Средиземноморской области преимущественно там, где орографические условия обусловливали и обусловливают и сейчас значительность, равномерность и непрерывность осадков даже в периоды засушливого климата (например, атлантическое побережье Пиренейского п-ова, черноморское побережье Балканского п-ова, а также склоны

его, горных хребтов, западное Закавказье, северное побережье М. Азии).

Эти же данные говорят о том, что пояс вечнозеленой растительности, составляющий лишь часть средиземноморской флоры, в течение третичного и четвертичного периодов изменял свое протяжение под влиянием ухудшения условий влажности и температуры. Вследствие этого мы и наблюдаем наличие переходной флоры различных периодов, обозначаемой Гамсом как субсредиземноморская (submediterran), окружающей собственно средиземноморскую флору и образующей переходы к среднеевропейской флоре, чем объясняется трудность разграничения флор этих двух областей.

Чтобы закончить рассмотрение четвертичных палеоботанических данных, надо еще отметить, что они свидетельствуют о том, что в это время флора была уже образована в главной массе видами, характеризующими и современную флору, и что полные смены растительности если и происходили, то лишь в северных пограничных районах области и притом носили местный, но вполне совпадающий с среднеевропейскими сменами характер.

Подводя итоги обзору ископаемой флоры Средиземноморской области, мы должны прежде всего констатировать, что в конце мелового и начале третичного периодов флоры Средиземноморской области как таковой не существовало. Это обусловливалось двумя обстоятельствами. Во-первых, тем, что эта область, а также лежащая к северу часть Средней Европы находилась в пределах тропической зоны вследствие более северного, чем в настоящее время, прохождения экватора. Во-вторых, отсутствием или незначительными размерами горной преграды, впоследствии образованной Альпами, которая создавала бы такую резкую, не только орографическую, но и климатическую грань между флорами, лежащими к северу и югу от нее, как это имело место после олигоцена.

Бо́льшая изрезанность береговой линии Европы, чем в настоящее время, еще больше увеличивала ровность климата и его влажный характер, что обусловливало и однородные на значительном протяжении условия для обитания растений.

Эта флора, постепенно переходившая от субтропической в Ю. Европе в умеренно-субтропическую в Средней Европе до широты Англии, Бельгии, южной Германии, Швейцарии и далее на восток вплоть до Урала, сменялась на севере флорой широколиственных умеренных лесов.

Существование материковых связей между Европой и С. Африкой обусловило наличие сходных черт во флоре северной и южной частей Средиземноморской области, отразившихся на современном их флористическом составе.

Вместе с тем несомненно, что флора, занимавшая Средиземноморскую область в третичном периоде, составляла лишь часть широко распространенной флоры, территория которой простиралась до В. Азии и Калифорнии включительно, сопровождая береговую зону древнего Тетиса.

С конца эоцена и в олигоцене хребет Альп создает барьер, в дальнейшем все повышающийся, между Средней и Южной Европой. С миоцена еще более усиливается дифференциация флоры собственно Средиземноморской области, сохранявшей еще черты своего тропического происхождения, уже утрачивающиеся к северу от Альп и в В. Европе.

Вследствие этого, оценивая состав плиоценовой флоры по современному географическому распространению тождественных или близких видов, мы можем подразделить его на 4 элемента: макаронезийский,[1] средиземноморский,[2] восточноазиатский,[3] североамериканский[4] и умеренноевропейский.[5]

Второй вывод, к которому мы должны притти, сводится к тому, что флора Средиземноморской области на большей части своего протяжения развилась на месте, дифференцируясь из своего третичного ядра. В результате климатических изменений, трансгрессий моря, возникавших и исчезавших материковых связей происходили миграции видов, причем как в пределах самой области, так и в меньшей степени извне, из других, соседних флористических областей. Но нельзя рассматривать историю флоры Средиземноморской области, исходя исключительно из этих миграций, как будто они осуществлялись в пределы территории, совершенно лишенной флоры.

Третий вывод, который мы должны сделать, заключается в том, что вертикальная зональность растительности существовала во всяком случае с конца эоцена. Вследствие этого нельзя себе представлять, что средиземноморская флора того времени носила исключительно тропические черты и состояла лишь из вечнозеленых элементов. Последние были свойственны нижним поясам горных склонов, верхние же пояса были заняты растительностью умеренного типа с наличием древесных видов с опадающей листвой, как это имеет место и в современной тропической зоне. Здесь не может не возникнуть вопрос, каким образом эта умеренная флора оказалась на этих горных возвышенностях. Обычным ответом является отнесение этих умеренных элементов к «аркто-третичной флоре» Энглера, мигрировавшей из пределов современных арктических и северных широт Европы на юг в результате снижения температурных условий климата Европы. Очень легко убедиться, что такого рода объяснения являются в настоящее время противоречащими ряду фактов не только ботанико-географического, но и геологического и палеоклиматического характера.

Виды деревьев с опадающей листвой, как платан, орех, тополь, ива, каштан и др., входили в состав флоры современной Средиземноморской области уже с мелового и начала третичного периодов, когда никаких климатических изменений, которые могли бы вызвать массовую миграцию этой аркто-третичной флоры на юг, еще не существовало. Часть этих элементов, несомненно, выработалась на месте из состава местной флоры под влиянием изменений климатических условий горных

[1] Adianthum reniforme, Laurus canariensis, Persea indica, Oreodaphne foetens, Apollonias canariensis, Celastrus cassinoides, Ilex canariensis, Viburnum rugosum, Pleiomeris canariensis и др.

[2] Woodwardia radicans (так же Канарские о-ва), Callitris quadrivalvis (C. Brongniarti), Cupressus sempervirens, Abies cilicica (A. Ramesii), Smilax mauritanica (также Канарские о-ва), Ruscus hypoglossum, Chamaerops humilis, Populus euphratica, Carpinus orientalis, Quercus coccifera, ilex, suber, pubescens и др., Castanea vesca, Juglans regia, Pterocarya caucasica, Daphne pontica, Buxus sempervirens, Laurus nobilis, Acer laetum, aquifolium, monspessulanum, Aesculus hippocastanum, Staphylea pinnata, Cercis siliquastrum, Ilex balearica и aquifolium, Vitis, Paliurus aculeatus, Zizyphus Christii, Platanus orientalis, Punica granatum, Viburnum tinus, Fraxinus ornus, Phillyrea, Jasminum, Myrsine, Nerium oleander, Arbutus unedo, Prunus laurocerasus и др.

[3] Torreya nucifera, Cephalotaxus drupacea, Ginkgo biloba, Glyptostrobus heterophyllus, Bambusa mitis, Juglans Sieboldiana, Zelkova acuminata, Paeonia moutan, Cinnamomum camphora, Sterculia coccinea, Wistaria sinensis, Sapindus Mukorossi, Trapa bicornis, Vitis, Liquidambar, Paulownia imperialis и др.

[4] Sequoia sempervirens, Taxodium distichum, Pinus strobus, Sabal Adansoni, Juglans cinerea и nigra, виды Carya, Morus rubra, Myrica cerifera, Liriodendron tulipifera, виды Magnolia, Anona cherimolia, Sassafras officinale, Persea carolinensis, Robinia pseudocacia, Diospyros virginiana.

[5] Pinus silvestris и montana, Larix europaea, Picea excelsa, Abies pectinata, Phragmites communis, Polygonatum vulgare, Potamogeton acutifolius, виды Salix, Populus, Alnus, Betula, Carpinus, Corylus, Fagus, Quercus, Ulmus, Clematis vitalba, Prunus cerasus и avium, Acer campestre и pseudoplatanus, Rhamnus cathartica, Hedera helix, Cornus sanguinea и mas, Fraxinus excelsior, Vinca minor.

поясов, сопровождавших подъем горной цепи от Гималаев до Альп. Так, например, дуб, представленный и сейчас многочисленными видами в пределах Гималаев и входивший в таком же большом количестве видов в состав третичной флоры Ю. Азии, как это мы видели в отношении ископаемой флоры Индо-Китая и М. Азии, а также и Ю. Европы, образовал, несомненно, формы с опадающими листьями путем видоизменения вечнозеленых типов. Как мы уже отмечали (см. ч. I), наши дубы с опадающими листьями носят совершенно очевидные черты своего происхождения от вечнозеленых видов. Помимо отсутствия таких изменений климата, которые могли бы в эоцене и олигоцене вызвать перемещение растительных зон, так как здесь может итти речь о миграции целых флор, а не отдельных видов, еще и другие обстоятельства не дают возможности допустить проникновение этих умеренных элементов с севера на юг, в пределы Ю. Европы. Это, во-первых, наличие в это время здесь повсюду, даже у северного подножия Альп, флоры тропического и субтропического типов, сквозь которую проникнуть эта умеренная флора не могла, как она не может и в настоящее время проникнуть сквозь растительные формации равнинных территорий современных тропиков на склоны их горных возвышенностей.

Во-вторых, наличие уже в олигоцене хребта Альп, а также изолированность морем, до миоцена включительно, Балканского п-ова и Кавказа, а следовательно, и М. Азии, совершенно исключают возможность проникновения с севера в их пределы этой «аркто-третичной» флоры.

Все эти роды, как Acer, Platanus, Juglans, Quercus, Fagus, Castanea, Populus, Salix, Betula, Zelkova, Pterocarya и др., возникли, несомненно, не позже второй половины мелового периода. Их история, начиная с этого момента, точно так же, как и центры их возникновения, нам в большинстве случаев не известны и совершенно недостаточно изучены, между тем только в них лежит ключ к пониманию истории их миграций и нахождения в составе современных флор. Но все же для некоторых из этих родов, как Acer (Pax, 26; Пояркова, 33), Quercus, Juglans, весьма возможно, и Fagus (Вульф), наиболее вероятно возникновение их в пределах В. Азии (возвышенности Китая).

Очевидно, из центров происхождения этих родов произошло распространение и формирование здесь флоры, называемой А. Н. Криштофовичем тургайской, часть родов которой могла возникнуть, несомненно, в пределах территорий самой этой флоры. Отсюда эта тургайская флора мигрировала в пределы Европы, вытесняя голосеменных предшественников, и распространилась до современных арктических широт. В пределы же полуостровов Средиземноморской области эти роды могли проникнуть, по вышеуказанным соображениям, не с севера, а, как это указала еще Рейд (Reid, 15), с гор западного Китая, Тибета и с Гималаев по горным хребтам. Поэтому позднейшие взгляды монографа рода Acer Пакса, а также и Пояркова (l. c.) надо считать более приемлемыми, чем предположение Ярмоленко (38) о проникновении рода Acer из Азии южнее Урала, а отсюда на юг в пределы Кавказа и Ю. Европы, так как к тому времени, когда такая миграция с севера стала возможной, эти роды уже давно существовали в Средиземноморской области.

Распространение этих родов умеренной флоры в пределы Европы шло, следовательно, с востока на запад двумя путями: во-первых, через Урал и южнее его и, во-вторых, по системам горных хребтов от Гималаев до Альп и по северной окраине Тетиса, по Саянско-Алтайским хребтам. Если принять такое происхождение этих флористических элементов, то сохранение за ними названия аркто-третичных являлось бы полным искажением первоначального значения этого термина и лишало бы его какого-либо смысла.

Мы должны себе представить формирование современных растительных зон и поясов Средиземноморской области путем указанной выше дифференциации ее флоры и обогащения, с одной стороны, ксерофитными, с другой — умеренными элементами. Последние, мигрируя по горным хребтам, спускались с верхних поясов в пределы нижних, а также (но лишь во второй половине третичного и в четвертичном периодах) проникали с севера и получали, благодаря вымиранию тропических элементов, возможность широкого распространения и количественного увеличения. Типы миграции флористических элементов Средиземноморской области мы можем свести к следующим.

В пределах Средиземноморской области: 1) с запада на восток и с востока на запад в связи с вымиранием гигрофитных тропических элементов и распространением ксерофитов; 2) при заселении освобождавшихся от трансгрессий моря территорий; 3) из нижних поясов горных склонов в верхние по мере поднятия горных хребтов с выработкой горных форм и видов и обратно во время ледниковых периодов; 4) по горным хребтам Китая, Гималаев, Кавказа и др. к Альпам и обратно к хребтам Саянско-Алтайской системы, а также по меридиональным хребтам Аппенин, Динарским Альпам и др.; 5) по возникновении материковых соединений из С. Африки в Ю. Европу и обратно.

Извне: 6) в конце третичного и в четвертичном периодах, особенно во время ледниковых периодов, — из Средней Европы на юг; 7) во время межледниковых периодов и в послеледниковое время — из Средиземноморской области на север.

Посмотрим, дает ли изучение и анализ современных элементов флоры Средиземноморской области подтверждение этим выводам.

Пиренейский полуостров

Пиренейский п-ов отделен от остальной части Европы хребтом Пиренеев, высшие точки которого превышают 3000 м н. у. м.

Основной, центральной частью полуострова является система горных плато, достигающая в среднем 810 м н. у. м.; склоны последних образуют периферическую часть полуострова. Пиренеи, в главной своей части сформировавшиеся уже в плиоцене, отделены от этой центральной, возвышенной части полуострова низменностью бассейна р. Эбро. Вторая низменность в устье р. Гвадалквивир отделяет лежащие на юге полуострова Бетийские Кордильеры, представляющие собой продолжение африканского Атласа. Центральный массив — Мезета — является наиболее древней частью полуострова, представляя сочетание остаточных палеозойских (карбон) гор и мезозойских третичных плато, образовавшихся благодаря сбросам части этих древних возвышенностей. По периферии полуострова расположены третичные (эоцен-олигоцен), отчасти и меловые хребты: Кантабрийский, Бискайский — на севере, Каталонские — на северо-востоке, Андалузские — на юго-востоке.

Геологическая история Пиренейского п-ова протекала следующим образом. В нижнем карбоне первой поднялась над уровнем моря южная Португалия. В течение верхнего карбона весь Пиренейский п-ов, так же как и Марокко, с которым он составлял в то время единое целое, был охвачен горообразовательными процессами, превратившими его в горную страну. В дальнейшем, вследствие эрозии и сбросов, Мезета снизилась и стала доступной морским трансгрессиям. В мезозое (верхняя юра) происходит соединение Средиземного моря с Атлантическим океаном через долину Гвадалквивира. В нижнемеловую эпоху море отступает, а в верхнемеловую вновь заливает значительную часть Пиренейского п-ова. В палеогене трансгрессия моря еще более увеличивается, вследствие чего Мезета превращается в группу островов. В дальнейшем поднятие упомянутых хребтов объединило вновь эти острова в единую сушу. В миоцене прекратилось сообщение Атлантического океана с Средиземным морем через Гвадалквивир, но связь между ними существовала через Южно-Рифский пролив (Марокко). В нижнеплиоценовую эпоху Средиземное море сильно сократилось, но в верхнем плиоцене и квартере произошли большие сбросы, расширившие вновь область моря, отделившие Балеарские и Питиусские о-ва от Испании и давшие начало Гибралтарскому проливу. Таким образом, еще до относительно недавнего времени существовала связь Пиренейского п-ова с Африкой.

Пиренейский п-ов отличается крайним разнообразием своих климатических условий. В то время как береговая зона полуострова и Берийская низменность характеризу-

ются влажным климатом, центральной его части свойственны сильно континентальные, засушливые условия. В климатическом отношении Пиренейский п-ов может быть подразделен на 4 зоны. 1. Зона центральной части полуострова, охватывающая систему центральных горных плато, бо́льшую часть бассейна Эбро и Наваррско-арагонские возвышенности. Климатические условия резко континентальные: зима — холодная, лето — жаркое; сильное колебание температуры, падающей местами до —10.7°. Осадки в количестве 275—561 мм выпадают в главной массе в мае и ноябре, а в небольшом количестве также и в июне. 2. Североатлантическая зона, к которой относится северное побережье полуострова, северный склон горного плато, Галисия и Португалия до устья р. Тайо. В противоположность предыдущей, этой зоне свойствен влажный воздух, незначительные температурные колебания, мягкие зимы и большее количество осадков. Абсолютные минимумы температуры бывают не ниже —7°. В наиболее богатом осадками районе Опорто количество их превышает 1300 мм; выпадают они преимущественно зимой. 3. Южноатлантическая зона охватывает южную Португалию, Андалузию, южную часть провинции Мурсиа и Аликанте. В климатическом отношении характеризуется жарким и сухим летом, мягкой и теплой зимой, во время которой, с ноября до марта, выпадает наибольшее количество осадков. Общее количество осадков достигает приблизительно 400 мм. Температура в береговой полосе редко падает ниже нуля, вследствие чего морозы и снег здесь почти неизвестны. 4. Средиземноморская зона, в которую входят береговые провинции — Валенсия, Кастеллон, Тарагана, Барселона и Герона. Климатические условия этой зоны являются типично средиземноморскими, схожими, хотя и более теплыми, с таковыми южной Франции. Абсолютные минимумы не достигают —3°, количество осадков равняется 400—570 мм.

Указанные климатические условия характеризуют нижний пояс горных склонов. Они изменяются в зависимости от высоты места над уровнем моря. На Пиренейском п-ове можно установить 5 горных поясов: 1) нижний пояс — от 0 до 800 м н. у. м., средняя годовая температура 20—17°; 2) горный пояс — от 800 до 1650 м, средняя температура 16—9°; 3) субальпийский пояс — от 1650 до 2000 м, средняя температура 8—4°; 4) альпийский пояс — от 2000 до 2850 м, средняя температура 3—0°; 5) пояс вечного снега — от 2850 до 3554 м, средняя температура ниже 0°.

С разнообразием орографических, климатических и почвенных условий связано чрезвычайное разнообразие растительности. Под влиянием Атлантического океана западное побережье полуострова имеет очень влажный воздух и свыше 1000 мм осадков, а на возвышенностях Серра-да-Эстрелла их выпадает до 3000 мм. Соответственно этому здесь климат приобретает океанический характер, а растительность не имеет типичного средиземноморского облика. Она приближается к типу влажных субтропиков, представляя собой прошлое средиземноморской флоры с обликом, который она имела в третичном периоде. Это — район лесов из пробкового дуба, характеризующийся чрезвычайным разнообразием связанных с ним видов. Это — настоящий третичный лес, не утративший еще своего богатства форм.

Маквис, под которым понимают формацию вечнозеленых кустарников, приобретает здесь характер леса, каким он, очевидно, и был повсеместно в пределах Средиземноморской области при более влажных условиях климата третичного периода и до воздействия человека на ее растительность. Шода (Chodat, 09) в великолепных описаниях своих экскурсий по Испании и Португалии дает такую характеристику этому лесу в окрестностях Сиерра-Аррабида в южной Португалии. «Узкой тропинкой мы пересекаем самый удивительный маквис, какой только можно увидеть в Европе. Это сначала кустарник — новый маквис, но маквис Корсики — густой и непроходимый; дальше кусты увеличиваются в высоту; это уже небольшие деревья, а затем это уже деревья в 4—6 метров. Трудная дорога идет, к счастью, в тени переплетенных крон деревьев, образующих густой свод зелени. И когда подумаешь, что этими деревьями являются мирты (Myrtus communis), вечнозеленая калина (Viburnum tinus), фисташки (Pistacia lentiscus), филлирея (Phillyrea latifolia), земляничное дерево (Arbutus unedo), своим количеством и массой подавляющие лузитанский и пробковые дубы, это кажется неслыханным, невероятным... Здесь это настоящий девственный лес с деревьями, достигающими от 5 до 8 метров высоты и со стволами в 65 см в обхвате ... Нам казалось, что мы перенеслись на один или два геологических периода назад, когда климат и влажность были достаточны, чтобы растения, входящие в состав маквиса, могли образовать лес. Сиерра-Аррабида, нам кажется, сохранила один из последних, если не последний остаток доледникового леса Ю. Европы».

Здесь, среди этого изобилия растительности, растет и понтийский рододендрон (Rhododendron ponticum ssp. baeticum), сопровождаемый местами редким растением Polygala microphylla, являющимся единственным представителем отдельной секции этого рода, атлантическим папоротником — Davallia canariensis и другими растениями, связанными с влажными условиями климата Канарских о-вов.

Самая южная оконечность Португалии Альгарва и западное побережье Андалузии также имеют еще субтропический климат и растительность, но дальше к востоку за Гибралтаром, от Эстераны до Альмерии, под влиянием горячих ветров, дующих из Африки, климат становится самым жарким и сухим на Пиренейском п-ове. Здесь вдоль побережья тянутся гариги, томиллары и каменистые пустыни. Дальше вдоль побережья, вследствие большей влажности климата, растительность приобретает средиземноморские

черты, но тем не менее бо́льшая часть гигрофитных элементов атлантического побережья здесь уже отсутствует.

С удалением в глубь полуострова ксерофитизация флоры все более и более усиливается и вместе с тем увеличивается процентное отношение умеренных элементов. Такая же смена характерна и для растительных поясов горных возвышенностей. Горные хребты Пиренейского п-ова сформировались раньше Альп, вследствие чего смена субтропических элементов умеренными, с подъемом в горы и удалением от береговой зоны в пределы центральных плато, является здесь отражением не современных условий обитания: она существовала здесь уже в третичном периоде, получив в настоящее время бо́льшую выраженность.

Благодаря этому чрезвычайному разнообразию экологических условий и изолированности Пиренейского п-ова от остальной части Европы, флора его отличается исключительным богатством видов и многочисленностью эндемичных элементов.

Согласно Вилькомму (Willkomm, 96), флора Пиренейского п-ова образована 5400 видами высших растений. Учитывая устарелость этого подсчета и далеко не полную изученность флоры полуострова, можно безошибочно принять видовой состав равным в круглых цифрах 6000. Из числа учтенных Вилькоммом видов 1465 были эндемичны для полуострова, причем только 221 общего количества и 179 эндемичных видов растут в Португалии и отсутствуют в Испании. Фитоценозы, в которые объединяются эти виды, являются тождественными с таковыми других областей Средиземноморской области, но имеются и свои характерные для полуострова формации. К числу таковых относятся томиллары, характеризующиеся преобладанием губоцветных (Tomillares от tomillo — тимиан) и ладанников (Jarales от испанского Jara, виды Cistus), представленных здесь исключительным многообразием видов и форм и занимающих площади громадного протяжения.

В биологическом отношении для флоры Пиренейского п-ова характерно исключительное преобладание многолетних видов, образующих $^2/_3$ ее состава. Из деревянистых растений примерно половина (около 500 видов) относится к числу вечнозеленых. Очень характерно массовое произрастание многообразных кустарников и полукустарников семейства Chenopodiaceae (типа Salicornia и Salsola), получивших сильное развитие и занимающих большие пространства на засоленных почвах и в пустынных местностях полуострова.

Эти галофитные формации являются, несомненно, древней составной частью растительности Пиренейского п-ова. Об этом свидетельствует не только большое количество средиземноморских и атлантических видов, приуроченных в своем распространении к береговой полосе побережья Средиземного моря, но и наличие в составе этой флоры своих многочисленных эндемичных элементов и форм,[1] растущих как на солонцах, так и на прибрежных песках и скалах. Эти формации, несомненно, послужили центрами возникновения ареалов для ряда видов, распространившихся отсюда на восток вдоль морских побережий Средиземноморской области и явившихся одним из элементов формирования пустынных флор, в такой же степени, в какой средне- и переднеазиатские ксерофиты при распространении на запад явились элементами формирования западносредиземноморской флоры.

В отношении географического распространения этой галофитной флоры мы находим в специально посвященном ей исследовании Вилькомма (Willkomm, 52) следующие группировки видов: примерно $^1/_3$ образуют виды, присущие только Пиренейскому п-ову; к остальным $^2/_3$ видов относятся виды, распространенные помимо Пиренейского п-ова: 1) по всей Средиземноморской области, 2) только в ее юго-

[1] Например, Erodium sabulicolum f. acaule, Sagina sabuletorum, Silene hirsuta f. sabuletorum, Cakile monosperma, Iberis procumbens, Koeleria albescens, K. cantabrica, K. maritima и др.

западной части (Корсика, южная Италия, Сицилия, Балеарские о-ва, С. Африка), 3) только в С. Африке и Аравии, 4) в восточной части Средиземноморской области (Греция, Крит, Кипр, М. Азия, Сирия, Палестина), 5) присущие атлантической части Европы и Африки.

Распространение этих видов в пределах Пиренейского п-ова находится в теснейшей зависимости от условий температуры и влажности, вследствие этого относительно небольшое число галофитов, широко распространенных в Европе, все более и более убывает по направлению к югу.[1] Мы имеем здесь, несомненно, виды, возникшие в пределах Пиренейского п-ова, а отсюда распространившиеся на восток до Средней Азии и на север до Средней и Восточной Европы, и, наоборот, виды восточной или южной (С. Африка) частей Средиземноморской области, распространившиеся на запад до Испании.

Видовой состав флоры Пиренейского п-ова носит выраженно средиземноморский характер. Согласно данным Вилькомма, установленное им общее число в 5400 видов флоры полуострова можно подразделить на следующие группы видов.

1. Эндемичные	1465
2. Средиземноморские[2]	1583
3. Распространенные по всей Европе или только до Средней Европы, бо́льшая часть которых растет и в пределах Средиземноморской области	1869
4. Общие только с атлантическими островами[3]	16
5. Общие только с С. Африкой	467
	5400

Высокий процент эндемичных видов, составляющих около 1/4 всей пиренейской флоры, объясняется изолированностью полуострова хребтом Пиренеев от остальной Европы. При этом в числе этих видов имеются многочисленные неоэндемики, но также и палеоэндемики с очень ограниченным ареалом распространения. Эти эндемики имеют средиземноморское происхождение, вследствие чего вся пиренейская флора носит выраженный средиземноморский характер. Даже виды, распространенные по всей Европе или до Средней Европы, в большинстве случаев растут и в пределах Средиземноморской области, откуда они и начали в послеледниковое время распространяться на север.

Большое количество видов, общих с С. Африкой, объясняется существовавшей еще в плиоцене непосредственной связью между Африкой и Пиренейским п-овом. Незначительное количество видов, общих только с атлантическими островами, является результатом, во-первых, давней изоляции последних, во-вторых, вымиранием этих влаголюбивых видов на Пиренейском п-ове, где для их обитания сохранились благоприятные условия только на узкой полосе атлантического побережья. Число гигрофитных элементов на полуострове в третичном периоде было, конечно, значительно больше, чем сейчас, что легко объ-

[1] В качестве примера интересных ареалов этих галофитных видов можно указать на Eurotia ceratoides — Испания, Средняя Азия, откуда она распространилась до Средней Европы; Kochia prostrata — Испания, Западная и Средняя Азия, В. Европа; Salsola xylon articulatum — Испания, С. Африка; Anabasis articulata — южная Испания, С. Африка, Аравия.

[2] Из них в европейской части Средиземноморской области — 1535, а в азиатской (Аравия, Палестина, Сирия, М. Азия, Армения, Месопотамия, Иран) — 48. Общих только с Францией — 218; общих только с Балеарскими о-вами — 16 видов.

[3] Виды, распространенные на Пиренейском п-ове только в пределах западного, атлантического побережья, следующие: Trichomanes radicans, Asplenium palmatum, Davallia canariensis, Phalaris brachystachys, Luzula purpurea, Myrica faya, Alternanthera achyrantha, Erigeron Gouani, Echium candicans, Myosotis maritima, Statice ovalifolia, Erythraea scilloides, Psoralea dentata, Corema album, Spergularia azorica, Ilex perado.

ясняется как общим уменьшением влажности климата, так, в частности, и тем, что, как мы уже указывали, через современную долину Гвадалквивира Атлантический океан соединялся с Средиземным морем. Этот морской пролив отделял Андалузию и Мурсию от остальной части полуострова. С превращением его в сушу условия влажности климата этой части, а возможно и всего полуострова, должны были резко измениться. В результате этой связанности южной части полуострова с Африкой и разобщенности ее от северной части должны были возникнуть два видообразовательных центра.

Впоследствии, с осушением низменности Гвадалквивира, границы между видами различного происхождения стушевались, хотя более тщательный анализ флоры Пиренейского п-ова, несомненно, выявил бы эти две различные линии происхождения.

Былая связь флор Испании и С. Африки выявляется в ареалах ряда видов. Так, например, редкое растение, произрастающее на юге Испании до высоты 2700 м (Гранада, Альмерия), — Platycapnos saxicola из семейства Fumariaceae и кустарниковидный, сходный по внешнему виду с эфедрой (Galium ephedroides), растут в С. Африке (Алжир, Марокко). Испанские местонахождения этих видов представляют собой северный предел их распространения. Небольшая кустарниковая вишня (Cerasus prostrata), найденная впервые в Сирии, Ливане (La Billardière), а затем на Крите, растет также и в южной Испании (Гранада). Разрозненность этих местонахождений получила объяснение, когда это растение было найдено в С. Африке — Марокко, Алжир, Тунис (Willkomm, 84). К этим связям мы еще вернемся при рассмотрении истории североафриканской флоры.

Как указал Шода, громадный эндемизм пиренейской флоры, богатство ее видами и значительное преобладание западносредиземноморских видов могут быть объяснены, если допустить, что Пиренейский п-ов является лишь обломком более крупного материка, остатками которого являются также некоторые из близлежащих островов Атлантического океана. Он рисует следующую картину видоизменения флоры Пиренейского п-ова. Во время эоцена или олигоцена или даже еще позже него растительность должна была группироваться в следующих зонах.

1. Зона приморских солончаков.

2. Прибрежная зона, которая в одних частях, так же как и в настоящее время, была жаркой и сухой, в других же, наоборот, — влажной. В пределах первой произрастали драцены и ксерофитные пальмы (Phoenix, Chamaerops humilis), колючие кустарники (Sonchus cervicornis, Hypericum balearicum, Callitris quadrivalvis, Astragalus poterium и др.). На скалах, как теперь на Канарских о-вах, должны были расти древовидные молочаи типа Euphorbia dendroides. В пределах же влажной зоны, как и сейчас, были сосредоточены благородный лавр, понтийский рододендрон, Ilex perado, Myrica faya с папоротниками: Woodwardia radicans, Asplenium reniforme и hemionotis, Davallia canariensis и др.

3. Горная зона еще гигрофитная, с древовидным маквисом, аналогичным тому, который, как мы видели, и сейчас растет на Сиерра-Аррабида.

4. Зона горных ксерофитов, гарига, лежавшая выше границы скопления туч (Cistus, Erica, Quercus coccifera, Genista, Thymus и др.).

5. Субальпийская зона, по происхождению своей флоры тесно связанная с средиземноморской флорой (Ericaceae, Adenocarpus, Ulex, Genista, Arenaria, Viola, Aethionema, Lepidium, Berberis, Artemisia, Santolina и др.).

Позднее, в плиоцене, температура понижается, вследствие чего не только усиливается ксерофитизация флоры в результате физиологической сухости, но и существовавшие ксерофитные формации утрачивают часть своих элементов. Так, вымирает драконовое дерево — Dracaena, уцелевшее в настоящее время в двух сильно разобщенных участках своего бывшего ареала — на Канарских о-вах и на о. Сокотра; исчезают кактусовидные молочаи, последним представителем которых в современной флоре Пиренейского п-ова остается обитающая на скалах Валенсии, Балеарских о-вов и в северной Италии (Лигурия) Euphorbia dendroides.

Прогрессирует уменьшение влажности климата, в результате чего гигрофитные вечнозеленые леса спускаются в более низкие пояса горных склонов и сохраняются лишь в немногих местах, где им благоприятствуют условия влажности воздуха.

Образовывавшие леса элементы маквиса почти повсеместно переходят в подлесок, чтобы в дальнейшем, с уничтожением верхнего яруса защищавшего их леса, превратиться в кустарниковую формацию, обедневшую гигрофитными видами.

Высокогорная растительность получила, наоборот, возможность более широкого распространения. С Пиренеев она перешла на плато центральных возвышенностей, вплоть до Сиерры-Невады. Она частично спустилась в нижние пояса гор, войдя в состав растительности гариг и пустынных формаций (деспобладос).

Во время ледникового периода растительность Пиренейского п-ова подвергалась относительно незначительным изменениям, о чем может свидетельствовать небольшое количество видов, проникших с Альп на его возвышенности.

Южная Франция

Флао (Flahault, 37) в посмертно изданной книге, посвященной Средиземноморской области Франции, относит к ней только ту часть французского побережья Средиземного моря, где господствует типично средиземноморский климат. Это будет пояс обитания каменного дуба (Quercus ilex), начинающийся на высоте 350—400 м и доходящий до 1100—1500 м н. у. м. Этот вечнозеленый дуб является во Франции господствующим видом повсюду, где климат имеет средиземноморский характер. Вследствие этого Флао исключает из пределов этой области, с одной стороны, береговую полосу с галофитной растительностью, с другой же — вышележащий верхний пояс горных склонов. Вполне естественно, что с повышением над уровнем моря климатические условия горных склонов изменяются вследствие выпадения большого количества осадков и более равномерного распределения их в течение года; поэтому каменный дуб нигде не доходит до вершин гор, сменяясь лесами из листопадных видов, в которых большую роль играют Quercus pubescens, а выше Q. robur, а также бук и каштан, местами сменяющиеся пихтовыми или сосновыми лесами (Pinus silvestris).

Как мы уже выше отметили, выделение части горного склона на основании характерных для нее климатических условий, способствующих произрастанию одного или немногих видов деревьев, в самостоятельную флористическую область является для нас совершенно неприемлемым. Флора солончаковой береговой зоны в значительной своей части образована древними родами и видами, возникшими в пределах Средиземноморской области и являющимися неотъемлемой частью ее флоры. Если же взять в качестве критерия не один Quercus ilex, а всю совокупность сопровождающих его видов, то кажущиеся

автору ясно очерченные верхние границы Средиземноморской области сразу исчезнут.

Вместе с Quercus pubescens, древним элементом средиземноморской флоры, растет и самшит (Buxus sempervirens), Coronilla emerus, Lavandula vera и, конечно, большое число травянистых видов средиземноморской флоры. С началом пояса бука исчезают средиземноморские виды. В этих лесах растут уже настоящие бореальные элементы, как голубика (Vaccinium myrtillus), малина (Rubus idaeus), бузина (Sambucus racemosa), но растет также и падуб (Ilex aquifolium), являющийся остатком третичной флоры Средиземноморской области. Но если кверху и книзу от средиземноморского пояса Флао средиземноморская флора еще не исчезает, то и в пределах самого средиземноморского пояса по долинам рек спускаются листопадные виды, которые он относит к среднеевропейской области.

Как неоднократно указывалось, для нас растительные области определяются историей их флоры, вследствие чего и во Франции флора горных склонов от побережья Средиземного моря и до их вершин теснейшим образом связана рядом последовательных переходов, которые существовали и в третичном периоде. Примесь более поздних иммигрантов с севера не нарушает целостности этой флоры и заставляет относить ее целиком к средиземноморской флоре с подразделением на ряд поясов.

Что касается протяжения Средиземноморской области во Франции с запада на восток, то она ограничена на западе Пиренеями, а на востоке Приморскими Альпами. Флао подразделяет ее на три района: западный район, прилегающий к Пиренеям и испанской границе и охватывающий Русильон и Нижние Корбьеры, центральный — занимающий Нижний Лангедок до нижней части бассейна Роны, и восточный район, к которому относятся Прованс и собственно французская Ривьера до итальянской границы.

Климатические условия и растительность этих районов типичны для Средиземноморской области, соответствуют той общей характеристике, которую мы дали выше, так что мы можем на них особо и не останавливаться.

Этот типично средиземноморский характер климата сказывается и в составе флоры. Согласно Флао, флора пояса каменного дуба содержит около 50% средиземноморских видов.

Браун-Бланкэ (Braun-Blanquet, 37) указывает на то, что свыше трети этих средиземноморских видов найдено в ископаемом состоянии в третичных отложениях Средиземноморской области. Они составляют аутохтонную часть средиземноморской флоры. Несомненно, что число этих аутохтонных элементов значительно выше, так как, конечно, лишь меньшая их часть сохранилась в ископаемом состоянии.

Французское побережье Средиземного моря явилось одним из главных убежищ, где уцелела в течение ледникового периода третичная флора. Видам последней, распространенным только в Средиземноморской области и редким в Нижнем Лангедоке, посвящена большая работа Дикинсон (Dikinson, 34; 36). В этой работе рассмотрено 96 видов, распространенных в настоящее время по всей Средиземноморской области, 26 видов, растущих в ней только к западу от Балканского п-ова, и 18 видов, ограниченных в своем распространении северо-западной частью побережья Средиземного моря и его островов. Таким образом, из этих изученных 140 видов 68% распространены по всей Средиземноморской области, свидетельствуя о том, что прежде флора была более однородной, чем в настоящее время.

О третичном происхождении говорят их систематическая изолированность, разорванные ареалы, произрастание не только на материке, но и на островах — Балеарских, Тирренского моря и в Сицилии, отделившихся от материка, как мы дальше увидим, уже во второй половине третичного периода, а также несомненно реликтовые, изолированные обитания их в южной Франции.[1] Нанесение автором на карту местонахождений этих редких растений обнаружило обитание их группами и колониями, приуроченными к защищенным от северных ветров местам. Это говорит также о реликтовом характере упомянутых место-

[1] В одном только местонахождении в Нижнем Лангедоке найдены Sternbergia aetnensis, Ophrys speculum, Iris xiphium, Cyclamen balearicum; в двух-трех местонахождениях: Parietaria lusitanica, Euphorbia pityusa, Cistus ladaniferus.

обитаний, исключает предположение о случайном их заносе и свидетельствует об общей всем видам каждой колонии истории. Такие же реликтовые третичные колонии термофильных растений указывает Браун-Бланкэ (Braun-Blanquet, 23) для лежащих севернее Севенн. Но в противоположность этим колониям третичных реликтов, разорванные ареалы которых образовались в результате похолодания климата во время ледникового периода, здесь же, в Нижнем Лангедоке, имеются колонии растений, представляющих собой остатки видов более северного и горного происхождения, распространившихся во время одной из плювиальных эпох.

Фирбас (Firbas, 32) на основании исследования ископаемой пыльцы из торфяных болот с возвышенности Монталь (1300 м н. у. м.) в южных Севеннах установил, что после отступания ледника во время возникновения этого торфяного болота господствующим лесным видом была береза, сейчас очень редкая в лесах центрального массива Франции. К ней в небольшом количестве уже примешивался дуб, по всей вероятности Quercus sessiliflora, и орешник (Corylus avellana). С дальнейшим потеплением дуб вытеснил березу, впоследствии же дуб был вытеснен буком.

Весьма важным обстоятельством является нахождение в древнейших слоях торфа вместе с пыльцей березы также и пыльцы вереска, повидимому, Erica arborea, характерного средиземноморского растения. Это заставляет предположить, что ниже по склону должны были существовать во время ледникового периода леса из каменного дуба (Quercus ilex). Браун-Бланкэ (Braun-Blanquet, 32) высказывает предположение, что в это время леса этого вечнозеленого дуба должны были занимать защищенные, теплые места. Господствующими же видами в лесах нижних поясов горных склонов были пушистый дуб (Quercus pubescens) и сосны (Pinus silvestris и P. nigra ssp. Salzmani), существующие еще и сейчас, но имеющие здесь ограниченный ареал распространения.

Когда установились современные климатические условия, Quercus ilex стал господствовать в этом поясе. Горные же виды, спустившиеся во время ледникового периода с вершин хребта, вымерли, оставив колонии ледниковых реликтов. Это будут или лесные виды, входившие некогда в состав лесов из Quercus pubescens, когда последние, как мы видели, покрывали почти весь Нижний Лангедок, или луговые виды, или, наконец, водные растения, приуроченные к лесным болотцам.

Италия

Аппенинский п-ов, отделенный от Средней Европы Альпами, вдается в пределы Средиземного моря в направлении с северо-запада на юго-восток. На юге он не доходит до Африки всего на 150 км, на юго-востоке всего 73 км отделяют его от Балканского п-ова. Крайний северный пункт его лежит на 47° 50′, а южный — на 37° 55′ с. ш.; если же учесть прилегающие острова, то на юге границей Италии надо считать 35° 47′ с. ш. По долготе Аппенинский п-ов лежит между 6° 33′ и 8° 31′ в. д. от Гринвича. Таким образом, флора Италии занимает территорию, простирающуюся с севера на юг на 12°, что не могло не отразиться и на ее составе.

В орографическом отношении Италия представляет собой горную страну, только одна треть поверхности которой занята равниной. Горы образованы двумя орографически различными горными системами: Альпами, южный склон которых может быть отнесен к области Средиземного моря, и Аппенинами, тянущимися вдоль всего полуострова и имеющими свое продолжение на лежащих к югу островах.

Протяжение Аппенин с севера на юг равняется 1500 км. Высшая их точка достигает 2914 м. Большей высоты достигает лишь Этна Сицилии (3274 м). Многочисленные горные проходы перерезают этот горный хребет. Совершенно изолированными от него в результате образования Мессинского пролива являются горные хребты Сицилии, представляющие продолжение Аппенин.

Иное, вулканическое происхождение имеют еще и сейчас действующие вулканы — Везувий близ Неаполя, Стромбали на острове того же названия, входящем в группу Липарских о-вов, и Этна в Сицилии.

В олигоцене море покрывало всю Италию; в дальнейшем часть Аппенинского п-ова, лежащая между Тосканой и Абруццой, продолжала оставаться погруженной под водами моря. На поверхности последнего выступали в виде дуги островов, окружавших Тирренское море, Альпы, Лигурия, Апуанские Альпы, центральная и южная части полуострова, Сицилия, Сардиния и Корсика.

В течение первой половины третичного периода, благодаря сильной регрессии Средиземного моря, превратившегося в ряд рукавов и проливов, острова Тирренского моря объединились промежуточной сушей, образовав материк (см. ниже). В плиоцене море вновь заливает Ломбардскую низменность, южную часть Италии и Сицилию, нарушая связь с Африкой.

Для дальнейших ботанико-географических выводов важно отметить, что, согласно Штаубу (38), Аппенинский хребет в западной своей части (район Генуи) является непосредственным продолжением Альп и идет далеко к югу, проходя через Корсику, Сардинию и Эльбу. Начиная же от Флоренции к Риму, Апулии и Калабрии тянется другая гряда собственно Аппенин, сходящаяся снова с альпийской дугой между Сардинией и Тунисом (Мазарович, 38).

К востоку от Италии предполагают существование суши, называемой Адриатидой и соединявшей Италию с Далмацией. В конце неогена обрушиваются и погружаются древние массивы, что приводит к образованию Тирренского и Адриатического морей и разъединению Италии и Балканского п-ова. Остатками указанного соединения могут считаться г. Гаргано в Апулии (Италия), о. Тремити и другие острова Адриатического моря.

Климат большей части Италии выраженно средиземноморский, варьирующий в зависимости от широты места и местных условий. Так, в то время как на севере Италии средняя годовая температура равна 12.8° (Виченца), на юге в Неаполе она равна 15.8°, а в Палермо 17.3°. Крайние годовые минимумы близ Виченцы достигают 14°, в Неаполе 4.5°, в Палермо 1.9°.

В отношении распределения осадков имеются там же три различных видоизменения средиземноморского типа: 1) осенний главный максимум, весенний второй максимум, летний основной минимум и зимний второй минимум; 2) уменьшение весеннего максимума в пользу увеличения осеннего максимума; 3) лишь один максимум, приуроченный к началу зимы; лето очень сухое (южная Италия, Сицилия).

Среднее годовое количество осадков также варьирует: в альпийском и субальпийском поясах оно составляет 1490 мм, в долине По—940 мм, в центральной части полуострова 1170 мм, на адриатическом побережье — 780 мм, на средиземноморском побережье — 860 мм и, наконец, на островах 610 мм.

Энглер, согласно вышерассмотренному его принципу, относил к Средиземноморской области лишь низменную, береговую зону Италии, присоединяя к среднеевропейской флористической области ее горные хребты Апуанских Альп и Аппенин. Фиори (Fiori, 08) с полным основанием отказался от такого противоречащего истории развития флоры Италии подразделения и отнес всю Италию к югу от Альп — к Средиземноморской области.

В новейшей работе, посвященной ботанико-географическому положению и делению Италии, к которой мы не раз еще будем возвращаться, Адамович (Adamović, 33) точно так же не считает возможным относить береговую зону и горные хребты, составляющие с ней неразрывное целое как в орографическом, так и флористическом отношении, к различным флористическим областям, считая их целиком относящимися к Средиземноморской области. Но в противоположность Энглеру, относившему долину По к Средиземноморской области, Адамович выделяет ее из состава последней как имеющую по сравнению с остальной частью Аппенинского п-ова континентальный климат и действительно флору среднеевропейского типа.

Адамович считает, что граница между Средиземноморской и Среднеевропейской областями должна определяться: 1) северной границей распространения средиземноморских видов и растительных формаций; 2) южной границей распространения среднеевропейских и вообще северных видов. Последние в пределах Италии представлены арктически-циркумполярными видами, южная граница распространения которых не переходит за пределы Альп, евразиатскими горными видами, точно так же ограниченными в своем распространении на юг Альпами, и, наконец, эндемичными альпийскими элементами, в средиземноморских продолжениях этой горной системы, как правило, не растущих.

Обе эти флористические границы являются вполне постоянными, характерными для указанных группировок флористических элементов, и, опираясь на них, Адамович приходит к утверждению, что вся Италия к югу от долины р. По относится к Средиземноморской области.

Численность видов флоры Италии должна быть в круглых цифрах определена в 6000, включая папоротникообразные. Согласно Адамовичу, 2985 из них являются средиземноморскими и 1013 эндемичными. Последнее число должно быть увеличено примерно еще на 500 видов, если к флоре Италии отнести виды, произрастающие в итальянской части Альп. Многие из эндемичных видов имеют ограниченное распространение и приурочены к отдельным флористическим зонам Италии.

Средиземноморские элементы подразделяются Адамовичем на 6 групп.

1. Собственно средиземноморские элементы (Eumediterrane Elemente), к которым относятся виды, распространенные в пределах Средиземноморской области от Испании до М. Азии включительно.[1] В Италии, согласно Адамовичу, таких видов и разновидностей 761.

2. «Новосредиземноморские» элементы (Neomediterrane Elemente), представленные видами, имеющими основным ареалом своего распространения Средиземноморскую область, но растущие также и вне ее, например, в Альпах, в области Дуная и других местах в пределах Средней Европы.[2] Редкость их местообитания и незначительный размер ареалов говорят об их недавнем, очевидно, послеледниковом распространении из Средиземноморской области на север, чем объясняется и данное им Адамовичем весьма неудачно название новосредиземноморских. Эта группа видов генетически не отличается от предыдущей и должна быть присоединена к ней. Таких видов в составе флоры Италии имеется 492.

3. Северосредиземноморские элементы (Nordmediterrane Elemente) объединяют виды, распространенные в пределах лишь северной части Средиземноморской области, т. е. в пределах лишь Ю. Европы. Таких видов в Италии имеется 159; если к этому числу добавить еще 60 видов, растущих только в южной Франции и Италии,[3] то число этих элементов надо принять в 219.

4. Восточносредиземноморские элементы (Ostmediterrane Elemente), которые могут быть подразделены на две категории. К первой будут относиться виды, распространенные от Италии на восток по всей территории этой части Средиземноморской области в смысле Энглера; во второй — виды, растущие только в Италии и Малой Азии.[4] Первую категорию элементов Адамович обозначает как балканские элементы и насчитывает их 613, вторую — как левантинские элементы, насчитывая их 35. Всего восточносредиземноморских элементов во флоре Италии получается, таким образом, 648.

5. Южносредиземноморские элементы (Südmediterrane Elemente), к которым должны быть отнесены виды, растущие в пределах С. Африки от Атлантического океана и до Аравии. Часть из них произрастает кое-где и в пределах европейской части Средиземноморской области, занимая изолированные, небольшие ареалы.

[1] Pinus pinea и P. halepensis, Juniperus oxycedrus, Arundo donax, Ornithogalum tenuifolium, Allium ampeloprasum, A. margaritaceum и A. moschatum, Ruscus hypophyllum, Smilax aspera, Narcissus Jonquilla и N. tazetta, Iris germanica, Orchis fragrans, O. provincialis, Quercus suber и Q. ilex, Celtis australis, Ficus carica, Arceuthobium oxycedri, Cistus monspeliensis, Nigella damascena, Spartium junceum, Jasminum fruticans и др.

[2] Сюда отнесены также обычные для Средиземноморской области растения, как: Ceterach officinarum, Adiantum capillus Veneris, Pinus nigra s. lat., Arum maculatum, Gagea pusilla, Ornithogalum nutans и O. pyrenaicum, Allium flavum и A. siculum, Asphodeline lutea, Ruscus aculeatus, Tamus communis, Glaucium flavum, Colutea arborescens, Buxus sempervirens, Verbascum phlomoides.

[3] Colchicum neapolitanum и C. provinciale, Fritillaria delphinensis, Crocus versicolor, Vicia Selloi, Linaria monspessulana.

[4] Pteris longifolia, Melilotus libanotica, Astragalus alopecuroides.

К числу таких видов относятся, например, растущие, кроме С. Африки и Италии, виды: гвоздика (Dianthus virgineus, южная Франция), зверобой (Hypericum aegyptiacum, Ионические о-ва), вика (Vicia altissima, Далмация), Tetraclinis articulata (южная Испания). В тех случаях, когда вид в Ю. Европе занимает больший ареал, чем в С. Африке, Адамович относит его к восточносредиземноморским видам, например, Ranunculus monspeliacus (Алжир, Испания, южная Франция, Италия), Leontodon cichoraceus (Алжир, Крит, Греция, Италия). Всех видов, относящихся к этой группе, в Италии насчитывается 159.

6. Западносредиземноморские элементы (Westmediterrane Elemente), ограниченные в своем распространении С.-З. Африкой, Пиренейским п-овом, Балеарскими о-вами и южной Францией. Их в Италии имеется 305. Но, помимо того, имеется еще 33 вида, растущих, кроме Италии, только на Пиренейском п-ове и Балеарских о-вах, и 61 вид, растущих только на Балеарских о-вах и в Италии. Общее число этих элементов в Италии составляет 429 видов.

Объединяя все эти средиземноморские элементы с эндемичными видами, мы приходим к заключению, что не менее $^3/_4$ флоры Италии носит средиземноморский характер. Но для того чтобы понять генетические соотношения ее флоры, необходимо рассматривать ее не изолированно, а вместе с флорами островов Средиземного моря, а также Балканского п-ова и С. Африки, на которых мы сейчас и остановимся.

Балеары и острова Тирренского моря

В 1883 г. Forsyth Major, основываясь на большом палеонтологическом и ботаническом материале, показал, что Корсика и Сардиния и острова Тосканского архипелага должны были в третичном периоде представлять собой единый материк, называемый Тирренидой, или Тирренисом, входивший, как мы указывали выше, в соединение с Балеарскими о-вами, а через них с Пиренейским п-овом, а также с южной Францией, южной и средней Италией (мыс Аргентарио) и Тунисом. Только при таком допущении фаунистические и флористические данные, имеющиеся относительно этих островов, могут получить достаточное объяснение. Многочисленные работы, посвященные флоре (см. ниже) и фауне этих островов (Holdhaus, 24), опубликованные в течение последних 40 лет, вполне подтвердили эти предварительные выводы.

Древность флоры этих островов не подлежит никакому сомнению. Ее возраст должен быть отнесен к первой половине третичного периода. Об этом свидетельствует нахождение в олигоценовых и даже эоценовых отложениях Ю. Европы родов Pistacia, Ruscus, Chamaerops, Smilax, Viburnum, Buxus, Arbutus, Nerium, Quercus, Betula, Salix, Populus, Sorbus, Cercis, Hedera, входящих и сейчас в состав флоры этих островов. С олигоцена же появляются и виды Olea europaea proxima, Pistacia lentiscus oligocenica и др., близкие к современным видам их флоры.

Балеарские острова

Балеарские о-ва расположены в Средиземном море в 150 км от восточных берегов Испании. Они представляют собой архипелаг островов, главнейшими из которых являются следующие пять: два больших — Майорка (или по-испански Маллорка) и Минорка (или Менорка) — и три маленьких — Ивиса, Форментера (в древности она называлась Питиусскими о-вами — Pityusae insulae, или Острова сосны) и Кабрера.

В меловом периоде Балеарские о-ва были еще покрыты водами моря. Только к концу этого периода они начали выступать над его поверхностью. В эоцене и олигоцене Каталония, отделенная в то время рукавом Тетиса от остальной части Пиренейского п-ова, по имеющимся данным, составляла вместе с Балеарскими о-вами и Тирренским материком единую сушу. Эти связи оборвались по одним версиям в миоцене, по другим — в плиоцене. Балеары превратились в острова, а берега Каталонии и Валенсии приобрели свои современные очертания.

В орографическом отношении только Майорка и Ивиса имеют возвышенные горные цепи, достигающие в северной части Майорки максимальной высоты в 1445 м, в южной же части горы достигают всего 510—550 м. Остальные острова имеют еще более равнинный характер, так как имеющиеся небольшие возвышенности не превышают 100—400 м.

В климатическом отношении Балеарские о-ва должны быть отнесены к области типического средиземноморского климата, с осадками в 400—1000 мм. Их климат очень близок к климату Испании в районе Барселоны и Валенсии.

Относительно флоры Балеарских о-вов мы имеем исчерпывающие данные и анализ их, выполненный Кнохе (Knoche, 21—23), а также ценную работу Л. Шода (L. Chodat, 24), посвященную о. Майорка. Согласно подсчетам Кнохе, количество видов высших растений (папоротникообразных, голо- и покрытосеменных) достигает 1280; из них 61 вид, или 5%, является эндемичным.

Некоторые виды из числа его эндемиков являются систематически изолированными, не имеющими близких родственных связей и, следовательно, очень древними элементами этой флоры.[1]

Далее идут эндемики с средиземноморскими связями,[2] среди которых имеются как палеоэндемичные виды, так и неоэндемики и их разновидности.

К этим Балеарским эндемичным видам должны быть еще добавлены 24 вида, распространенные помимо Балеарских о-вов на остальных обломках Тирренидь — о-вах Тирренского моря или в тех частях Ю. Европы (Пиренейский п-ов, южная Франция, южная Италия, Сицилия) или С. Африки, с которыми она входила в соединение.[3] Древнюю группу образуют 39 видов и подвидов с разорванным, преимущественно пиренейско-африканским ареалом.[4]

Из остальных видов 218 являются космополитными или широко распространенными в северном полушарии или в Европе. Все же остальные виды имеют средиземноморское происхождение и развились в пределах Средиземноморской области. Они составляют 78%, что с добавлением почти 5% эндемичных видов дает 83% видов, представляющих собой результат эволюции третичной флоры Средиземноморской области.

Шода, произведя критический анализ видового состава Балеарских о-вов, пришла к заключению, что из 1250 видов, приводимых во «Флоре» Кнохе, безусловно аборигенными являются 250 видов. В этом случае процентное отношение 61 эндемичного вида к общему составу флоры, принимаемое Кнохе в 5%, возрастает во много раз. Вместе с тем этим автором подчеркнуто отсутствие на Балеарских о-вах ряда многих видов, общих Африке и Испании, а также наличие основных связей флоры Майорки с флорой Средиземноморской области и, в осо-

[1] Таковы Hypericum balearicum, Daphne vellaeoides, Scutellaria balearica, Lotus tetraphyllus и др.

[2] Aristolochia Bianori, Helichrysum Lamarckii, Hippocrepis balearica, Lavatera minoricensis, Cyclamen balearicum, Centaurea balearica, Rhamnus Ludovici Salvatoris (по Шода, связь с R. alaternus), Sibthorpia balearica (по Шода, связь с S. europaea).

[3] Calamintha glandulosa (Сардиния, Корсика, Италия), Arenaria balearica (Сардиния, Корсика, Монте-Кристо), Crocus minimus (Сардиния, Корсика, Капрейя), Leucojum Hernandezii (южная Франция, Сардиния, Корсика), Gagea Soleirolii (Сардиния, Корсика, южная Франция, Пиренейский п-ов).

[4] Genista hirsuta (Испания, Португалия), Vicia parviflora (Испания, Марокко), Dorycnium Jordani (южная Испания, Марокко, южная Франция), Osyris lanceolata (южная Испания, Алжир, Марокко).

бенности, с флорами островов бывшей Тирренидь, а не на запад в сторону Пиренейского п-ова и островов Атлантического океана, как это подчеркивал Кнохе. Это обстоятельство указывает на то, что связь Балеарских о-вов с Пиренейским п-овом, а через него и с С. Африкой порвалась раньше, чем с Тирренидой.

Корсика

Остров Корсика расположен между 41° и 43° с. ш., будучи отделен глубоким морем от Италии и Франции, и находится в 82 км от первой и в 160 км от второй. Только между Корсикой и Сардинией, географически с ней сходной, имеется узкий пролив — всего около 15 км ширины, третичного происхождения, свидетельствующий о недавней связи этих островов в одном массиве, называемом Корсардинией.

Корсика геологически и орографически подразделяется на две неравные части: северо-восточную, образованную осадочными породами различного возраста — от триаса до третичного периода, и юго-западную — более древнюю, состоящую из изверженных пород. В последней сосредоточены наиболее высокие горные хребты с вершинами, превышающими 2500—2600 м. Возвышенности северной части значительно ниже — высшая их точка достигает 1766 м (Сан-Петроне). Корсика представляет собой наиболее гористый остров Средиземного моря, образующий как бы высокую стену, отделяющую последнее от Тирренского моря.

Восточная часть острова имеет более влажный климат, чем западная, а центральная — более влажный, чем его побережья. Количество осадков, в зависимости от района острова и высоты над уровнем моря, колеблется между 580 и 1600 мм. Максимум осадков приурочен к зимнему времени.

На склонах гор можно различать, по Брикэ (Briquet, 01), 5 поясов: собственно средиземноморский, или пояс маквиса, до 400 м высоты, пояс каштана — от 400 до 1000 м, пояс сосны — Pinus pinaster и P. laricio — от 1000 до 1600 м, субальпийский — до 1900 м и альпийский — до 2707 м.

Истории и происхождению флоры Корсики посвящены два исследования: Брикэ (Briquet, 01) и Браун-Бланкэ (Braun-Blanquet, 26), пользуясь которыми, мы их и рассмотрим.

Общее количество видов флоры Корсики, по данным Фиори, равно 590. Основные элементы флоры как Корсики, так и Сардинии средиземноморского происхождения. Они развились, как это совершенно правильно указал Браун-Бланкэ, на месте в результате эволюции палеогеновой флоры Ю. Европы. Около $^{9}/_{10}$ эндемичных видов обнаруживают родственные связи с характерно средиземноморскими видами. Наличие в составе рассматриваемой флоры элементов умеренной флоры (преимущественно среднеевропейских, альпийских и атлантических) указывает на миграцию их в пределы Средиземноморской области раньше начала четвертичного периода, так как на Корсике они представлены эндемичными видами,[1] имеющими, повидимому, дочетвертичное происхождение.

Несмотря на отсутствие пока детального анализа флоры Корсики, уже имеющиеся данные с достаточной очевидностью свидетельствуют о том, что она представляет собой остаток флоры некогда обширной суши — Тирренидь, находившейся в соединении с окружающими частями Средиземноморской области. Наличие этих соединений и определило третичный состав флоры Тирренского материка, а вместе с тем и нижеследующих современных элементов флоры Корсики, представляющих собой остаток этой тирренской флоры.

Элемент тиррено-иберийский представлен видами палеогенового, вероятно, миоценового, возраста, произрастающих, кроме Корсики и других островов Тирренского моря, еще на Балеарских о-вах или же

[1] Laserpitium cyanapiifolium, Anarrhinum corsicum, Euphorbia insularis и др.

в Испании — в Сиерра-Неваде,[1] ясно подтверждающих существовавшую связь тирренского материка с Балеарскими о-вами и Пиренейским п-овом.

Элемент лигуро-тирренский указывает на существование соединения с южной Францией и северной Италией — Лигурией. К нему относится ряд эндемичных видов Корсики,[2] имеющих наибольшие родственные связи с видами Средиземноморской Европы, или же виды с таким же разрывом ареала.[3]

Элемент средиземноморский включает виды с чрезвычайно характерными разрывами ареалов, захватывающими всю Средиземноморскую область и свидетельствующими о существовании связей, помимо указанных, еще и непосредственно с средней и южной Италией, а также и с С. Африкой.[4] Сюда же относятся и высокогорные эндемичные виды Корсики, имеющие родственные связи с горными же средиземноморскими видами.[5]

Элементы эндемичные представлены палео- и неоэндемиками. Число эндемичных видов точно не установлено: по одним данным, их 25, или 14,3% (Briquet, 01), по другим — около 60, а вместе с эндемичными видами, общими с Сардинией, около 100 (Braun-Blanquet, 26).

Распадение Тирренской суши и изолирование оставшихся от нее островов произошло еще до наступления четвертичного периода. Об этом говорит отсутствие северных и умеренных, вне средиземноморских, элементов на Корсике и Сардинии, тогда как они хорошо представлены в Приморских Альпах, в Пиренеях и даже на Аппенинах. Нахождение некоторых из этих умеренных элементов, как, например, бука, в горах Корсики еще раз свидетельствует о том, что эти виды с опадающей листвой входили в состав средиземноморской флоры еще в третичном периоде.

Нахождение на Корсике небольшого числа высокогорных видов, вне средиземноморской части Европы, свидетельствует не о проникновении их сюда во время ледникового периода, а о произрастании их на горах Средиземноморской области еще в третичном периоде. Это подтверждается нахождением многих из этих видов[6] в Сиерра-Неваде (Испания) и на Атласе и даже на горах В. Африки.

Окончательная изоляция Корсики и Сардинии от материка должна была произойти, согласно Браун-Бланкэ, или в самом конце миоцена, или же в начале плиоцена. Об этой древней изоляции говорит большое число палеоэндемичных видов их флоры, три из которых принадлежат к монотипным, очень изолированным систематически и морфологическим родам — Morisia (Cruciferae), Nananthea и Plagius (Compositae).[1] Об этом же говорит и анализ альпийской флоры Корсики, сделанный Брикэ, который выделяет в ее составе, помимо эндемичных, еще следующие элементы: пиренейско-альпийский, пиренейский, испано-тирренский, аппенино-тирренский, тирренский и альпийский. Этот последний представлен 75 видами, отсутствующими в Пиренеях, что составляет 8.3% всей альпийской флоры.

[1] Arum muscivorum и pictum, Hyacinthus Pouzolzii, Parietaria Soleirolii, Urtica atrovirens, Arenaria balearica, Helleborus trifolium, Euphorbia Gayi, Linaria aequitriloba, Helichrysum microphyllum и др.

[2] Saxifraga cervicornis родственна S. pedemontana (юго-западные Альпы), Potentilla crassinervia родственна P. nivalis (юго-западные Альпы, Пиренеи), Aquilegia Bernardi родственна A. alpina (Альпы) и A. pyrenaica (Пиренеи), Viola corsica родственна n. Valderia (Приморские Альпы), Laserpitium cyanapiifolium родственна L. panax (Альпы).

[3] Viola nummularifolia (Корсика, Приморские Альпы), Ranunculus pyrenaeus, (Корсика, Альпы, Пиренеи), Paronychia polygonifolia (Корсика, юго-западные Альпы, Севенны, Пиренеи).

[4] Biarum Bovei (Сардиния, Испания, С. Африка, М. Азия), Urginea undulata (Корсика, Сардиния, С. Африка, Кипр), Silene velutina (Корсика, Балеары, Испания, Алжир), Astragalus tuberculosus (Сардиния, Сирия, Палестина, Месопотамия), Anagallis linifolia (Сардиния, С. Африка, Пиренейский п-ов), Satureia thymbra (Сардиния, Греция, М. Азия) и др.

[5] Narthecium Reverchoni родствен N. Balansae (М. Азия, Кавказ), Draba Loiseleurii родственна D. olympica (Греция) и D. hispanica (Испания, С. Африка), Saxifraga cervicornis родственна группе видов, распространенных от Пиренеев до юго-западных Альп, в Карпатах и на Балканских горах; Helichrysum frigidum, изолированный систематически вид, имеющий родственные связи с горными видами Греческого архипелага, г. Атос и Ливана.

[6] Poa alpina, Phleum alpinum, Luzula spicata, Sagina saginoides, Myosotis alpestris.

Сардиния

Сардиния по сравнению с Корсикой менее гориста, хотя ее меловые возвышенности в восточной части острова и достигают 1400 м высоты н. у. м. В смысле геологического строения она значительно богаче и разнообразнее Корсики. Климат Сардинии — типично средиземноморский, но занимающий промежуточное положение между северносредиземноморским климатом с осенним и весенним максимумами осадков и южносредиземноморским с одним зимним максимумом.

Видовой состав Сардинии не может еще считаться окончательно изученным; вследствие этого общее число видов ее флоры может быть дано лишь приблизительно. Фиори в своей «Флоре Италии» приводит для Сардинии 1950 видов и разновидностей, включая одичавшие и сорные растения. Герцог (Herzog, 09), подходя более критически к этой цифре, принимает всего 1560 видов папоротникообразных и цветковых. Если откинуть из этого числа широко распространенные водные и болотные, легко заносимые, а также сорные и заносные растения, то остается 1197 видов, которые могут быть разбиты на географические элементы.

Согласно Герцогу, из этого числа 882 вида, или 72.5%, являются средиземноморскими. Остающиеся 317 видов, или 26.5%, во многих случаях представлены средиземноморскими разновидностями, что еще усиливает средиземноморский характер флоры Сардинии. Из указанного числа средиземноморских видов 613 распространены в значительной части Средиземноморской области.

В более поздней работе Шмид (Schmid, 33) принимает общее количество средиземноморских видов равным 1167, из которых 835 (вместо 613 Герцога) распространены по всей Средиземноморской области. Такое расхождение между двумя авторами, производившими анализ флоры Сардинии, может быть объяснено наличием у Шмида большего количества данных. Но дальнейшее расхождение в подразделении средиземноморских элементов на группы: западно-, восточно- и южносредиземноморскую и другие создает недоверие к выводам авторов (Beguinot, 35). Во всяком случае, мы считаем доказанным громадное преобладание средиземноморских элементов во флоре Сардинии.

Сопоставление эндемичных видов и форм Корсики, Сардинии и Сицилии выявляет также чрезвычайно интересные взаимоотношения их между собой и с флорой Тирренид в целом. Основой флоры этих трех островов является вся совокупность общих средиземноморских элементов, давшая начало тем индивидуальным отличиям, которые создались уже после распадения Тирренид и изолирования островов. На это единство флоры в прошлом указывает и большое число эндемиков, общих всем обломкам бывшей Тирренид, принимаемое Герцогом равным 49 видам и 16 разновидностям.

Но все три острова имеют и присущие только им эндемики, и;

[1] Morisia monantha, Nananthea perpusilla, Plagius ageratifolius.

кроме того, ряд западно- и южносредиземноморских видов входит в состав флоры одного или другого, или двух из этих островов, но не растет на всех трех островах. Это свидетельствует о разновременной изоляции их друг от друга и от материка, обогащавшего их флору. Так, с очевидностью выявляется более тесная связь флор Корсики и Сардинии и, следовательно, их более позднее отделение друг от друга, чем Сардинии от Сицилии. Об этом свидетельствуют, например, два монотипных рода — Nananthea и Morisia,[1] входящих в состав флоры как Корсики, так и Сардинии, а также наличие у входящих в состав их флоры видов[2] одних и тех же эндемичных разновидностей.

О прежней связанности этих островов и их принадлежности к Тирренидe говорит, например, география видов рода Linaria секции Cymbalaria, из которых L. hepaticaefolia является эндемиком Корсики, L. aequitriloba и L. pilosa — тирренскими эндемиками, причем последний вид представлен в Сицилии эндемичной разновидностью — pubescens; L. Muelleri является эндемиком Сардинии, а L. pallida — эндемиком близлежащей части Аппенин.

Очень важным обстоятельством является почти полное отсутствие альпийских элементов в Сардинии и наличие их в Корсике, что, быть может, подтверждает взгляд Брикэ на существование связи Корсики с Аппенинами еще в четвертичном периоде, когда ее соединение с Сардинией было уже оборвано. Об этом же, вероятно, говорит и интересный факт отсутствия в Сардинии бука, образующего леса на Корсике и в Сицилии.

Сицилия

Хребет Аппенин, обрывающийся у Тарентского залива, продолжается в Сицилии, где он поворачивает на запад. С юга к нему примыкает холмистая плиоценовая зона, изрытая оврагами. Самый юг Сицилии представляет собой плато, образованное миоценовыми известняками. Остров Мальта является обрывком этого плато.

Около 70% поверхности Сицилии покрыты третичными морскими отложениями, к которым надо еще добавить 6% четвертичных отложений. Над поверхностью этих молодых отложений выступают вулканические возвышенности—Этна и гора Лауро, древний кристаллический массив Монте Пелоритана, представляющий собой часть массива Аспромсите в Калабрии, а также возвышенности северной, западной и центральной частей острова. Указанное обстоятельство свидетельствует о покрытии значительной части Сицилии морем в третичном и начале четвертичного периодов.

Складчатые горы Сицилии — Нeброды и Мадонии — занимают бóльшую частей поверхности острова и продолжаются в южном Атласе.

В эоцене и олигоцене лишь северо-восточная часть Сицилии, составлявшая продолжение Аспромонте, выступала над поверхностью моря в виде небольшого острова. В конце миоцена, в понтийский век, произошла настолько сильная регрессия Средиземного моря, что возникли соединения, объединившие разрозненные острова с материками Европы и Африки. Имеющиеся палеонтологические и палеоботанические данные свидетельствуют о наличии в это время влажного и теплого климата.

В начале плиоцена, в плезанский век, сильная трансгрессия моря залила бóльшую часть миоценовой суши. К этому же времени относится погружение Тирренской суши. Только невысокие острова: г. Аспромонте в Калабрии и северо-восточная часть Сицилии, выступали над водами этого моря. Это, естественно, сопровождалось гибелью значительной части растительности Сицилии.

Только в конце плиоцена, в астийский век, Сицилия выступила вновь над водами моря. В это же время установились материковые (или через посредство серии островов) связи с Аппенинами, а также с С. Африкой и Корсардинией, существовавшие до четвертичного периода.

Во время ледниковых периодов влажный и прохладный климат способствовал продвижению с севера в Сицилию по Аппенинам мезофильных видов. Наоборот, в межледниковые периоды, сухие и жаркие, африканские ксерофиты проникали в ее пределы с юга.

В это же время происходят крупные изменения рельефа Сицилии. Поднявшаяся из-под вод моря Этна присоединилась к Сицилии. Погружению Эгейского материка соответствуют сильные поднятия в Калабрии и Сицилии. Соединения Туниса с Корсардинией и Сицилией исчезают, причем сначала обрывается первое соединение, Сицилия же продолжает еще некоторое время быть связанной с С. Африкой, что доказывается наличием в ее пределах ксерофитных африканских элементов, отсутствующих и на Корсике и в Сардинии. В конце ледникового периода образовался Мессинский пролив, в результате чего Сицилия опять — и пока окончательно — превратилась в остров.

[1] Morisia hypogaea (Корсика, Сардиния), Nananthea.

[2] Thymus serpyllum var. herba barona, Chrysanthemum vulgare var. Audiberti, Crocus minimus var sardous, Viola calcarata var. corsica и др.

Согласно подсчетам Никотра (Nicotra, 84—96), общее количество видов цветковых растений флоры Сицилии доходит до 2600, из которых 600 растут и в Средней, и в Северной Европе, тогда как остальные 2000 присущи только Ю. Европе или являются эндемичными для Сицилии.

Анализ элементов флоры Сицилии и ее истории недавно сделан в очень интересной работе Фрейем (Frei, 38). Автор различает, следуя Эйгу (см. ниже), 4 элемента этой флоры: средиземноморский, иранотуранский, сахаро-синдский и евро-сибирский-североамериканский, понимая под последним группу родов умеренной и альпийской растительности.[1]

Средиземноморские элементы образуют в составе растительности Сицилии 4 ценоза. Первый из них характеризуется в основном видом ковыля — Stipa tortilis. Видам, входящим преимущественно в состав этого ценоза, свойствен чрезвычайно однородный тип ареала. Центр этого ареала находится в С. Африке, откуда эти виды через соединение Марокко с Гибралтаром достигли Пиренейского п-ова, по соединениям же с Тунисом проникли с одной стороны в Сардинию и Корсику, с другой — в Сицилию и на Аппенинский п-ов. Предполагают, что эти виды возникли в С.-З. Африке в третичном периоде, но в Сицилию они попали, по всей вероятности, значительно позже, возможно, во время одной из межледниковых эпох. Часть из них встречается также и в Италии,[2] другая же часть в Италии не растет; из последних не все виды достигли Корсардинии.[3] Многие из видов этого ценоза распространились по всей Средиземноморской области, причем можно проследить все переходы[4] от чисто западносредиземноморского ареала некоторых этих видов до ареала другой части видов, охватывающего всю область, что с достаточной очевидностью свидетельствует о распространении этих видов с запада на восток.

Второй средиземноморский ценоз, характеризуемый наличием каменного дуба (Quercus ilex), включает наиболее древние элементы сицилийской флоры, являющиеся дериватами третичных палеотропических типов. Пояс каменного дуба поднимается до 300 м н. у. м., хотя отдельные сочлены этого ценоза, в том числе и отдельные экземпляры самого дуба, доходят значительно выше (горы Мадонии до 1460 м) на обращенных на юг известняковых скалах. Во влажных и защищенных местах присоединяются леса из пробкового дуба, а в вос-

[1] Отнесение им к последнему элементу и группы видов, образующих ценоз, характеризующийся наличием в его составе лавровишни, совершенно неправильно; мы будем ее рассматривать в связи с средиземноморскими элементами.

[2] Vulpia geniculata: В. Африка, Ю.-З. Европа, Корсардиния, Сицилия, Аппенинский п-ов; Magydaris pastinacea: С. Африка, Сардиния, Тоскана, Сицилия.

[3] Silene turbinata — С. Африка, Сицилия; Helianthemum sessiliflorum — Сицилия; близкий вид H. Lippii — североафриканские пустыни; Linum decumbens — С. Африка, Сицилия, Мальта, Базиликата, Пиглие (Pyglie), Капри.

[4] Vulpia attenuata — С. Африка, Сардиния, Сицилия; Vulpia uniglumis — западное Средиземноморье, Кипр; Silene rubella — С. Африка, Испания, Португалия, Сардиния, Сицилия, южная Италия, З. Азия; Ononis biflora — С.-З. Африка, Испания, южная Италия, Кипр, Сирия, Месопотамия.

точной части острова в долинах рек — и леса, образованные платаном (Platanus orientalis).

Вследствие сильного воздействия человека и нарушения видового состава этих лесов подлесок, образованный ксерофитными кустарниками и многочисленными травянистыми растениями, получает преобладающее значение и самостоятельный характер, образуя маквис. Последний под влиянием выпаса скота и пожаров приобретает характер испанских гариг и томиллар.

Видовой состав этих лесов представлен, во-первых, древними реликтами, которые во время третичной трансгрессии моря сохранились в северо-восточной части Сицилии, оставшейся сушей, а отсюда в дальнейшем распространились по поднявшейся над уровнем моря береговой полосе; во-вторых, видами, сохранившимися на оставшихся не покрытыми морем областях Туниса, Корсардинии, Аппенинского и Балканского п-овов.

Первые из этих видов представляют собой палеоэндемиков или же имеют явно реликтовые ареалы, являясь третичными доплиоценовыми реликтами палеотропического происхождения.[1] Вторые являются также без сомнения древними видами средиземноморской флоры; доказательством их более позднего проникновения на территорию Сицилии (после плиоценовой трансгрессии) является их более молодой эндемизм.

Наконец, в составе видов этого же пояса имеется и ряд более молодых североафриканских ксерофитов, мигрировавших уже в межледниковые, засушливые периоды.

Лавровишня (Prunus laurocerasus) и сопровождающие ее виды в Сицилии нигде не образуют самостоятельного ценоза, но некоторые его элементы входят в состав лесов каменного дуба, а также буковых, пихтовых и лесов листопадных видов дуба с примесью липы и клена. К числу таких видов относятся: Ophioglossum lusitanicum, Ruscus aculeatus, Hypericum androsaemum, Erodium maritimum, Viburnum tinus и др. Фрей считает, что эти виды мигрировали в Сицилию с Апеннинского п-ова в относительно недавнее послеледниковое атлантическое время.

[1] Палеоэндемики: Petagnia saniculaefolia — монотипный род; наиболее близкие к нему роды: Lagoecia, также монотипный род (L. cuminoides — Средиземноморская область) и Arctopus (с тремя видами — Капская область), Scabiosa limonifolia — только Западная Сицилия; близкий вид — S. cretica: Балеары, Капри, южная Калабрия, Сицилия, Пантеллерия, Крит, Родос и др.

Виды с древними реликтовыми ареалами, включающими и Сицилию: Tetraclinis atriculata — Атлас, южная Испания, Мальта (в ископаемом состоянии в третичных отложениях Ю. Европы): близкие роды — Callitris (Австралия, Новая Каледония) и Widdringtonia (Ю. Африка), Cynomorium coccineum — С. Африка, Испания, Сардиния, Мальта, южная Италия, Крит, З. Азия (паразит на галофитах; почти все семейство Cynomoriaceae распространено в тропиках), Chamaerops humilis — южная Испания, Португалия, С. Африка, средняя и южная Италия, Мальта, Сардиния и мелкие острова и др.

Древняя группа видов, имеющая центром происхождения Тирренис: Daucus foliosus — район Неаполя, о. Эолия (v. gibbosum только на о. Вулкано); сборный вид Centaurea cineraria, к которому относятся: C. sicula — только Сицилия — Эгади, C. circaea — Лациум, залив Салерно, C. umbrosa — только западная Сицилия, C. Todari — только северная Сицилия и др.

Виды с ареалом с запада до Италии: Succowia balearica — монотипный род, от Канарских о-вов, С. Африки, Испания, Балеары, Тоскана, Неаполь, Корсика, Сардиния, Пантеллерия, Капри. Bupleurum dianthifolium — о. Марретимо, относится к секции, распространенной от Канарских о-ов до Сицилии, главная масса видов в С. Африке. Сюда же относится Bupleurum elatum, эндемичный для Сицилии (на скалах хребта Мадонии).

Виды с ареалом, лежащим к востоку от Италии: Convolvulus cneorum — Тоскана, Кампанья, залив Салерно, Пелагоса, Греция, Далмация и др.

Наконец, ряд видов, распространенных несомненно с третичного периода в значительной части Средиземноморской области, некоторые и на Канарских о-вах, как, например, Thelygonum cynocrambe, Anagyris foetida, Bupleurum fruticosum и др.

Пояс каменного дуба в Сицилии переходит на высоте 800 м, а в некоторых местах и на высоте 600 м, в пояс дубов с опадающими листьями, главную роль среди которых играет пушистый дуб (Quercus pubescens).

Виды, образующие растительность этого пояса, повидимому, являются относительно молодыми мигрантами. Они проникли в Сицилию по всем возможным путям в конце третичного периода, в астийский век, уже после того как ее территория освободилась от вод моря, покрывавшего ее в течение значительной части третичного периода. Эти виды, во многих случаях давшие, вследствие изоляции, ряд неоэндемиков, согласно Фрею, могут быть разбиты на 4 группы: 1) южноевропейские и североафриканские виды, распространившиеся далеко в глубь З. Азии,[1] 2) горные средиземноморские виды, распространенные в пределах всей Средиземноморской области,[2] 3) виды, распространенные только к востоку от Италии,[3] 4) виды, распространенные к западу от Италии и Балканского п-ова.[4]

Обращаясь теперь ко второму элементу флоры Сицилии — иранотуранскому, Фрей относит к нему два пустынных комплекса, из которых первый характеризуется видами Haloxylon, а второй — Artemisia, и один степной с несколькими видами ковылей — Stipa barbata, S. mediterranea и Aristella bromoides, определяющих его физиономический облик.

Первый из этих ценозов занимает узкую солончаковую полосу морского побережья преимущественно в юго-восточной части Сицилии. Сюда относятся галофиты, согласно Фрею, возникшие в Средней Азии и Иране, откуда они вдоль морских побережий мигрировали вплоть до западного Средиземноморья. Часть из них имеет более древний возраст, что выражается в образовании характерных эндемичных форм, вследствие чего распространение их из своих центров происхождения должно быть отнесено к миоцену;[5] остальные же совершенно тождественны на всем протяжении своего ареала. Их возникновение и распространение от Центральной Азии до Испании (или в некоторых случаях, быть может, от Испании на восток) должны быть, по Фрею, отнесены к среднему плиоцену.[6]

Этот галофитный биоценоз постепенно выклинивается к западу, чем он легко отличается от выше нами рассмотренного биоценоза Stipa tortilis, занимающего также береговую зону, но имеющего совершенно очевидно западносредиземноморское происхождение и выклинивающегося в обратном направлении — на восток.

Виды второго пустынного комплекса, объединяемого вокруг полыни (Artemisia campestris), не образуют по существу самостоятельного

[1] Ophrys aranifera и O. atrata, а также другие виды этого рода; Quercus pubescens, давший несколько эндемичных форм, обозначаемых как Q. leptobalana — Калабрия и Сицилия, Q. ucriae — восточная Сицилия, Q. Tenoreana — южная Италия, Сицилия, Q. sicula —только Сицилия и др.; Celtis aetnensis эндемичен для Этны, близок к C. Tournefortii; Prunus mahaleb, сменяющий высоко идущий в горах Мадонии P. Cupaniana; Euphorbia myrsinites и др.

[2] Agropytrum glaucum (до Кавказа), Triticum villosum (до Кавказа), Hordeum bulbosum (до Средней Азии) и др.

[3] Quercus Farnetto (южная Италия, Греция, Сицилия — Таормина; в других районах заменяется эндемичным Q. insularis) и др.

[4] Allium triquetrum, Helianthemum nebrodense, родственный западносредиземноморскому H. rubellum, Crataegus insegnae — Испания, Португалия, Корсика, Сицилия.

[5] Например, Halopeplis amplexicaulis, Salsola longifolia, vermiculata и microphylla.

[6] Например, Thymelaea passerina, Polygonum Bellardi, Salicornia herbacea, Halocnemum strobilaceum, Salsola kali и S. soda, Suaeda maritima, Herniaria hirsuta, виды Frankenia, Capparis spinosa и C. sicula, Malcolmia africana, Tribulus terrestris, Cynanchum acutum, Aster tripolium и др.

ценоза, а встречаются в виде целых колоний на очень засушливых, солонцовых местообитаниях в пределах растительных поясов, в основном занятых другими ценозами, например, в поясе каменного дуба, в составе томилларов, а также и в поясе пушистого дуба, подымаясь даже до альпийского пояса.

Относящиеся сюда виды должны быть подразделены на две группы, так как они, как и в предыдущем случае, имеют и различный возраст и различное происхождение. Одни из них имеют тип ареала с исходным центром в Средней Азии, откуда они распространились на запад в плиоцене и в течение межледниковых периодов, не дав эндемичных форм.[1] Вторые же, более древние, относящиеся к миоценовому времени, представлены рядом эндемиков.[2]

Третий — ковыльный — комплекс не следует смешивать с описанным комплексом Stipa tortilis, имеющим совершенно иной состав и иное происхождение. К нему относятся в большинстве случаев виды, распространившиеся с востока, из Азии или с Балканского п-ова преимущественно вдоль северного побережья Средиземного моря и образующие, повидимому, группу молодых элементов средиземноморской флоры, что можно заключить по их отсутствию на Балеарах и Корсардинии.[3] Только немногие виды, как, например, Trigonella maritima, центр происхождения которой находится в Сирии, мигрировала вдоль южного побережья Средиземного моря и достигла Сицилии и Сардинии во время соединения их с Тунисом.

Третий элемент, сахаро-синдский, включает ряд видов, растущих в Сахаре и пустыне северо-западной Индии. В Сицилии все местонахождения этих видов приурочены к солонцовым почвам бывшего дна моря миоценового и плиоценового периодов. Проникновение этих видов из С. Африки совершенно очевидно из их географического распространения. Так, Reaumuria vermiculata и Brassica amplexicaulis распространены в пустынях С. Африки, в Европе же, кроме южной Сицилии, больше нигде не встречаются. Moricandia arvensis, распространенная от западного Средиземноморья до Греции, трудно отделима от родственных видов этого же рода, распространенных в пустынях Индии и Африки. Все эти виды могли достичь Сицилии лишь после соединения ее с Тунисом. Наличие неоэндемиков среди них указывает на относительно позднее время распространения, приуроченное к одной из засушливых эпох.

Умеренные элементы флоры Сицилии, образующие дубово-липовые и буково-пихтовые леса с сопровождающими их травянистыми видами, представленными у многих видов локальными микроэндемиками, проникли в пределы Сицилии с Аппенинского п-ова. Надо предполагать, что это произошло в предледниковое или межледниковое время.

Наконец, высокогорные элементы флоры Сицилии характеризуются чрезвычайно высоким процентом эндемичных форм различного систематического значения, что указывает на их неодинаковый возраст и происхождение. Часть из них представляет собой видоизменения нижерасположенных видов, перешедших на вершины хребтов, и возникли, по всей вероятности, в результате полиплоидных мутаций. Другие же —

[1] Например, Agropyrum elongatum, Camphorosma monspeliacum, Glaucium flavum, Glycyrrhiza glabra, Convolvulus lineatus, Marrubium vulgare, Nepeta cataria, Micropus erectus и др.

[2] Kochia saxicola (острова Исхиа, Капри, Строболиккио), родственная K. prostrata, распространенной от Средней Азии до Испании; Seseli maritimum (Сицилия), S. Bocconi (С. Африка, Корсардиния, Сицилия), родственные S. tortuosum (З. Азия, Средиземноморье).

[3] Например, Stipa mediterranea, Melica ciliata, Ornithogalum narbonense, Tunica rolifera, Medicago falcata и M. minima, Trigonella corniculata и T. gladiata, Onobrychis caput galli и др.

мигранты с Альп, а также с известняковых возвышенностей Средиземноморской области. Большой процент неоэндемичных видов и форм является результатом их изоляции на о. Сицилия. Вследствие этого можно предположить, что их миграции относятся к предледниковому и ледниковому времени.

Изложенные данные могут быть суммированы, согласно Фрею, следующим образом.

1. В начале третичного периода флора Сицилии составляла часть общей средиземноморской флоры, находившейся в стадии дифференцирования. Часть этих древних типов сохранилась до настоящего времени; остальные были уничтожены морскими трансгрессиями плезанского века.

2. Регрессия моря в астийском веке имела следствием возникновение материковых соединений с Тунисом, Корсардинией и южной Италией, благодаря чему произошло быстрое вторичное заселение Сицилии, возможно, в том числе и ирано-туранскими ксерофитами.

3. Ухудшение климата перед наступлением ледникового периода дало возможность, благодаря наличию связи с Аппенинским п-овом, умеренным элементам с Балкан и высокогорным с Альп проникнуть на возвышенности Сицилии через посредство Аппенин.

4. Межледниковые периоды сопровождались в Сицилии засушливым, жарким климатом, способствовавшим миграции ксерофитных пустынных элементов С. Африки по еще существовавшему соединению с Тунисом.

5. В послеледниковое время в связи с превращением Сицилии в остров дальнейшее обогащение ее флоры прекратилось. Изменения климата отразились на вертикальном смещении поясов растительности, что оставило свои следы в ее современном составе. Помимо того, эта новая изоляция должна была вызвать возникновение неоэндемиков, которыми так богата флора Сицилии.

Балканский полуостров

Балканский п-ов, точно так же как и Аппенинский п-ов, вдается из Ю.-В. Европы в пределы Средиземного моря. Узкие проливы Дарданелл и Босфора отделяют его от М. Азии, с которой он имеет наибольшее сходство и с которой он еще в плиоцене составлял единое целое, являясь полуостровом не Европы, а Азии.

В то время как Пиренейский и Аппенинский п-ова отделены от Средней Европы горными хребтами, тянущимися с запада на восток, Балканский п-ов не имеет такой отделяющей его преграды: на севере его граница может быть проведена по Дунаю, с остальных же трех сторон он ограничен морем.

Балканский п-ов представляет собой горную страну с относительно небольшими и изолированными равнинными территориями. Среди горных возвышенностей полуострова можно выделить 4 основные горные системы, не являющиеся вполне независимыми одна от другой. Первой из них является Динаро-албанско-греческая горная система, тянущаяся вдоль всего западного побережья полуострова от Далмации до Пелопонеса и имеющая свое продолжение на о. Крите. Второй горной системой является Родопский массив и связанные с ним горные хребты. Он расположен в самой центральной части полуострова в направлении с северо-запада на юго-восток, разделяя ее на западную и восточную половины. Он имеет форму треугольника, вершина которого находится близ Белграда, а основание — между Черным и Эгейским морями.

Третий массив образует главный Балканский хребет, или Стара Планина, Гемус древних римлян. Он начинается на востоке у побережья Черного моря близ мыса Эмине, между Бургосом и Варной, и тянется на запад поперек полуострова, к северу от Софии, постепенно загибаясь дугой, направленной выпуклой частью к югу. Наконец, четвертым массивом, играющим большую роль в географическом распространении гигрофитных флористических элементов полуострова, является Истранджа-даг, лежащий на юго-востоке Румелии и идущий параллельно побережью Черного моря из юго-восточной Болгарии в восточную Фракию.

Помимо этих основных горных массивов, имеются еще многочисленные хребты и

возвышенности на всей территории полуострова и прилегающих к нему островов. Высота этих возвышенностей нигде не превышает 3000 м. Вершина самой высокой горы — Фессалийского Олимпа — достигает 2917.85 м.

Помимо системы Дуная, Балканский п-ов имеет ряд рек, впадающих в окружающие его моря, из которых наибольшие размеры имеют реки, впадающие в Черное море. Речные долины представляют с ботанико-географической точки зрения особенный интерес, так как именно по ним средиземноморские элементы проникают с морских побережий в глубь полуострова.

В геологическом отношении наиболее древней частью полуострова является Родопский массив, который, повидимому, уже с мезозоя представлял собой сушу. Динарские горы и Албано-греческий хребет имеют тот же возраст и происхождение, что и Альпы и вообще вся горная система Евразии, начинающаяся Пиренеями и заканчивающаяся Гималаями.

В течение большей части мелового периода значительная часть Балканского п-ова была покрыта морем; Родопский массив выступал из него в виде острова или ряда островов. На севере этого острова Меловое море омывало северную часть Добруджи, бывшую в это время уже сушей, и Карпатские возвышенности, выступившие над поверхностью моря уже в меловом периоде. В эоцене трансгрессия моря еще более увеличилась. Начиная с миоцена Балканский п-ов представляет собой уже значительную сушу, окружавшую Родопские возвышенности. В это время он является полуостровом З. Азии, а не Европы, от которой он отделен морем.

В течение миоцена и начала плиоцена территория, занятая морем, неоднократно увеличивалась и вновь сокращалась. В конце миоцена Мраморное и Эгейское моря еще были заняты сушей. В это же время продолжавшееся поднятие Альп привело к началу соединения Балканского п-ова, пока еще только в северо-западной части, с Европой.

С этого момента Балканский п-ов превращается из полуострова З. Азии в перешеек, соединявший Европу с Азией. Тем не менее, за исключением этого соединения Альп с Балканской горной цепью, на остальном протяжении море еще разделяло Европу и Балканскую сушу.

Только в плиоцене, после понтийского века, произошло опускание Эгейской суши и на ее месте образовались Мраморное и Эгейское моря. Долины рек Геллеспонта и Босфора превращаются в проливы, устанавливается соединение Черного моря с Средиземным, балканская суша теряет свою связь с Азией и соединяется на всем протяжении с Европой, превращаясь в ее полуостров.

Соответственно расположению горных систем и морей, омывающих полуостров с трех сторон, а также обусловленного этим направления ветров в климатическом отношении Балканский п-ов может быть подразделен на части с средиземноморским и центральноевропейским климатом, но связанных рядом переходов одного в другой.

Крит, Циклады, Пелопонес и Греция по восточному побережью до Фессалии, а по западному до Корфу имеют типично средиземноморский климат с жарким и сухим летом и безморозной зимой. Наибольшее количество осадков выпадает с ноября по январь, в летние же месяцы их меньше 50 мм.

Средиземноморский климат имеет и узкая полоса адриатического побережья до Истрии, но с летним количеством осадков от 50 до 100 мм и двумя максимумами — весенним и осенним.

Тип климата южной Македонии, западной Фракии и южной части восточной Фракии еще средиземноморский, но образующий переход к среднеевропейскому, отличаясь более холодной зимой и летом с большим количеством осадков.

Остальная часть восточной Фракии и южная Болгария имеют климат переходный, приближающийся к климату западного Закавказья: дожди выпадают в течение всего года, но бо́льшая часть их приходится на зиму; зимы более холодные, чем в ранее рассмотренных частях полуострова. Центральная и северная части Балканского п-ова имеют уже типично среднеевропейский климат с холодными зимами и осадками, распределенными равномерно на протяжении всего года.

Общее количество осадков на Родопских и других горных хребтах полуострова превышает 750—1500 мм; свыше 750 мм имеет черноморское побережье, огражденное с запада Истранджи-дагом; равнинная часть имеет около 500 мм осадков и меньше.

Эти климатические соотношения определяют собой современное распространение видов и распределение уцелевших реликтовых элементов.

В третичном периоде, как мы видели по палеоботаническим данным, подобные благоприятные в смысле влажности и температур условия климата простирались дальше на север. В течение ледниковых эпох климат был более влажным и холодным, что обусловливало существование ледников на вершинах балканских гор, остальная же часть полуострова оставалась вне оледенений. Это обстоятельство, а также отсутствие горных хребтов, которые изолировали бы его с севера, как это имеет место по всей лежащей к западу части Средиземноморской области, превратили Балканский п-ов в одно из главных

убежищ третичной, не только равнинной, но и горной, альпийской флоры, откуда и произошло заселение З. Европы в послеледниковое время.

Флора Балканского п-ова в смысле и изучения и анализа находится в особенно благоприятных условиях. Прекрасная «Флора Болгарии» Веленовского и более поздняя Стоянова и Стефанова, критический список видов флоры Греции Галацси, «Флора Востока» Буассье и ряд флористических исследований, посвященных отдельным областям Балканского п-ова, послужили достаточным материалом для создания сводной балканской флоры Гаека. Такое основательное знакомство с флорой полуострова явилось надежной базой для ее анализа и ботанико-географических выводов. В отношении последних мы также имеем исчерпывающий материал. Достаточно упомянуть большую сводку Адамовича (Adamović, 09) о растительных соотношениях во флоре балканских стран и ряд его более мелких работ, такую же сводку Бек фон-Манагетта (Beck von Managetta, 01) о растительности иллирийских стран, многочисленные и прекрасные работы Стоянова (21, 22, 25, 26, 27, 32) и Стефанова (24, 27, 36) в отношении Болгарии, ряд работ других авторов, касающихся различных районов полуострова, и, наконец, прекрасное сводное исследование Туррилла (Turrill, 29), посвященное ботанической географии всего Балканского п-ова. Основываясь на работе Туррилла и учитывая все остальные работы, имеющие отношение к истории флоры Балканского п-ова, мы можем без затруднения дать анализ его флоры и наметить основные элементы ее исторического развития.

Флора всего Балканского п-ова по подсчетам Туррилла содержит 6530 видов, из которых 1754 являются для нее эндемичными. Из этого общего числа эндемичных видов 901 вид встречается только в какой-либо одной из областей полуострова. Нижеследующая таблица дает представление об общем числе эндемичных видов в каждой из областей Балканского п-ова, а из этого числа количество только ей принадлежащих эндемиков.

Количество эндемичных видов по областям Балканского п-ова, по Туррилу

	Общее количество эндемиков	Число эндемиков только данной области		Общее количество эндемиков	Число эндемиков только данной области
Крит	201	131	Северная Болгария	255	56
Греция	564	260	Южная Болгария	164	28
Циклады	133	33	Родопы	286	47
Фессалия	310	51	Добруджа	27	5
Эпир	163	12	Сербия	180	7
Корфу	36	3	Новый Базар	9	0
Албания	318	46	Черногория	210	20
Северная Македония	309	54	Босния	169	22
Южная Македония	234	19	Герцеговина	170	11
Атос	74	16	Далмация	160	25
Фракия	136	30	Южная Кроатия	80	7
Фракийские острова	11	1	Истрия	48	7

Из указанного общего числа видов 1114, или 17%, имеют широкое, почти космополитное распространение. Часть из них является сорняками, спутниками человека и его культур, часть связана в своем обитании с водоемами, болотами и пр. Исключая эти не поддающиеся анализу виды, мы можем остальные подразделить на элементы:

средиземноморский, центральноевропейский, альпийский и эндемичный.

Средиземноморские элементы составляют основное ядро флоры полуострова и в свою очередь могут быть подразделены на ряд категорий соответственно их распределению в пределах Средиземноморской области, принимая последнюю в широких, выше намеченных границах. Число видов, распространенных в этих последних границах, по подсчету Туррилла, равняется 495, растущих же только в пределах бассейна Средиземного моря 700. Часть, по всей вероятности наибольшая, из этих видов дифференцировалась на территории своего ареала из третичных родоначальных типов, остальные же, возникнув в восточной или, наоборот, западной части области, распространились в дальнейшем по всей ее территории. Общее же число видов, имеющих средиземноморское происхождение, исчисляется в 2377.

Если учесть, что бо́льшая часть балканских эндемиков имеет также средиземноморское происхождение, то будет совершенно очевидно, что мы и здесь имеем флору, развивавшуюся в пределах своей естественной области и только частично обогатившуюся видами, мигрировавшими в ее пределы из других областей.

Детализируя анализ средиземноморских видов, мы прежде всего констатируем, что только 40 из них имеют центром происхождения своего ареала западную [1] часть бассейна Средиземного моря, откуда они проникли на Балканский п-ов, тогда как 289 видов произошли в его восточной части. Эти цифры указывают на преимущественно восточносредиземноморский характер его флоры.

Более позднее покрытие Аппенинского п-ова морем делает понятным наличие видов, распространенных в западной части Средиземноморского бассейна и на Балканском п-ове, но отсутствующих на Аппенинском п-ове, [2] что свидетельствует о древности происхождения этих видов. Это же явствует из наличия балканских видов, представленных на Пиренейском п-ове викарными видами. [3] Согласно сопоставлению флор Пиренейского и Балканского п-овов, сделанному Турриллом, при почти тождественном числе их видов около 2340 являются общими для этих флор.

Но вместе с тем флоры Балканского и Аппенинского п-овов имеют и ряд общих видов. Часть из этих видов ограничена в своем распространении только этими двумя полуостровами, [4] другие же растут и вне их. Некоторые из последних видов являются западносредиземноморскими и достигают восточного предела своего распространения на адриатическом побережье Балканского п-ова, другие же, наоборот, далее Италии на запад не идут. Весьма вероятно, что мы имеем здесь виды, проникшие в пределы Италии, а быть может, и вообще распространившиеся по Средиземноморской области уже во второй половине третичного периода. Часть же из них может быть и более древнего происхождения — сюда относятся горные виды Аппенин, значительно раньше вышедших из-под вод моря, чем равнинные части полуострова.

[1] Примерами этих западносредиземноморских видов могут быть следующие. Pinus pinaster, Glyceria spicata, Narcissus pseudonarcissus, Ophrys scolopax, Coronilla valentina, Lupinus luteus, Medicago intertexta, Euphorbia spinosa, Tamarix gallica, Phillyrea angustifolia, 4 вида рода Cistus, тогда как Пиренейский п-ов имеет их 16, и др.

[2] Например, Hyacinthus amethystinus, Arceuthobium oxycedri, Saponaria glutinosa, Prunus prostrata, Astragalus lusitanicus, Lupinus hispanicus, Sibthorpia europaea, Scutellaria orientalis и др.

[3]

Пиренейский п-ов	Балканский п-ов
Rhododendron ponticum ssp. baeticum	R. ponticum
Merendera montana	M. attica
Thalictrum tuberosum	T. orientale
Prunus lusitanica	P. laurocerasus
Ruta rosmarinifolia	R. coronata
Daucus durieua	D. involucratus
Ramondia pyrenaica	R. serbica, R. Nathaliae.

[4] Pinus leucodermis, Colchicum Bivonae, Quercus macedonica, Saponaria calabrica, Potentilla apennina, Laserpitium garganicum, Scabiosa garganica и др.

Ряд видов вместе с тем с несомненностью указывает на наличие флористических связей между адриатическим побережьем Балканского п-ова и юго-восточной частью Аппенинского п-ова, подтверждая взаимоотношения между горным массивом Гаргано в Италии и Далмацией.

Полуостров Гаргано лежит на 42° ю. ш. и представляет собой возвышенность, достигающую 1614 м и не имеющую связи с Аппенинами. Между ним и далматским побережьем Балканского п-ова лежат мелкие острова — Тремити, Пианоза, Пелагоза, Лагоста и ряд таких же далматинских островов.

Возвышенность Гаргано, образованная известняками, имеет мезозойский возраст и от Аппенин отделяется плиоценовой долиной, в центре которой лежит Фоджиа. Эти обстоятельства и дают основание предполагать, что мыс Гаргано представляет собой остаток суши Адриатиды, связывавшей его с Балканским п-овом. Наличие в пределах этих полуостровов ряда видов, [1] распространенных на этих двух противолежащих частях побережья Адриатического моря, дает биологическое подтверждение этим предположениям. Кроме того, Бегино (Beguinot, 10), исследовавший флору Тремити и других указанных мелких островов, нашел, что из 444 дикорастущих на них видов 376, или 84%, произрастают также на Гаргано и в Далмации; вместе с тем 26 видов растут на островах и на Гаргано, но отсутствуют в Далмации; 17 видов растут на островах и в Далмации, но отсутствуют в Гаргано.

В южной Италии эти общие с Балканским п-овом виды часто бывают сосредоточены в определенных районах, соответствующих, как это показал Троттер (Trotter, 13), островам, представляющим собой южную Италию того времени, тогда как северная Италия была покрыта водами моря. Многие из этих связывающих Балканский п-ов и южную Италию видов имеют северную границу распространения в Албании (Markgraf, 32).

Тем не менее, существование материковой связи Балканского п-ова с южной Италией поперек Адриатического моря к мысу Гаргано не может считаться доказанным. Геологи, а также часть биологов (Markgraf, l. c.) считают, что существование этой группы видов с такими характерными ареалами объясняется наличием узкого соединения на месте Отрантского пролива и наличием в Адриатическом море архипелага островов, имевших флористические элементы, общие с Балканским п-овом. Часть этих островов в дальнейшем вошла в состав Италии.

Наиболее ясно выражена связь флоры Балканского п-ова с М. Азией. Туррилл насчитывает 685 видов, имеющих ареал, расположенный на восток от Балканского п-ова. К этому числу надо еще добавить виды, связывающие флору Балканского п-ова и Кавказа, многие из которых растут и в М. Азии, свидетельствуя о родственности этих флор. Сюда же должны быть отнесены и виды несомненно балканского происхождения, распространившиеся на восток. И те и другие Туррилл выделяет в особые категории. В совокупности получается целая флора, включающая около 1000 видов, что является великолепным биогеографическим подтверждением еще недавнего существования Эгейской суши, связывавшей Балканский п-ов с М. Азией в единое целое.

Эти малоазийско-балканские элементы можно подразделить на

[1] Haynaldia villosa, Asphodeline liburnica, Carpinus orientalis, Ostrya carpinifolia, Cytisus spinescens, Genista dalmatica, Euphorbia barrelieri, Lamium garganicum и др. (Stojanoff, 26).

две группы видов: первая и меньшая из них не произрастает в южной части Балканского п-ова и распространилась через северную часть Эгейской суши [1] из М. Азии во Фракию, южную Болгарию и Македонию или наоборот; вторая же, бо́льшая группа распространена на юге: в М. Азии, на Крите, в Греции и на Цикладах. [2] К первой группе относятся и кавказские типы, распространившиеся на запад этим же северным путем. Многие из этих видов широко распространены по Балканскому п-ову.

Относительно происхождения этой балкано-малоазийской флоры можно выдвинуть три предположения: 1) она представляет собой флору, некогда единую, развивавшуюся на связанной территории, охватывавшей Балканский п-ов, М. Азию и Эгейскую сушу, и оказавшуюся разорванной на две части в результате опускания последней; 2) она образована видами кавказско-малоазийского происхождения, распространившимися на запад; 3) она образована видами балканского происхождения, распространившимися на восток. С нашей точки зрения все эти три возможности имели место.

Кавказского элемента, т. е. представленного видами кавказского происхождения, растущими на Балканском п-ове, но отсутствующими в М. Азии, по существу нет. Туррилл приводит всего 13 таких видов, из которых часть должна быть исключена как не тождественная кавказским видам, остальные же, несомненно, будут еще найдены в М. Азии. Это указывает, что непосредственного соединения Балканского п-ова с Кавказом, помимо Крыма и Южной Украины — с одной стороны и М. Азии с другой, т. е. поперек Черного моря, не могло существовать.

Наоборот, количество видов, общих Кавказу, М. Азии и Балканскому п-ову, очень велико. Сюда же должны быть отнесены и древние средиземноморские типы — виды и роды, имевшие широкое распространение в Средиземноморской области в третичном периоде, а впоследствии уцелевшие лишь в немногих ее местах.

Из таких древесных видов могут быть названы: лавровишня (Prunus laurocerasus), лавр (Laurus nobilis), понтийский рододендрон (Rhododendron ponticum), в ископаемом состоянии найденный также и на о. Скирос (Anderson, 10), виды родов Carpinus, Ostrya, Celtis, Zelkova, Juglans, Zizyphus, Acer, Vitis и др.

То же можно сказать и в отношении Крыма: число крымско-балканских видов и разновидностей ничтожно (см. ниже). Но такие разновидности и виды не дают никаких оснований заключить о непосредственной связи Крыма и Балканского п-ова (за исключением северо-восточной его части) в третичном периоде, тем более, что флора М. Азии еще не исследована; это заставляет предполагать, что большинство из них еще будет найдено на ее территории.

В противоположность отсутствию ботанико-географических оснований, которые подтверждали бы непосредственную связь средней и южной частей Балканского п-ова с Крымом и Кавказом, связь с ними через М. Азию подтверждается многочисленными флористическими данными. [3]

[1] Например, Colchicum micranthum, Tulipa bithynica, Orchis sepulchralis, Quercus infectoria, Aristolochia hirta, Hypericum bithynicum, Cyclamen hyemale, Lavandula cariensis, Verbascum bithynicum и др.

[2] Например, Juniperus drupacea, Crocus Crewi, Ophrys anatolica, Matthiola bicornis, Cicer ervoides, Acer orientale, Jasminum humile, Achillea cretica и др.

[3] Например, в отношении связи Балканского п-ова с Кавказом: Orobus pallescens, Hypericum calycinum, Daphne pontica. В отношении Крыма, Кавказа и М. Азии: Juniperus excelsa и J. foetidissima, Asphodeline taurica, Galanthus plicatus, Pistacia mutica, Iberis taurica и др. Такое же распространение, но с добавлением южной Украины имеют: Potentilla taurica, Astragalus ponticus, Scabiosa micrantha и др.

Чтобы закончить рассмотрение средиземноморских элементов во флоре Балканского п-ова, необходимо еще остановиться на ее связи с флорой С. Африки. Такая связь несомненно существует, что видно, например, из сопоставления с флорой наиболее близких к Балканскому п-ову частей Африки, Триполитании и Киренаики, сделанных Туррилом на основании данных Дюрана и Баратта (Durand et Baratte). Из видов флоры только Триполитании (т. е. отсутствующих в Киренаике) 228 видов имеются и в составе балканской флоры, из них 71 вид растет в Греции (включая Крит и Циклады). Для Киренаики мы имеем 377 общих видов, из которых 261 растет в Греции. Видов, входящих в состав флор как Триполитании, так и Киренаики и общих с Балканским п-овом, 378, из них в Греции 268. Подводя итоги, мы видим, что Триполитания и Киренаика имеют 983 общих вида с Балканским п-овом, из которых 600 видов растут в Греции.

Останавливаясь теперь на вопросе, каким образом могла осуществляться эта связь, мы можем констатировать почти полное отсутствие видов, которые могли бы служить подтверждением наличия непосредственной связи Балканского п-ова и С. Африки. Примером немногих исключений является злак Haynaldia hordeacea, растущий в Марокко и Алжире и найденный в горах южной Греции. Его нахождение здесь, возможно, заносного характера. Другой злак Koeleria hispida, растущий в Алжире, Тунисе, Египте, Сицилии, Италии, Сардинии и Корфу, найден на Балканском п-ове в Занте и Этолии. Если бы не единичность случаев такого распространения, можно было бы говорить о связях с Африкой через соединение с Аппенинским п-овом и Тирренидой. Вся остальная масса общих с Африкой видов обнаруживает по своим ареалам связь через Сирию, Палестину, Кипр, юг М. Азии и, следовательно, через Эгейскую сушу. [1]

Разрывы ареалов, обусловленные выпадением Эгейской суши как связывавшего звена, обнаруживаются и при сравнении флор о-вов Крита и Кипра, имеющих почти тождественное количество видов (1433 и 1257), а также сходные орографические и климатические условия. Оба эти острова оказались изолированными от материка во второй половине плиоцена, а вместе с тем оборвалась связь Крита через Эгейскую сушу с Кипром. Но отражение былой связи их флор сохранилось в ареалах ряда видов, свойственных только Кипру и Криту [2] или же растущих, помимо последних, также и на Балканском п-ове и других прилегающих островах. [3]

Наконец, небольшое число видов растет на Балканском п-ове, в Сирии, Палестине или еще дальше на восток, но отсутствует в М. Азии, [4] что может быть объяснено или вымиранием здесь этих видов или ненахождением, что в связи с недостаточной изученностью флоры М. Азии более чем вероятно.

Альпийский элемент, понимая слово «альпийский» не в смысле высокогорный, а в смысле происхождения видов, связанного с Альпами, — представлен на горах Балканского п-ова, согласно подсчету Тур-

[1] Нижеследующие примеры выявляют связь именно такого рода (указаны лишь основные районы обитания): Fumaria macrocarpa (Киренаика, Палестина, Сирия, Крит Греция, Циклады, южная Македония, Далмация), Cistus parviflorus (Киренаика, Сицилия, М. Азия, Крит, Греция, Фракия), Fagonia cretica (Триполи, Киренаика, Испания, Марокко, Алжир, Тунис, Египет, Кипр, Крит).

[2] Crocus Veneris (возможно, также и в Греции), Zelkova abelicea, Centaurea cretica и др.

[3] Silene fruticosa (Сицилия, Греция, Кипр), Rhamnus graeca (Крит, Греция, Циклады, Кипр), Galium recurvum (Циклады, Кипр), Achillea cretica (Крит, Родос, Кипр) и др.

[4] Например (помимо Балканского п-ова), Ononis leiosperma (Сирия, Иран), Plantago squarrosa (Сирия, Палестина, Египет), Valeriana Kotschyi (Сирия, Иран) и др.

рилла, 281 видом. Очень характерной и выявляющей пути проникновения этих альпийских видов на Балканский п-ов является наибольшая сосредоточенность их в северо-западной части полуострова, в особенности в Черногории и Боснии, а также на Родопском массиве, и убывание их в южной части полуострова. Это хорошо иллюстрируют нижеследующие количества альпийских видов с севера на юг: южная Хорватия — 146, Босния — 171, Герцеговина — 127, Далмация — 71 (небольшое количество подходящих возвышенностей, климат выраженно средиземноморский), Черногория — 173, Албания — 108, Эпир — 28, Греция — 24, Крит — 1 (альпийская флора по существу отсутствует). Таким образом к югу от Албанских Альп количество альпийских элементов резко снижается.

Гаек (Haek, 29) в результате своего изучения флоры Фессалийского Олимпа в Греции пришел к выводу о полном отсутствии в ее составе альпийских видов северного происхождения. Согласно новейшим исследованиям этой флоры Стояновым и Иордановым (Stojanoff u. Jordanoff, 38), это не вполне подтвердилось, так как ими было найдено 13 видов альпийского происхождения и 7 арктического. Тем не менее слабая представленность бореальных элементов в этой флоре подтвердилась.

Характерно то, что бо́льшая часть родов, входящих в состав высокогорного пояса Фессалийского Олимпа, представлена и в нижних поясах его склона, что не может не вызвать предположение, что эти высокогорные виды выработались здесь же на месте из равнинной флоры еще в третичном периоде, по мере поднятия горных возвышенностей. В противоположность этому флора Альп лишь в незначительной степени образована видами, возникшими путем видоизменения низинных третичных видов. В основной своей массе она генетически носит смешанный характер, будучи образована видами различного происхождения, мигрировавшими главным образом с севера и востока.

То же самое надо сказать и о среднем поясе склонов Фессалийского Олимпа, в состав растительности которого входят каштан, дубы (Quercus pubescens и Q. cerris), Ostrya и др. Они, несомненно, представляют собой такие же аборигенные виды третичной флоры Средиземноморской области, как и расположенные у подножья Греческого Олимпа леса из Pinus Pallasiana и P. Heldreichii, Abies Borisiiregi и A. cephalonica с подлеском из Juniperus excelsa, Buxus sempervirens, Ilex aquifolium и др., носящих чисто средиземноморский характер.

Альпийские виды на Балканском п-ове обнаруживают во многих случаях разрыв ареалов, что говорит о более низком расположении снеговой линии во время ледникового периода, что дало возможность этим видам распространиться по более низким поясам горных склонов с одного горного массива на другой. В послеледниковое время эти виды вынуждены были подняться выше в горы, вследствие чего они оказались изолированными на отстоящих друг от друга горных массивах. Вторым объяснением может служить возможность переноса семян естественными факторами с одного горного массива на другой благодаря небольшим расстояниям между ними. Третья причина этого разрыва ареалов может заключаться в том, что виды, общие Альпам и Карпатам, без сомнения, проникли на Балканский п-ов не одним, а несколькими путями. Проникновение этих альпийских элементов на балканские возвышенности имело место во время ледникового периода. Обратное распространение балканских высокогорных растений в пределы Альп происходило в очень незначительных размерах и, должно быть, еще в третичном периоде, вследствие чего они в большинстве случаев представлены в Альпах теми же родами, но уже различными видами.

Балкано-европейский элемент включает виды, распространенные, помимо Балканского п-ова, в Центральной Европе, а также в южных районах В. Европы. Многие из этих видов имеются в Крыму, в особенности в его степной и предгорной частях, и на северном Кавказе. Назвать этот элемент во флоре Балканского п-ова европейским противоречило бы истории этих флор.

Третичная флора Центральной Европы была уничтожена во время ледникового периода и заселилась в послеледниковое время вновь по различным путям, одним из которых явился балканский. Этим путем проникли на север виды не только балканского происхождения, но и средиземноморские широко распространенные виды и виды балкано-малоазийские.

Общее количество относящихся сюда видов очень велико и, по Турриллу, достигает 920. Только очень незначительное количество из них, можно предполагать, произрастало в Центральной Европе и на Балканском п-ове до ледникового периода, например, пихта (Abies alba). Часть этих видов, преимущественно средиземноморского происхождения, проникла в Центральную Европу не с Балканского п-ова, а через Францию. С Балканского же п-ова распространились и виды в пределы степных районов Румынии и Венгрии (паннонский элемент), в степные районы южной Украины и далее на Восток; многие из них проникли и в пределы Кавказа. Нахождение этой категории балканских видов в Крыму может быть объяснено или проникновением их вокруг Черного моря с севера через Перекопский перешеек или же по существовавшему, вероятно, соединению между Добруджей и Тарханхутом и северной частью горного Крыма.

Балканские элементы объединяют виды, возникшие, без сомнения, на Балканском п-ове, но не являющиеся здесь эндемичными: они распространились за его пределы, хотя большей частью и не на большие расстояния. Таких видов Турриллу насчитывает 274. Характер их распространения и в пределах самого полуострова и вне его чрезвычайно разнообразен. На Балканском п-ове они или приурочены к отдельным его областям, или, наоборот, распространены по всему полуострову; вне его некоторые не идут дальше Венгрии, другие же, наоборот, распространились далеко на восток (М. Азия) и на запад (Италия).[1] Эта категория видов очень тесно связана с группой эндемичных элементов Балканского п-ова, к которой мы сейчас и перейдем.

Эндемичные элементы, не выходящие за пределы Балканского п-ова, представлены в его флоре 1754 видами. Из этого числа 853 вида распространены в двух или нескольких районах полуострова, тогда как 901 вид ограничены каким-либо одним районом. Приводимая карта, составленная Турриллом, рисует очень наглядно увеличение числа эндемиков в южной части полуострова в противоположность распространению альпийских видов, мигрировавших с севера и убывавших при продвижении в глубь Балканского п-ова.

Наибольшее количество эндемичных видов имеет Греция, во флоре которой имеется 564 балканских эндемика, из которых 260 видов, или 46%, ограничены в своем распространении Грецией. Еще выше это процентное соотношение для о. Крита, имеющего 201 эндемичный для Балканского п-ова вид, из которых 131, или 65%, ограничены в своем обитании Критом. По направлению к северу это процентное соотношение будет все больше убывать (например, Албания при 318 энде-

[1] Aegilops uniaristata — Италия, Phacelurus digitatus — М. Азия, Sesleria rigida — Банат, Венгрия, Трансильвания, Ornithogalum bucheanum — Бессарабия (Союз ССР), М. Азия, Crocus aureus — Румыния, Венгрия, М. Азия, Rumex triangularis — Италия, Сицилия, Paeonia peregrina — Кроатия, М. Азия, Anchusa Barrelieri — Италия; Трансильвания, Украинская ССР, М. Азия и др.

мичных видах имеет только 46 присущих ей эндемиков), что стоит в связи с меньшей изолированностью областей и большей возможностью для эндемичных видов распространяться за их пределы.

Анализируя эти эндемичные элементы, мы находим в них виды различных филогенетических категорий. Первую категорию образуют виды, систематически изолированные, не имеющие близких родственных связей в пределах рода или данной секции этого рода в составе балканской флоры. По Турриллу, таких видов 16.[1] Ко второй категории относятся виды тоже древнего, реликтового происхождения, но представленные на Балканском п-ове или соседних областях другими родственными видами.[2] Таких видов, по Турриллу, 275. Третью категорию образуют 128 также несомненно реликтовых видов, но систематически менее изолированных, представленных в соседних, смежных или в настоящее время изолированных областях викарными видами.[3] Сюда же должны быть отнесены виды, представленные на Балканском п-ове викарными эндемиками в более высоко расположенных поясах.[4] Все виды этих трех категорий палеоэндемики. Им может быть противопоставлена четвертая категория, наиболее многочисленная, представленная видами или разновидностями (microspecies), имеющими более молодой возраст и потому в большей своей части относящимися к неоэндемикам.

Реликты

Многие из эндемичных видов, которыми так богата балканская флора, представляют собой реликты, сохранившиеся в ее составе с третичного периода. Но, помимо этого, многочисленные виды, хотя распространенные и вне Балканского п-ова, но, без сомнения, представляющие собой также реликты, свидетельствуют о древности этой флоры.

Анализу балканских реликтовых элементов посвящено специальное исследование Стоянова (Stojanoff, 30), который установил известную локализацию реликтов на полуострове, являющуюся результатом прежних геологических и орографических условий. Первый из таких районов концентрации реликтов включает Истранджа-даг и Добруджу, а также побережье Черного моря, лежащее между ними. Этот район главным образом в своей южной части характеризуется влажными условиями обитания. Замечательной особенностью флоры этой восточной части Балканского п-ова является отсутствие основных, присущих ей реликтовых видов не только в западной, но и в центральной части полуострова. В большинстве случаев они не переходят за границу долины р. Марицы. Это может быть объяснено лишь тем, что во второй половине третичного периода рукав Понтийского моря, согласно геологическим данным, отделял эту часть полуострова от Родопских возвышенностей. Вследствие этого флора Болгарии имеет больше общих видов с западным Закавказьем, чем с Албанией.[5]

---

[1] Pinus peuce, Picea omorika, Lepidotrichum — монотипный эндемичный род с одним видом — L. Uechtritzianum, Forsythia europaea и др.

[2] Fibigia lunarioides (Циклады) и F. triquetra (Далмация, Кроатия) и др.

[3] Abies cephalonica, викарная A. Nordmanniana (Кавказ, северо-западная М. Азия), Merendera attica, викарная M. caucasica (Кавказ), Dioscorea balcanica, викарная D. caucasica и др.

[4] Chionodoxa cretica и Ch. nana (Крит) и др.

[5] Характерные реликты восточной части Балканского п-ова: Scilla bithynica (Закавказье, М. Азия), Fagus orientalis (Южные Родопы, Кавказ, М. Азия, Крым), Daphne pontica, Vaccinum arctostaphylos (М. Азия, Кавказ), Rhazya orientalis (Аравия, З. Азия; род включает всего два вида), Rhododendron ponticum (М. Азия, Закавказье), Smilax excelsa (Закавказье, Иран — южное побережье Каспийского моря).

Западный реликтовый район охватывает Македонию, Албанию, Фессалию, Эпир, западную Сербию, Черногорию, Далмацию, Боснию и Герцеговину. Он характеризуется многочисленными связями с флорой М. Азии, часто независимыми от аналогичных связей восточного и центрального районов. Количество реликтовых видов, общих западной части Балканского п-ова и Передней Азии, но в то же время отсутствующих в восточной части полуострова, очень велико.

Границей, отделяющей эту западную часть от центральной, служат бассейны рек Вардары и Моравы, представлявших собой в третичном периоде притоки Сарматского моря, препятствовавшего сообщению между собой этих разделенных частей полуострова, но не отражавшегося на связи с Передней Азией через Эгейскую сушу.[1]

Центральный реликтовый район включает центральную часть Балканского п-ова и возвышенности: Родопские, Рила, Пирин и прилегающие к ним. Ареалы реликтовых видов этого района отражают также прежние орографические условия, когда Сарматское море в момент своей наибольшей трансгрессии разделило Балканский п-ов по рекам Мораве и Вардару на две части. Переднеазиатские влияния, хотя и в меньшей степени, проявились и в этом районе, причем связь флор шла, как и в западном районе, с юга.[2]

Наконец, четвертый район образует Греция с п-овом Халкида. В нем, как мы видели, сосредоточено большое количество палеоэндемичных видов, обнаруживающих ясную связь с переднеазиатской флорой. Резкой границы между западным и греческим районами не существует.

Подводя итог всему изложенному, можно наметить следующие основные моменты в истории флоры Балканского п-ова. Дифференциация третичной флоры Средиземноморской области, наличие которой мы уже отметили выше, привела к образованию в пределах этой области ряда провинций. Балканская провинция, несомненно, выделилась уже с неогена. Здесь, так же как и в других частях Средиземноморской области, совершенно очевидно наличие основного ядра средиземноморских флор и выработка из него в пределах самого Балканского п-ова новых элементов флоры, оставшихся в пределах полуострова и образовавших часть его многочисленных эндемиков или распространившихся за его пределы. Таким образом, несомненно, что Балканский п-ов явился одним из центров формирования флоры Средиземноморской области. Но будучи центром видообразования, Балканский п-ов является и одним из важнейших центров сохранения реликтовых элементов средиземноморской флоры. При этом различный возраст реликтовых элементов выявляет различные этапы в истории этой флоры. Так, например, замечательная реликтовая ель (Picea omorika), растущая в западной Сербии и восточной Боснии, согласно исследованиям Стефанова (29) близка к восточноазиатским видам (центральный Ки-

---

[1] Характерные реликты западной части Балканского п-ова и Передней Азии — Juniperus drupacea (Греция, Фессалия, Сирия, Киликия), J. foetidissima (Греция, Фессалия, Эпир, Албания, Македония — Кипр, М. Азия, Крым), Brassica cretica (Крит, Греция, Эпир, Македония—М. Азия, Крым, Греческий архипелаг), Prunus prostrata (Македония, Далмация, Босния, Герцеговина, Албания, Эпир, Фессалия, Греция, Крит — М. Азия, Кавказ, Иран, Сардиния, южная Испания, С. Африка). Характерные реликты западной части Балканского п-ова, но имеющие ареал, разорванные части которого или ареал родственных видов расположены и вне Передней Азии: Dioscorea balcanica (Македония, Албания — родственен Кавказу), Sibiraea croatica (Кроатия, Герцеговина — родственен Алтаю), Coronilla juncea (Далмация—мыс Гаргано в Италии), Forsythia europaea (родственна В. Азии), Wulfenia Baldacci (Албания) и W. carinthiaca (Черногория, Албания — остальные виды рода в Передней Азии и Гималаях), Ramondia serbica и R. Nathaliae (Сербия, Македония, Албания, Эпир), R. Heldreichii (Фессалия — родственный вид в Пиренеях, родственные роды в В. Азии).

[2] Из числа реликтов этого района можно указать на Haberlea rhodopensis.

тай, Гималаи), в особенности к гималайской Picea spinulosa. Близкие к ней формы известны из третичных отложений Европы и Азии. Не менее замечательная сосна — Pinus peuce из Болгарии, Македонии, Албании и Черногории родственна и с трудом отличима от гималайской сосны (Pinus excelsa). Каштан (Aesculus hippocastanum), дикорастущий в Фессалии, Эпире и на Балканском хребте в Болгарии, родственен Ae. indica и Ae. punduana из Гималаев, Ae. chinensis из Китая, Ae. dissimilis и Ae. turbinata из Японии. Lathraea rhodopea, эндемик Родопских возвышенностей, почти не отличим от японской L. japonica. Платан (Platanus orientalis), дикорастущий от Балканского п-ова до Гималаев, родственен североамериканскому платану P. occidentalis. Замечательные эндемичные виды родов Ramondia, Jankaea и Haberlea из семейства Gesneriaceae родственны видам этого семейства из Индии и Малезии. В Европе род Ramondia представлен только одним видом на Пиренеях — R. pyrenaica.

Эти примеры, число которых можно во много раз увеличить, свидетельствуют о наличии в составе балканской флоры древнего ядра флоры, сложившегося в отдаленное время существования однородной флоры от Европы до В. Азии.

Другие элементы флоры Балканского п-ова, как мы видели, отражают более поздние моменты в истории средиземноморской флоры, когда Балканский п-ов составлял единое целое с Передней Азией или находился в соединении с южной Италией, имея с ними общую флору.

Наконец, третья группа элементов обнаруживает проникновение в пределы Балканского п-ова видов, возникших в западной части Средиземноморской области, или с востока из Западной и Восточной Азии, а также в сравнительно незначительном количестве с севера. При этом проникновение с севера этих мезотермных [включая и ель (Picea excelsa)] и микротермных элементов, как это показал Стефанов (27), должно быть отнесено к доледниковому времени.

Во время покрытия ледниками Северной и Средней Европы Балканский п-ов был одним из главнейших мест, где сохранилась третичная растительность. Поэтому не следует считать, как это обычно делается, что сюда «отступила с севера аркто-третичная флора», чтобы потом отсюда вернуться, хотя и не в полном составе, на свои прежние обитания. Третичная флора Европы, за исключением немногих реликтовых местообитаний, погибла и восстановилась частично вновь в результате миграций на север видов из центров не отступления, а сохранения древней флоры.

Это продвижение балканских элементов на север в области с более холодным климатом, на территории засушливой Паннонской низменности, еще недавно образовывавшей дно моря, сделалось возможным в результате ксерофитизации флоры Балканского п-ова, утратившей к этому времени под влиянием все увеличивавшейся засушливости климата большинство своих гигрофитных элементов.

Малая Азия

Малая Азия представляет собой полуостров Азии, лежащий между Черным и Средиземным морями. На западе он почти соприкасается с Балканским п-овом, будучи отделен от него узким и заполненным островами Эгейским морем, небольшим Мраморным морем и напоминающими скорее русла рек, чем проливы, Дарданеллами и Босфором. Таким образом, М. Азия вместе с Балканским п-овом образует лишь слегка прерванную перемычку, соединяющую Ю.-З. Азию и Ю. Европу. По этой же перемычке тянется цепь складчатых гор с востока из Азии в пределы Ю. Европы.

М. Азия почти сплошь заполнена горными хребтами и плато с относительно небольшими лежащими между ними долинами. Эти горные системы на востоке непосредственно связаны с возвышенностями Армении, а через их посредство и с возвышенностями Ирана. Отроги этих гор проникают также в пределы северной Сирии.

В то время как южная и северная береговые полосы М. Азии очень мало развиты, западное ее побережье изрезано бесчисленным количеством бухт и заливов. Многочисленные острова различной формы и величины, лежащие между западным побережьем М. Азии и Грецией, представляют собой остатки еще недавно опустившейся Эгейской суши. Эти острова в геологическом отношении имеют теснейшие связи с М. Азией. Босфор и Дарданеллы представляют собой опустившиеся речные долины: первый имеет в ширину всего около 500 м, вторые—1500 м при глубине в 120 м.

Береговые горные хребты, Понтийский на севере и Тавр между Киликией и Лидией на юге, явились весьма важными убежищами для третичной флоры, вследствие чего они имеют большое ботанико-географическое значение.

Центральная часть М. Азии представляет собой обширное горное плато, местами нарушаемое возвышающимися горными кряжами. На западе высота его составляет 800—900 м н. у. м., к востоку же она все более повышается, достигая, в конце концов, 1300—1400 м. С севера, юга и востока это плато ограничено горными хребтами, намного превышающими его на большей части своего протяжения.

Такой характер рельефа определяет собой и условия климата, в особенности влажности. Краевые возвыщенности удерживают бо́льшую часть влаги, доставляемой окружающими М. Азию морями. Так, количество осадков на северном побережье составляет близ Ризе 2430 мм в год, близ Трапезунта — 820 мм, близ Керасуна — 1374 мм, близ Самсуна — около 700 мм, тогда как в Анкаре выпадает всего 236 мм, а в Конии — всего 180 мм. Наибольшее количество осадков выпадает зимой и весной; июль и август являются наиболее засушливыми и жаркими месяцами. Средняя годовая температура для района Смирны составляет 18.7° С.

Геологическая история М. Азии вкратце может быть обрисована следующим образом (Philipson, 18). Общее покрытие ее морем продолжалось до нижнего карбона включительно. В верхнем карбоне вышли из-под вод моря восточная и северная части М. Азии. Покрытие морем западной части полуострова продолжалось до пермского периода.

В мезозое трансгрессии моря в разное время заливают различные части М. Азии. Во время верхней юры и верхнего мела море покрывает северную и западную ее части. В верхнем мелe море расширяется, захватывая и восточную часть М. Азии, с верхнего карбона (быть может, лишь с перерывом в триасе) представлявшую собой сушу.

В конце эоцена и во время олигоцена всю М. Азию и Иран, от Сирии на юге и до восточно-понтийской дуги на севере, захватывают складчатые горообразовательные процессы, связанные с происходившими в это время и на Кавказе.

В миоцене Средиземное море, начиная с аквитанского яруса, покрыло южную береговую зону М. Азии, а также Кипр, и проникло от Армении в ее современную центральную часть. В это же время пресноводные озера образовали целую сеть в пределах западной части М. Азии. Северная и восточная части М. Азии в нижнем плиоцене представляли собой сушу, но в верхнем миоцене и они вместе с Сирией и Месопотамией на непродолжительное время были покрыты морскими водами, что указывает на незначительную их разницу в высоте над уровнем моря в то время.

После миоцена бо́льшая часть М. Азии превратилась в сушу, что сопровождалось вторичными складкообразованиями. В плиоцене (левантийские слои) целая сеть пресноводных озер, существовавших еще с миоцена на западе, покрыла М. Азию, Эгейскую сушу и Фракию, чередуясь с выступавшими над их поверхностью многочисленными гористыми островами и полуостровами. Только южное побережье, от Киликии до восточной Ликии, и восточно-понтийские возвышенности оставались вне этих озер.

В плиоцене, как и в миоцене, продолжаются горообразовательные процессы, вследствие чего существовавшие гористые острова еще больше выступают над поверхностью озерных вод; поднимаются и новые острова. В конце плиоцена озера, наконец, высыхают. Наступает период господства суши, во время которого горы достигают современной высоты. В конце ледникового периода окончательно устанавливаются соотношения суши и моря, существующие до настоящего времени.

Формирование современной береговой линии М. Азии, связанное с опусканием Эгейской суши и образованием Дарданелл и Босфора, а также отделение Кипра должны быть отнесены к началу четвертичного периода. Морены с несомненностью свидетельствуют о наличии на горах М. Азии ледников и расположении снеговой линии на высоте 2200 м н. у. м. Языки ледников спускались до 1900 м.

Геологические данные свидетельствуют также о неоднократных сменах влажного климата засушливым. Во время ледникового периода должны были существовать плювиальные климатические условия.

Эти изменения рельефа и распределения суши и моря, а также и сопровождавшие их изменения климата должны были оказать чрезвычайно сильное воздействие на растительность. К сожалению, до настоящего времени флора М. Азии, так же как Месопотамии и Ирана, лишь

частично исследована. Список видов Чихачева для М. Азии и данные, относящиеся к Передней Азии во «Флоре Востока» Карла Коха и Буассье, являются далеко не исчерпывающими и, следовательно, не дают полного представления о составе этой флоры. Ботанико-географического описания и анализа ее также не существует, а между тем как раз в флоре Передней Азии и лежит ключ к пониманию истории развития флор Крыма и Кавказа, с одной стороны, и Балканского п-ова, а также отчасти и западной части Средиземноморской области — с другой. Ввиду этого нам остается отметить лишь то, что дают отдельные, небольшие работы, имеющие отношение к истории этой флоры.

Останавливаясь сначала на северной, черноморской части М. Азии, необходимо отметить работу Гандель-Маццетти (Handel-Mazzetti, 09), посвященную району Трапезунта. Эта работа дала ряд очень ценных указаний на нахождение в пределах М. Азии видов, восточными пределами распространения которых считался Кавказ.

Кроме того, эта работа содержит очень ценные и интересные подтверждения генетической близости типично средиземноморской и колхидской флор.

Прилегающее к Кавказу черноморское побережье М. Азии отличается таким же влажным климатом, как и западное Закавказье. Описания Гандель-Маццетти его растительности показали наличие здесь непосредственного продолжения каштановых и буковых лесов Закавказья с тем же подлеском из самшита (Buxus sempervirens), рододендроном (Rhododendron ponticum), лавром (Laurus nobilis), падубом (Ilex aquifolium), дафной (Daphne pontica), вьющимися Hedera colchica и Smilax excelsa и многочисленными травянистыми растениями. Совпадение влажных климатических условий с этим типом растительности лишний раз убеждает нас в том, что мы имеем здесь реликтовые леса третичного периода, имевшие широкое распространение по Средиземноморской области и по склонам Альп, о чем свидетельствуют ископаемые остатки понтийского рододендрона в геттичерской брекчии в Тирольских Альпах.

О распространенности этого типа растительности широко по Средиземноморской области свидетельствует, как мы это видели, присутствие этой же растительности, а отчасти и тех же видов на черноморском побережье Балканского п-ова, в районе Истранджа-дага и на атлантическом побережье Пиренейского п-ова. Экологически тот же тип растительности представлен и на островах Макаронезии, обнаруживая и несомненные систематические связи, благодаря наличию близких замещающих видов, как, например, Ilex perado, замещающий I. aquifolium, Vaccinium maderense — V. arctostaphylos.

Но, помимо того, растительность этого же понтийского побережья М. Азии указывает на те видоизменения, благодаря которым этот субтропический, влажный тип растительности превратился в средиземноморский. Уже на склонах этого же Понтийского хребта, в нижнем поясе — до высоты 400—600 м н. у. м., среди колхидского сочетания видов вкраплены средиземноморские ксерофитные травы и кустарники, но если в 12 км от Трапезунта углубиться в ущелье Каланема-Дере, то можно убедиться в том, что юго-западный склон его покрыт чисто средиземноморской растительностью, тогда как на противоположном склоне типичная колхидская растительность. На южном склоне растет лес, образованный таким типичным для Средиземноморской области деревом, как пиния (Pinus pinea) с подлеском из крымского ладанника (Cistus tauricus), фисташки (Pistacia palaestina) и можжевельника (Juniperus oxycedrus). Другим типом растущего здесь средиземноморского леса являются сочетания растительности с земляничным деревом

(Arbutus andrachne). Каменистые места и скалы поросли кустарниковой зарослью типично средиземноморского типа.[1]

Эта примесь средиземноморских элементов или наличие отдельных участков средиземноморской флоры являются несомненными результатами условий меньшей влажности. Такие изолированные участки средиземноморской флоры встречаются в зависимости от экологических условий в различных местах побережья. В частности, в долине по среднему течению Олты-чая, вблизи нашей теперешней границы с Турцией, мы находим опять то же сочетание растительности. Ботанико-географическое исследование было произведено здесь Д. И. Сосновским (15), пришедшим к выводу, что близкий к средиземноморскому характер климата дал перевес ксерофильным типам, определяющим собой всю растительную физиономию страны. Но если здесь, в Олтинском округе, преобладают чисто малоазийские и армянские ксерофиты, в соседнем с ним Артвинском округе, по среднему течению Чороха, мы находим опять виды, характерные и для других частей Средиземноморской области, как пинию (Pinus pinea), земляничное дерево (Arbutus andrachne), филлирею (Phillyrea Vilmoriniana), ладанники (Cistus tauricus и C. creticus) и ряд травянистых видов. Такие острова средиземноморской флоры среди типичной колхидской растительности встречаются и дальше к северу, в пределах уже западного Закавказья. Например, между Гаграми и Пицундой, где мы опять находим Arbutus andrachne, вереск (Erica arborea) и др., к северу от Туапсе до района Новороссийска и Анапы, где флора почти утрачивает все свои колхидские элементы и приобретает чисто средиземноморский, приближающийся к флоре Крыма, характер (Малеев, 31). Такие внезапные смены гигрофитной растительности ксерофитной не случайны, а находятся в связи с климатическими условиями, приобретающими черты засушливого, средиземноморского климата. Мы имеем здесь наглядную картину дифференциации колхидской или — что то же самое — третичной флоры в средиземноморскую, что было отмечено в свое время Кузнецовым (91). К сожалению, все анализы флоры в этом отношении сделаны преимущественно на древесных видах. Травянистые виды, подвергшиеся в значительно меньшей степени воздействию человека, выявили бы этот процесс превращения третичной флоры в средиземноморскую еще в гораздо большей степени.

Обращаясь теперь к центральной части М. Азии, мы можем составить себе представление о ней на основании «Флоры Анкары», Краузе (Krause, 34), включающей 650 видов. Анкара лежит в горно-степной области центральной Анатолии, характеризующейся сухими климатическими условиями — среднее годовое количество осадков равняется всего 280 мм, выпадающих преимущественно весной. Этим определяется ксерофитный характер растительности, почти лишенной лесов. Леса из Pinus Pallasiana и Abies Bornmülleri, переходящие в можжевеловый лес из Juniperus excelsa и J. foetidissima, имеются лишь в северной части вилайета Анкара, образуя южную окраину северной лесной зоны М. Азии. В окрестностях самой Анкары имеются остатки сосновых и дубовых лесов, свидетельствующие о происшедшем, очевидно в результате уничтожения человеком, сокращении лесной площади.

Эта флора имеет мало общих элементов с колхидской флорой, а также с флорой хребта Тавра в южной части М. Азии. Наибольшие ее связи находятся к востоку в Армении, Иране и Средней Азии, но,

[1] В составе ее мы находим: Juniperus oxycedrus, Ficus carica, Celtis australis, Cistus tauricus, Rhus coriaria, Paliurus spina Christi, Pyracantha coccinea, Psoralea bituminosa, Dorycnium herbaceum, Coronilla cappadocica, Convolvulus cantabrica, Teucrium chamaedrys, Centaurea iberica, Ruscus aculeatus, Smilax excelsa и др.

помимо того, ряд видов ограничен в своем распространении этой центральной Анатолийской областью [1].

Таким образом, мы имеем здесь третью, после колхидской и типично средиземноморской, стадию эволюции средиземноморской флоры в направлении ее дальнейшей ксерофитизации, что лишний раз, вопреки мнению Краузе, доказывает правильность отнесения центральной части М. Азии, Армении, Ирана и Средней Азии в состав Средиземноморской области как конечной фазы ее эволюции от субтропической флоры к пустынной.

Весьма важный в истории флоры области Черного моря хребет Тавр описан Котши (Kotschy, 58), но без каких-либо ботанико-географических выводов. В приводимом им списке мы находим относительно небольшое число видов, широко распространенных в Европе, часто до Скандинавского п-ова. Вся остальная их масса представляет собой средиземноморские виды, произрастающие до Пиренейского п-ова или не идущие на запад дальше Италии, или распространенные от Крита и Кипра на восток, или, наконец, ограниченные в своем распространении М. Азией. Но вместе с тем Тавр хранит и много реликтовых элементов, свидетельствующих об иных климатических условиях М. Азии, как элементы колхидской флоры: Fagus orientalis, Pterocarya fraxinifolia, Rhododendron ponticum и R. caucasicum и др., и об иных связях М. Азии со странами, окружающими Черное море, как, например, такие виды, как Draba cuspidata и Orchis Comperiana, растущие, помимо Тавра, еще лишь в южном Крыму.

Краузе (34) в интересной работе, посвященной растительности северо-восточной М. Азии, наглядно показал процесс видоизменения малоазийской флоры от колхидского типа ее северного побережья в пустынный тип центральной части, пересекшей М. Азию от Кайсери до Самсуна на северном ее побережье. Колхидская флора северного побережья с уже отмеченными вкраплениями типично средиземноморской флоры при переходе в глубь страны постепенно видоизменяется, причем эти вкрапления более ксерофитной флоры начинают все более и более доминировать. Буковые леса сменяются сосновыми лесами из Pinus Pallasiana и дубовыми лесами из Quercus cerris, Q. carduchorum и Q. pubescens с примесью груши — Pirus elaeagrifolia и колючих кустарников, как Crataegus orientalis и C. tanacetifolia и др.

Дальше всего в глубь горной степи заходят насаждения из древовидного можжевельника (Juniperus excelsa), сохранившегося здесь на скалистых обнажениях лишь в виде групп деревьев, но дальше к югу, на северных склонах Киликийского Тавра, он опять образует леса. В этих пограничных с безлесными пространствами М. Азии местах сопутствующая можжевельнику травянистая растительность уже мало отличается от горно-степной растительности. Горное плато центральной части Азии совершенно лишено древесной растительности. Кустарниковая и травянистая растительность состоит исключительно из ксерофитных видов.

Дальнейшее видоизменение флоры связано с переходом к солончаковым степям и пустыням. Галофиты, населяющие их, в видовом отношении мало отличаются от береговой флоры М. Азии, свидетельствуя лишний раз о том, что высота над уровнем моря и климатические условия оказывают на них мало влияния. Только сравнительно небольшая часть этих галофитов представляет собой виды, распространенные далее на восток в глубь Армении, Ирана и Средней Азии.

Вместе с тем мы имеем здесь наглядный пример не только видо-

[1] Crocus acyrensis и C. suterianus, Gypsophila Wiedemanni и G. eriocalyx, Ranunculus argyreus, Astragalus micropterus и A. panduratus, Vicia caesarea и V. anatolica, Haplophyllum Lindsayi и др.

изменений средиземноморской флоры в пределах одной страны, но и широкого распространения ксерофитной, в частности галофитной, флоры с побережий в глубь страны, на территорию, еще недавно являвшуюся морским дном. Современные соотношения во флоре М. Азии, острова гигрофитных видов среди ксерофитной растительности, указанные остатки некогда, очевидно, широко распространенной на Киликийском Тавре колхидской флоры, что подтверждается в настоящее время нахождением восточного бука на г. Аманус, на границе между Тавром и Антитавром (Benrhard, 38), сокращающим разрыв между обитанием древесной растительности на севере и юге с 200 до 40 км, говорят еще и о существовании в прошлом более влажных условий климата М. Азии. В дальнейшем, вплоть до настоящего времени, климат становится все суше и суше. Ксерофитизация флоры М. Азии представляет собой лишь звено в общем процессе ксерофитизации флоры Средиземноморской области в целом.

Кипр

Остров Кипр расположен в восточной части Средиземного моря, в 74 км от южного побережья М. Азии, в 96 км от западного побережья Сирии и в 313 км от Египта. Максимальная его длина 224 км, а ширина 96 км. Глубина моря у южного побережья М. Азии, превышающая обычно 2000 м, между Кипром и заливом Александретты (глубиной менее 100 м) достигает всего 600 м.

Южная и северная оконечности острова заняты двумя параллельными хребтами, представляющими собой продолжение горных цепей Сирии. Высшая их точка — вершина Хионистра — достигает 1953 м н. у. м. Между этими двумя хребтами во всю ширину Кипра расположена низменность — Мессариа, низшая точка которой лежит на высоте 161 м. В случае поднятия моря на такую высоту Кипр разделился бы на два острова. Как это было показано Зюссом, эта низменность с тектонической точки зрения является продолжением соответствующей долины Оронтес в Сирии.

Возвышенности Кипра образованы меловыми, эоценовыми и миоценовыми отложениями. Низменность же Мессариа несет песчаники, конгломераты, известковые туфы и аллювий плиоценового и четвертичного времени.

Средняя годовая температура в низменной части острова достигает 20°, превышая таковую М. Азии. Она лишь незначительно ниже средней годовой температуры Сирии (Бейрут, 20.4°) и Египта (Александрия, 20.5°). Наиболее жаркие месяцы — июль и август, наиболее холодный — январь, средняя годовая температура которого у побережья составляет 11.1—12.1°, а внутри острова 9.7°.

Климат Кипра отличается сильной засушливостью. Средние годовые количества выпадающих осадков для различных частей острова и для различных лет колеблются между 240 и 600 мм в год. Наибольшее количество осадков выпадает зимой.

Возвышенности Кипра появились над уровнем моря, повидимому, к концу миоцена. Поднятие острова, прерывавшееся трансгрессиями моря, продолжалось в последующее время. В середине плиоцена восточная часть Средиземного моря превратилась в узкий залив, проникавший южнее Кипра в пределы Сирии. В это время Кипр составлял единое целое с Сирией и М. Азией, еще соединенной в это время с Балканским п-овом. В конце плиоцена море не только отделило Кипр от материка, но и залило его низменную часть —Мессарию, разделив его на два острова. Только в четвертичном периоде Мессария выступила из-под вод моря, и Кипр принял современные очертания.

Голмбое (Holmboe, 14), автор монографии, посвященной растительности Кипра, из которой взяты приводимые ниже данные, нашел в туфах первой половины четвертичного периода остатки листьев. Согласно его определениям, они принадлежали следующим видам: смилаксу (Smilax aspera), инжиру (Ficus carica), лавру (Laurus nobilis), платану (Platanus orientalis), вероятно, рожковому дереву (Ceratonia siliqua) и крушине (Rhamnus oleoides). Все эти виды произрастают и сейчас на Кипре, но массовое нахождение листьев платана и лавра указывает на то, что они образовывали сплошные лесные насаждения, тогда как в настоящее время эти деревья представлены

одиночными экземплярами. Очевидно, образование этих туфов относится ко времени более влажного климата на Кипре, имевшего место во время плювиальной эпохи, соответствовавшей времени наступания ледников в умеренной Европе и Азии.

Современная флора Кипра, по данным Томсона (Thompson, 06), состоит из 1170 видов. Видовой состав носит типично средиземноморский характер. Согласно анализу Голмбое, в нем можно выделить следующие группы видов. Основную группу составляют виды, ареал которых или главная его часть сосредоточены в Передней Азии[1] (М. Азия, Сирия, Палестина, Аравия и прилегающие области, в том числе Кавказ). Немногие из них встречаются также в С. Африке, главным образом в Египте и Триполи. К этой же группе должны быть отнесены виды, растущие на Кипре и в М. Азии, но не найденные ни в Сирии, ни в Палестине.[2]

Этот основной элемент флоры Кипра служит ясным доказательством его связи в прошлом с М. Азией. Об этом же говорит и вторая группа[3] видов, у которых ареал продвинут на запад — Балканский п-ов, острова Крит, Родос и др., некоторые виды достигают Италии или идут еще дальше на запад, вплоть до Пиринейского п-ова. Многие из них входят в состав флоры М. Азии, произрастая преимущественно в ее западной части, и имеют на Кипре восточный предел своего распространения.

Эндемичные элементы[4] на Кипре представлены, по данным Голмбое, 69 видами, 14 подвидами и 6 разновидностями. Весьма вероятно, при более детальном ознакомлении с флорой М. Азии окажется, что они входят в состав ее флоры, но несомненно также, что дальнейшее исследование флоры Кипра выявит в ее флоре еще новые эндемичные виды.

Большинство эндемичных видов имеет тесные родственные связи с видами Передней Азии и Балканского п-ова, что указывает на относительно недавнюю изоляцию от них Кипра. Так, например, ливанский кедр, представленный на Кипре эндемичной разновидностью var. brevifolia, растет в Сирии и М. Азии (Тавр) и представлен близкими видами на Гималаях и в С. Африке; Satureia Troodi очень близка к эндемичной на Корсике S. corsica, а также S. piperelloides в М. Азии.

Разрывы ареалов многих видов, растущих на Кипре, наглядно отражают этапы истории флоры Средиземноморской области, которые мы уже неоднократно отмечали. Так Styrax officinale, распространенный в восточной части Средиземноморской области, близок к S. californicum Калифорнии и прилегающих районов С. Америки; уже упомянутый Liquidambar orientalis имеет ближайших родичей: L. formosana — в В. Азии и L. styraciflua в С. Америке, будучи очень близким к третичному виду L. europaea; Fagonia cretica, распространенная в Средиземноморской области от Сирии и Аравии до Испании, растет также и на Канарских о-вах; ряд видов флоры Кипра, распространенных по всей Средиземноморской области до Пиренейского п-ова и С. Африки, отсутствует, как мы это уже видели при рассмотрении балканской флоры, в Италии.

Интересно в заключение отметить исторические данные о расти-

[1] Например, Pirus syriaca, Prosopis Stephaniana, Vicia palaestina, Convolvulus coelesyriacus, Onosma giganteum, Origanum syriacum, Scrophularia sphaerocarpa, Cephalaria syriaca, Crepis palaestina.

[2] Например, Liquidambar orientalis, Viola Heldreichiana, Veronica ixodes.

[3] Ophioglossum lusitanicum, Crocus Veneris, Cardamine graeca, Rhamnus oleoides ssp. graecus, Cistus monspeliensis и C. parviflorus, Anthemis cretica и др.

[4] Cedrus libani var. brevifolia, Colchicum Troodi, Allium Willeanum, Ornithogalum pedicellare, Hyacinthus Pieridis, Gladiolus triphyllos, Iris cypriana, Silene laevigata и S. galataea и др.

тельности Кипра. Так, по свидетельству Страбона и других греческих писателей, в древности Кипр был покрыт мощными лесами, которые еще за 1400 лет до н. э. использовали для надобностей Египта. Значительная часть флота Александра Македонского была построена из кипрского леса. Имеются свидетельства о том, что кедровые леса, сейчас представленные всего несколькими тысячами деревьев лишь в одном, наиболее недоступном районе горного хребта в юго-западной части Кипра, занимали в древности значительную площадь, но уже за 300 лет до н. э. были объявлены под защитой правительства Кипра.

Из исторических данных о культурных растениях Кипра интересно отметить изображения, выгравированные на найденном древнем серебряном блюде, а также свидетельство Теофраста о произрастании тут в древности финиковой пальмы, которая уже и тогда не давала здесь зрелых плодов.

Кавказ

Кавказ представляет собой перешеек между Черным и Каспийским морями, связывающий В. Европу с Передней Азией. По площади он несколько меньше Пиренейского п-ова. По своей орографии, геологическим, почвенным и климатическим условиям он представляет большое разнообразие, сказывающееся и на его растительности.

Кавказ в своей средней части делится Большим Кавказом на две части: северную, или Предкавказье, и южную, или Закавказье. Главный Кавказский хребет тянется с северо-запада на юго-восток и представляет собой систему складчатых горных хребтов. Как от северного, так и от южного его склонов отходит ряд боковых отрогов. Из его вершин Эльбрус достигает 5629 м, Казбек — 5043 м. Верхний пояс значительной части хребта покрыт вечным снегом, дающим начало многочисленным ледникам, сползающим в пределы лесов, одевающих его склоны.

В пределах Закавказья расположена сложная горная система, называемая Малым Кавказом, состоящая из ряда хребтов и плоскогорий. Малый Кавказ простирается от берегов Черного моря до нижнего течения Аракса и связан с Главным хребтом посредством Месхийского хребта, разделяющего бассейны рек Риона и Куры. Система хребтов Малого Кавказа совершенно независима от Главного хребта и является продолжением горных складок хребтов М. Азии и Ирана. Она представляет собой по существу северную часть Армянского нагорья.

Закавказье подразделяют на западное Закавказье, занимающее Черноморское побережье от турецкой границы до района Новороссийска, и восточное Закавказье, расположенное к югу от Большого Кавказа.

Геологическая история Кавказа в настоящее время достаточно хорошо исследована. Основным моментом в этой истории, который следует отметить с самого начала, является независимость развития Малого Кавказа и Большого Кавказа, основную часть которого составляет Главный хребет. Малый Кавказ представляет собой, по существу, часть Передней Азии, находившуюся с ней всегда в соединении и отделенную до середины третичного периода от Большого Кавказа морским проливом. Только в конце миоцена, в мэотический век, этот пролив исчез, и Большой Кавказ объединился с Малым Кавказом.

Большой Кавказ окончательно выступает из-под моря в конце мелового периода в виде острова, вытянутого вдоль Главного хребта. Происходившие в течение первой половины третичного периода трансгрессии и регрессии моря то увеличивали, то уменьшали размеры этого острова. В течение всего третичного периода происходит формирование кавказских гор, которые лишь к началу четвертичного периода приобретают окончательно свой современный облик. Но все же несомненно, что Большой Кавказ еще раньше миоцена был соединен с Передней Азией, так как иначе невозможно было бы объяснить наличие ископаемых остатков растений в олигоценовых отложениях Северного Кавказа (например, Майкопа).

С исчезновением в конце миоцена пролива, отделявшего Большой Кавказ от Переднеазиатской суши, включавшей, как мы видели, и Малый Кавказ, — он входит с ней в соединение, превращаясь в ее полуостров.

На севере в течение всего этого времени, вплоть до первой половины плиоцена существовал широкий морской пролив, отделявший Большой Кавказ от Южнорусской суши. Только в кимерийский век между ними устанавливается широкое материковое соединение, которое уже в следующий, куэльницкий, век вновь обрывается в результате новой трансгрессии моря и возобновления пролива, соединявшего Черное и Каспийское моря. Только к самому концу третичного периода, а по последним данным, вероятно, только в четвертичном периоде, опять восстанавливается на севере материковое соединение и Кавказ превращается в перешеек между Южнорусской сушей и М. Азией.

Эти геологические данные имеют чрезвычайно важное значение для истории флоры Кавказа, так как они исключают возможность проникновения в его пределы до середины плиоцена флористических элементов с севера.

Разнообразие климата Кавказа определяется на западе и на востоке положением его между двумя морями, наличием обширных степных пространств на севере, а на юге — высоких сухих плоскогорий. К этому необходимо еще добавить наличие высоких горных хребтов, оказывающих большое влияние на климат Кавказа. Центр наибольшего охлаждения Кавказа находится в пределах Армении, где между Ереваном и Карсом средние январские температуры падают до —14.4°. Наиболее теплым районом является западное Закавказье. Наоборот, летом областью наиболее высоких температур является опять та же часть Армении (33.7°). По направлению к северу температуры постепенно снижаются. Средняя годовая температура в Батуми равняется 14.4°, а в Новороссийске 12.6°.

Черное море является главным источником атмосферной влаги Кавказа, но вследствие очерченного расположения хребтов его влияние сказывается лишь на западное Закавказье, где выпадает главная масса осадков, убывающих по направлению к северу. Так, в Батуми выпадает в год 2465 мм осадков, в Сочи — 1410 мм, в Новороссийске — 688 мм. Такое же уменьшение влажности идет и к востоку: в Кутаиси — 1374 мм, в Сураме — 621 мм. По другую сторону ограждающих Черное море хребтов количество осадков снижается: в Тбилиси их выпадает всего 518 мм. Побережье Каспийского моря получает очень небольшое количество влаги: например, Баку — 206 мм, Дербент — 367 мм.

Только Талыш, благодаря своему горному хребту, задерживающему испарения Каспийского моря, имеет в Ленкорани 1124 мм осадков. Степи Северного Кавказа и плоскогорья Армении характеризуются очень сухим климатом.

Вследствие такого распределения осадков в западном Закавказье до Туапсе и в Талыше растительность имеет наиболее гидрофитный характер. Между Туапсе и Новороссийском климат имеет характер средиземноморский. На севере Кавказа — степная растительность. Значительная часть Главного хребта покрыта лесами, соответствующими умеренному климату. Верхние пояса гор характеризуются холодным климатом со средней годовой температурой 3—4° и альпийской растительностью, а еще выше при средней температуре июля в 0° лежат уже вечные снега и образуются ледники.

Эти ледники во время ледникового периода имели, несомненно, значительно большие размеры, чем в настоящее время, а граница вечного снега должна была проходить ниже, чем в настоящее время. Тем не менее, предположению Варданянца (35) о сплошном оледенении Кавказского хребта противоречат ботанико-географические данные.

Анализу флоры Кавказа посвящена ценная и обстоятельная работа А. А. Гроссгейма (36), в основу которой положена опубликованная им четырехтомная «Флора Кавказа». Этот анализ дает полное представление об элементах кавказской флоры, в результате чего совершенно отчетливо вырисовываются главные этапы ее исторического развития. Труд А. А. Гроссгейма имеет первостепенное значение для дальнейшей работы над восстановлением истории развития флоры Кавказа, хотя мы не можем согласиться со всеми выводами автора, как это будет видно ниже. Согласно «Флоре Кавказа» Гроссгейма, ее видовой состав определяется в 5767 видов. Учитывая то обстоятельство, что изучение флоры Кавказа еще далеко от завершения, мы не преувеличим численность ее видового состава, округляя эту цифру до 6000 видов. Таким образом, по числу видов флора Кавказа близка к флорам Пиренейского, Аппенинского и Балканского п-овов, но беднее флоры М. Азии.

Число эндемичных видов принимается Гроссгеймом 1153, что составляет 19.8% общего числа видов. Это процентное отношение ниже имеющихся у Пиренейского (26%) и Балканского (26.9%) п-овов, но выше эндемизма флоры Аппенинского п-ова (17%). Эндемичных родов на Кавказе в настоящее время надо считать 10,[1] что в совокупности с палеоботаническими данными не может не свидетельствовать о древности этой флоры.

Основание изучению истории флоры Кавказа положено прекрасным трудом Н. И. Кузнецова, озаглавленным «Принципы деления

[1] Petrocoma, Charesia, Pseudovesicaria, Malvalthaea, Agasyllis, Chymsydia, Symphyoloma, Trigonocaryum, Betckea и Cladochaeta.

Кавказа на ботанико-географические провинции» (09), и рядом других его работ. Фактический материал для его выводов дала исключительная по своей ценности, но, несмотря на это, к сожалению, оставшаяся незаконченной издававшаяся им «Критическая флора Кавказа». Еще Кузнецов в указанной работе (09) высказывал совершенно правильное предположение, что третичная флора Кавказа представляла собой единое целое с флорой Средиземноморской области, что эта лесная флора покрывала собой в третичном периоде весь Кавказ. Степная растительность в то время отсутствовала, так как будущие степи были еще дном моря. Но эта лесная флора была уже представлена, по Кузнецову, двумя типами: «понтийским», занимавшим Западный Кавказ, включая сюда не только Закавказье, но и Предкавказье, и «талышинским», сосредоточенным в восточном Закавказье. Этими двумя типами обусловливалось существование на Кавказе в третичном периоде двух флористических областей, связанных в местах соприкосновения переходной флорой, включавшей представителей обоих типов.

Гроссгейм разделяет эту точку зрения, считая, что на фоне древней средиземноморской флоры, и сейчас представленной на Кавказе малоазийско-средиземноморской группой видов, уже в третичном периоде обособились два флористических центра (которые он более удачно называет: западный — «колхидским», а восточный — «гирканским»), развившиеся независимо друг от друга, что не исключает наличия в составе их флор общих видов.[1] Существование этих реликтовых центров вполне выявляется в ареалах характерных для них видов и наличии присущих каждому из них эндемичных видов, на которых мы дальше еще остановимся.

Реликтовым гигрофитным элементам должны быть противопоставлены и реликтовые ксерофитные элементы. Как мы видели, они в третичном периоде уже существовали в пределах Средиземноморской области и по мере вымирания гигрофитной третичной флоры занимали освобождаемые ею территории. Таким образом, если гигрофитные элементы представляют собой в Средиземноморской области главным образом вымирающий тип флоры, то ксерофиты наравне с реликтовыми типами представлены и молодыми видами, находящимися в стадии прогрессивного развития.

Точно так же, как мы это видели при рассмотрении флор других средиземноморских стран, и здесь, на Кавказе, мы найдем среди его ксерофитных элементов такие, центр развития которых лежит далеко на западе, в западной части С. Африки и на Пиренейском п-ове, откуда они распространились на восток, другие же, наоборот, возникли в М. Азии, Иране или Средней Азии и отсюда распространились на запад и в пределы Кавказа. Это очень хорошо выявлено Кузнецовым (09) на основе монографического изучения ксерофитного рода Rindera, распространенного в Средней и Передней Азии. Отсюда его представители проникли, повидимому, в конце третичного периода в пределы Закавказья (советская Армения), где один из его видов — R. lanata выработал особые нагорноксерофитные формы, свойственные только южному Закавказью. Естественно, что этот второй тип ксерофитов на Кавказе занимает главное положение, тем более что советская Арме-

[1] Реликтовые виды третичной флоры Средиземноморской области, характерные для колхидского центра, но отсутствующие в гирканском: Rhododendron ponticum, Quercus pontica, Prunus laurocerasus, Phillyrea Vilmoriniana и др. Такие же виды гирканского центра, отсутствующие в колхидском, — Parrotia persica, Alnus cordifolia, Acer insigne, Albizzia julibrissin, Danae racemosa, Gleditschia caspica и др. Реликтовые виды, общие обоим центрам: Pterocarya fraxinifolia, Zelkova carpinifolia, Vaccinium arctostaphylos, Acer laetum, Ruscus hypophyllum и др.

ния является в физико-географическом отношении лишь частью Передней Азии, представляющей собой один из важных центров возникновения средиземноморских ксерофитов (Магакьян, 39). Но, помимо этого, Кавказ имеет свои ксерофитные центры, к каковым относятся внутренний Нагорный Дагестан, а также, согласно указанию Гроссгейма, восточные и южные склоны Кавказского Главного хребта.

Имеется основание предполагать, что эти ксерофитные центры, во всяком случае дагестанский центр, хотя и сложившиеся в третичном периоде, имеют более молодой возраст, чем армянский центр. На такое предположение наводит нахождение в Дагестане реликто-

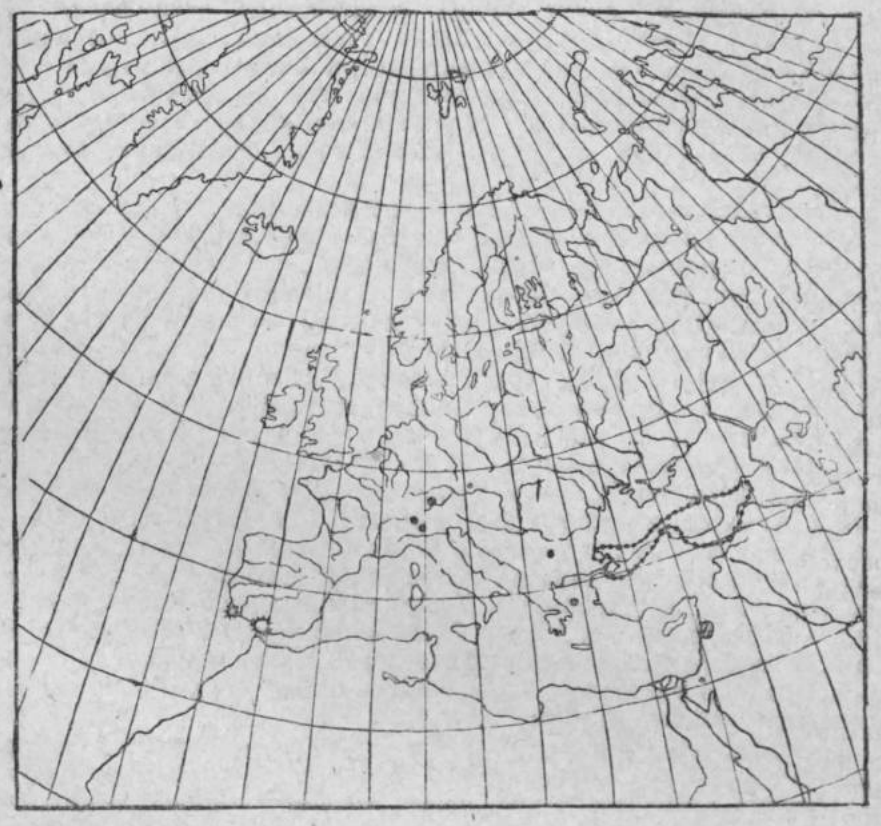


Рис. 13. Ареал распространения Rhododendron ponticum: *1* — ископаемые местонахождения, *2* — современный ареал типичной формы, *3* — Rh. ponticum v. brachycarpum, *4* — Rh. ponticum v. baeticum (Cretzoiu, 1938)

вых видов, родственных таким же древним реликтам Западного Закавказья. В качестве таких растений в свое время мы указали (Вульф, 15) на три очень близких вида рода Veronica, из которых два — V. pontica и V. monticola — распространены в альпийских высотах западного Закавказья, заходя на северный склон западной части Главного хребта — верховья р. Теберды, на г. Фишт и другие места, тогда как третий вид — V. daghestanica найден в Дагестане по р. Аварийское — Койсу.

Существование такого травянистого реликта, родственного гигрофитным колхидским реликтам в Дагестане, получает еще большее значение благодаря наличию аналогичных древесных видов. Так, в Дагестане растет реликтовая эндемичная береза — Betula Raddeana, родственная эндемичной для западного Закавказья B. Medwedewi.

Д. И. Сосновский (33) считает, что она произошла в результате гибридизации какого-либо вида секции Costatae (к которой относится B. Medwedewi и описанная Сосновским для Мингрелии B. megrelica) с позже проникшей на Кавказ B. pubescens. Дагестанская береза, как установлено Е. А. Буш (14) и последующими данными, распространена не только в Дагестане, но и дальше на запад в области Главного Кавказского хребта, доходя до долины р. Баксан в Балкарии. Она образует западную, более гигрофильную, и восточную, ксерофильную, расы.

Существование остатков древней лесной растительности в Дагестане подтверждает и Тумаджанов (38, 40), подробно исследовавший историю его лесной растительности. Согласно его данным, к вышеуказанным реликтовым видам могут быть добавлены: Azalea pontica, растущая в нагорном Дагестане, и ряд травянистых спутников широколиственных лесов, сейчас растущих в сосновых лесах Дагестана.

Гроссгейм (25) на основании изучения ареалов и родственных отношений ряда представителей флоры Дагестана внес корректив в точку зрения Кузнецова о древности и независимости развития флоры Дагестана как ксерофитного центра. Согласно этим данным, устанавливается несомненная связь дагестанских ксерофитов с ксерофитными центрами Передней Азии, в особенности Ирана. Вследствие этого надо принять, что основное ядро своей ксерофитной флоры Дагестан получил извне, а именно с юга. Часть этих мигрировавших элементов осталась неизмененной, другие же под влиянием новых условий обитаний подверглись процессу формообразования, приведшему к созданию ряда эндемичных, более молодых не только видов, но даже и родов. Это указывает все же на формирование этого ксерофитного центра в третичное время.

Помимо этих древних ксерофитных элементов, связанных в своем происхождении с указанными горными системами, в составе флоры Кавказа, согласно Гроссгейму, имеется еще пустынный тип ксерофитных элементов на Кавказе, несомненно более молодой, который он подразделяет на две группы — сахаро-иранскую и туранскую.

Следующий тип элементов охватывает умеренные лесные виды северного полушария, обозначаемые Гроссгеймом под названием «бореальные». В состав этого типа входят виды, преимущественно широко распространенные в Голарктике или ограниченные в своем распространении Евразией или, наконец, только Европой. Проникновение этих видов на Кавказ произошло лишь частично с севера в четвертичном периоде, так как сюда не следует относить значительную часть умеренных древесных видов с опадающей листвой и, несомненно, также и ряд сопутствующих им травянистых видов. Как мы видели, эти листопадные виды имелись в составе Средиземноморской области уже с олигоцена и эоцена; несомненно древний характер они носят и на Кавказе. Мы указывали и остановимся на этом еще дальше, что происхождение большинства из них надо отнести к В. Азии, откуда они проникли по горным системам в Переднюю Азию, а из нее уже на Кавказ. Генетически близко к этой последней группе элементов стоит альпийская флора Кавказа, происхождению которой Кузнецовым (09) посвящена специальная глава упомянутой работы (09), а Медведевым (15) — специальное исследование. На основании их, а также и ряда других данных мы должны притти к заключению, что высокогорная флора существовала на Кавказе уже в третичном периоде, точно так же как это имело место и в остальных частях Средиземноморской области.

Согласно не вызывающему сомнения указанию Кузнецова, в миоцене, судя по палеоботаническим данным, лесные зоны Кавказа были

значительно более приподняты, чем в настоящее время. Соответственно этому и альпийский пояс должен был иметь меньшее протяжение, чем сейчас, тем более что кавказские хребты в течение почти всего третичного периода были ниже.

Кузнецов ограничивает снизу современный альпийский пояс Кавказа обитанием кавказского рододендрона (Rhododendron caucasicum). Этот вид, по его мнению, развился на Кавказе же из какого-либо близкого лесного вида рододендрона. Род Rhododendron происходит из северной Индии и Гималаев, откуда он в третичном периоде распространился на запад до Пиренейского п-ова включительно.

На Кавказе должно было существовать большее количество видов рододендрона, чем в настоящее время. В конце третичного периода они вымерли вследствие наступившей большей сухости климата на большей части территории Кавказа. В настоящее время третичные рододендроны существуют лишь в западном Закавказье, где они представлены тремя видами: Rh. ponticum, Rh. Ungerni и Rh. Smirnowi. Из одного из третичных рододендронов (но не из этих последних трех видов) в результате охлаждения климата выработался, еще до начала ледникового периода, особый тип альпийского рододендрона — Rh. caucasicum. Согласно обработке рода Rhododendron Кузнецовым в «Критической флоре Кавказа» (IV, 1), этот последний вид очень близок к сибирскому Rh. chrysanthum, также образовавшемуся из гималайского третичного предка в результате охлаждения климата.

В составе альпийской флоры Кавказа имеются элементы различного возраста и различного происхождения. Часть из них представляет собой древние, третичные элементы высокогорной флоры Кавказа,[1] на что указывает их систематическая изолированность, родственные связи с флорой Гималаев и, по всей вероятности, с горной флорой В. Азии.

Эти древние альпийские элементы представляют в настоящее время лишь остатки третичной высокогорной флоры Кавказа. Их обеднение должно было быть вызвано двумя обстоятельствами: значительно большим оледенением Кавказских хребтов во время ледниковых периодов и увеличившейся сухостью климата. Сухость климата особенно сказалась на Кавказе в связи с исчезновением моря с современных степных районов Северного Кавказа и Арало-каспийской низменности.

Эти древние элементы флоры Кавказа произошли, как это подчеркнул Медведев, из видов нижележащих поясов. Виды нижних поясов по мере поднятия Кавказского хребта, еще в третичном периоде, перемещаясь в верхние пояса, как это имело место и в современной тропической зоне, и дали альпийские элементы, часть которых сохранилась в составе современной флоры. Вторая часть видов, также третичного происхождения, мигрировала на Кавказ с востока по горным хребтам через М. Азию и во многих случаях образовывала на Кавказе новые виды или разновидности.

С наступлением ледникового периода и расширением альпийского пояса Кавказа количество альпийских мигрантов значительно увеличилось, частью опять-таки в результате миграции с юга, частью же — с севера, с территории Южнорусской суши. Медведев настаивает на незначительности этой миграции с севера, ввиду невозможности для видов, обитавших по краю ледника или вблизи него, достичь подножья Кавказского хребта, так как в пределах Кавказа значительно более теплые условия климата должны были остановить продвижение их на юг. Часть элементов флоры Альп могла проникнуть на Кавказ через

[1] Primula grandis из систематически изолированной секции Cordifolia, остальные виды которой растут на Гималаях; Campanula Dzaaki, C. suanetica, Delphinium piramidale, Ranunculus Helenae, R. abchasicus и др.

балканские и малоазиатские горные хребты. Таким образом, южное направление миграции играло доминирующую роль в формировании как альпийской, так и лесной умеренной флоры Кавказа.

Кариологическое исследование ряда видов высокогорной флоры Кавказа А. Соколовской и О. Стрелковой (10) показало наличие низкохромосомных видов для некоторых родов (Ranunculus, Delphinium, Anthemis, Pyrethrum). Найденные малохромосомные формы указывают на то, что эти виды возникли на месте при формировании альпийской флоры Передней Азии из состава ее третичных элементов и являются не производными, образовавшимися в процессе миграции исходных форм, а исходными видами. Это подтверждается тем, что роды, заведомо возникшие вне Передней Азии, например в Гималаях, горах Сибири (например, Primula, Androsace), на Кавказе представлены полиплоидными формами. К таким же результатам привело и цитологическое исследование видов секции Alsinebe рода Veronica (Beatus, 36). Наименьшее количество хромосом имеют виды: V. polita и эндемичная для Кавказа, а скорее всего переднеазиатская V. filiformis. Последняя доходит до края ледников на высоте 2740 м. Эти виды следует рассматривать как исходные для распространенных к северу в Европе остальных видов, являющихся их полиплоидами.

Следующий тип элементов — степной — наиболее молодой в составе флоры Кавказа. Как было уже указано выше, в третичном периоде на Кавказе не существовало степной растительности, так как современные его степи были еще покрыты водами моря. Только с регрессией последнего в самом конце третичного, а вернее всего, уже в четвертичном периоде создались условия для формирования степной флоры, являющейся, таким образом, наиболее молодой флорой Кавказа.

Но и степная часть Кавказа не однородна по составу и возрасту своей флоры. Это обусловливается тем, что западная его часть — Кубанские, а также Закавказские степи — значительно раньше вышла из-под вод моря, чем степи восточного Предкавказья, оставшиеся в результате трансгрессии Каспийского моря еще долго дном моря. Вследствие этого Прикаспийские степи по своим почвенным условиям наименее благоприятны для растительности и наиболее бедны по своему видовому составу.

Видовой состав флоры этих кавказских степей образовался из элементов различного происхождения. Первыми пионерами по заселению этой свободной территории явились, несомненно, горные ксерофиты, спустившиеся с возвышенностей Дагестана и Армении. Здесь из них выработались новые степные виды и формы. В качестве примера Кузнецов приводит характерные для закавказских степей акантолимоны — Acantholimon lepturoides и A. Fominii, которые возникли, очевидно, уже в послетретичное время из третичных акантолимонов Армении. Вторую составную часть степной флоры Кавказа образовали лесные элементы кавказской же флоры, которые выработались на опушках леса и затем широко распространились в Предкавказье и далее на север по южнорусским и западноевропейским степным районам. Из числа таких растений Кузнецов указывает на барвинок — род Vinca, представленный на Кавказе двумя лесными видами — V. major и V. minor, являющимися, несомненно, третичными элементами лесной флоры Кавказа. Из этих или близких им лесных видов выработался степной барвинок (V. herbacea).

Но степная флора Кавказа сформировалась не только из этих кавказских элементов — в ее составе значительную роль играют пришлые виды. Происхождение мигрантов различное. Одни из них представляют собой средиземноморские ксерофитные элементы, проникшие

главным образом с юга вдоль морских побережий в закавказские, а потом и в предкавказские степи. Возможно, что часть этих же средиземноморских видов проникла уже позже через область Паннонских степей с севера. Вторую группу мигрантов образуют южнорусские степные виды, распространившиеся на юг и проникшие глубоко в пределы даже горного Кавказа. Третью группу составляют виды, распространившиеся с востока из степей Сибири и пустынь Аралэ-Каспийской низменности вдоль северных и южных берегов Каспийского моря.

Согласно исследованиям Майорова (13), примером такого проникновения элементов пустынной флоры на Кавказ с востока могут служить Eremosparton aphyllum и виды секции Epilasia рода Scorzonera, основной ареал которых сосредоточен в Арало-Каспийской области.

Эти степные элементы по мере осушения климата и установления все более и более континентальных условий не только проникли в степные районы, но начали проникать и в лесные местности, вытесняя, по мере исчезновения лесов, сопутствовавшие им, ранее господствовавшие лесные виды.

Нам остается еще остановиться на эндемичных элементах Кавказа, детальный анализ которых дан А. А. Гроссгеймом в вышеуказанной работе (36). Всего эндемичных видов, как мы уже указывали, он насчитывает 1153, что составляет 19.8% всей флоры Кавказа. Этот высокий процент не может считаться окончательным, так как несомненно, что часть этих эндемичных элементов, входящих преимущественно в состав флоры Закавказья, может в дальнейшем быть найдена в М. Азии и Иране. Таким образом, безусловными кавказскими эндемиками будут те виды, которые произошли в пределах Главного Кавказского хребта. Бо́льшая часть из них к нему и приурочена, и лишь меньшая часть распространилась по возвышенностям Малого Кавказа и еще далее на юг. Таких безусловно кавказских эндемиков Гроссгейм насчитывает 399 видов, что составляет 34.8% общего числа эндемичных видов. Остальные 65.2% охватывают виды, которые можно только условно отнести к числу кавказских эндемиков.

Остановимся сначала на группе эндемиков безусловно кавказского происхождения. В зависимости от времени и района их возникновения они могут быть разбиты на 4 группы. Первую из них образуют виды, возникшие в пределах Главного хребта [1] и свойственные ему на всем протяжении, проникая и в область Дагестана, или же локализованные в западной и центральной частях хребта. Они могут быть в свою очередь подразделены на биологические группы — лесные, высокогорные и т. д. В основном они представляют собой травянистые многолетники преимущественно мезофитного характера. Среди них имеется лишь немного деревьев, как дубы (Quercus iberica и Q. imeretina) и береза (Betula Raddeana) и несколько кустарников. Это указывает на относительную молодость этого эндемизма.

Вторую, дагестанскую, группу образуют эндемичные виды, приуроченные к нагорному Дагестану, [2] откуда некоторые из них распространились на юг по восточной оконечности Главного хребта. Это виды преимущественно средней горной зоны; среди них настоящих высокогорных растений очень мало, все они многолетники, причем многие

[1] Merendera Eichleri, Colchicum laetum, Tulipa Lipskyi, Convallaria transcaucasica, Betula Raddeana, Sobolewskia caucasica, Draba Elisabethae, Sedum Stevenianum, Saxifraga Kusnezovii, Dryas caucasica, Oxytropis Owerini, O. Kasbecki, Tilia caucasica, Gentiana oschtensis, Ziziphora Puschkini, Veronica caucasica и V. minuta.

[2] Asplenium daghestanicum, Stipa daghestanica, Calamagrostis caucasica, Hordeum daghestanicum, Allium daghestanicum, Silene daghestanica, Sobolewskia truncata, Alyssum daghestanicum, Matthiola daghestanica, Potentilla Alexeenkoi, Trifolium Raddeanum, Astragalus daghestanicus, Helianthemum daghestanicum и др.

приурочены по своим местообитаниям к известняковым скалам.

Третья, «иберийская», группа представлена эндемичными видами, обитающими по южному склону Главного хребта к востоку от Сурамского перевала. Часть из них распространена и дальше к югу, переходя за линию Куры. [1]

К четвертой, численно наименьшей группе относятся эндемичные виды южного склона восточной части Главного хребта, [2] представляя собой таким образом как бы параллельную предыдущей группу видов. Это в большинстве случаев виды среднего или нижнего пояса; бо́льшая часть из них ксерофиты.

Что касается происхождения исходных типов, давших в пределах Кавказа эти группы эндемичных видов, то Гроссгейм устанавливает наличие 5 генетических элементов: древнетретичного, средиземноморского, переднеазиатского, бореального и степного, причем переднеазиатский и бореальный играют доминирующую роль. С нашей точки зрения, первые три генетически представляют единую группу элементов средиземноморского происхождения, если понимать под последними не только средиземноморские ксерофиты, но и гидрофиты как элементы третичной флоры Средиземноморской области. Бореальная группа Гроссгейма объединена искусственно, так как в нее входят, помимо распространившихся с севера действительно бореальных и арктических элементов, еще группа умеренных видов, проникших на Кавказ из В. Азии по горным хребтам с юга. Часть и первых, собственно бореальных, видов могла так же, как мы уже видели, проникнуть с Альп через балканские и малоазийские хребты. Таким образом, и в отношении эндемичных видов южное происхождение исходных типов является доминирующим.

Останавливаясь на остальных, наиболее многочисленных эндемиках, кавказский эндемизм которых может быть принят лишь условно впредь до детального исследования флоры М. Азии и Ирана, мы можем наметить следующие группировки. Первую из них образует колхидская группа, приуроченная к западному Закавказью. [3] В состав ее входят, как и в предыдущие группы, виды различного возраста — реликтовые палеоэндемики и молодые неоэндемики.

Вторая группа условных эндемиков является гирканской, т. е. имеющей связи с гигрофитными элементами флоры Ирана. [4] Между этими двумя группами эндемиков имеется связь в виде небольшого числа эндемичных видов, свойственных как западному, так и восточному Закавказью. [5]

Третью группу образуют преимущественно ксерофитные эндемич-

[1] Pinus eldarica, Allium Fomini, Bellevalia aperta, Galanthus caucasicus, G. alpinus, Iris iberica, I. Schelkownikovii, Quercus erucaefolia, Q. Kozlowskii, Amygdalus georgica, ряд видов Rubus, Astragalus Schischkini, Onobrychis iberica, Vicia iberica, Veronica transcaucasica, Lactuca georgica и др.

[2] Carpinus geoktschaicus, Cerastium Szowitsii, Silene Grossheimii, Dianthus schemachensis, Astragalus cubensis, Erodium schemachense, Acantholimon schemachense, Linaria schirvanica, Veronica amoena, Pyrethrum transcaucasicum.

[3] Dryopteris Alexeenkoana, Bulbostylis Woronowii, Allium ponticum, Muscari colchicum, Betula Medwedewii, Quercus imeretina, Aristolochia iberica, Evonymus leiophloeus, Rhamnus imeretina, Trapa colchica. Ограниченные пределами колхидской флоры: Dioscorea caucasica, Crocus Autrani, Iris Winogradowi, Salix Palibini, Paeonia abchasica, Ranunculus Helenae, Veronica pontica, V. monticola, V. denudata, Primula grandis, Campanula mirabilis, Gentiana paradoxa, Amphoricarpus elegans и др.

[4] Dryopteris Raddeana, Allium lenkoranicum, Lilium Ledebourii, Fritillaria grandiflora, Scilla caucasica, Ornithogalum hyrcanicum, Crocus caspius, Carpinus hybrida, C. oxycarpa, C. Schuschaensis, Paeonia tomentosa, Geum hyrcanum, Tilia Prilipkoana, Trapa hyrcana, Hedera Pastuchowii, Bellis hyrcanica и др.

[5] Polystychum Woronowii, Vicia antiqua, Euphorbia macroceras, Scabiosa grisea и др.

ные элементы переднеазиатско-иранского происхождения.[1] В четвертую группу входят виды малоазийского корня.[2] Следующие немногочисленные группы представлены степными и пустынными элементами южнорусского — понтического[3] и туранского[4] происхождения. Проникнув на Кавказ в относительно позднее время, исходные формы образовали здесь неоэндемиков. Многие из этих исходных видов, как понтические, так и туранские, имеют также средиземноморское происхождение.

Таким образом, подводя итоги изложенному, мы должны констатировать, что кавказский эндемизм включает виды различного возраста — палеоэндемиков и неоэндемиков. Исходными для них явились гигрофитные, более древние, и ксерофитные, во многих случаях более поздние, типы третичной флоры Средиземноморской области. Частью эти элементы находились в составе кавказской флоры с давних времен третичного периода и являются, таким образом, продуктом эволюции флоры из своего собственного состава, частью исходные типы мигрировали в ее состав. При этом миграция в главной своей массе шла с юга, а в относительно небольшом размере, уже в четвертичном периоде, с севера.

Среди этих элементов имеются многочисленные реликтовые виды, которым посвятил специальную работу В. П. Малеев (40). Он подразделяет их на три категории. К первой относятся виды, игравшие основную роль во флоре Средиземноморской области, когда она носила тропические и субтропические черты, вторую образуют виды также третичного периода, но второй его половины, когда начали вырабатываться типичные средиземноморские ксерофитные элементы, наконец, третью группу составляют также третичные реликты, но умеренного типа, выходцы из В. Азии. Первую группу, которую автор сопоставляет с третичной ископаемой флорой Украины, обозначаемой Криштофовичем «полтавской», мы будем в дальнейшем называть субтропической, вторую — средиземноморской, а третью, представленную в ископаемом состоянии в Сибири и названную Криштофовичем «тургайской», — восточноазиатской.

В западном Закавказье первая группа представляет собой древние, аутохтонные элементы, вторая же и в значительной степени и третья группы представлены третичными миграционными элементами. Выявление видов первой группы связано со значительными трудностями, так как они входили в состав флоры, в первой половине третичного периода распространявшейся от Канарских о-вов и Пиренейского п-ова до южного Китая, вследствие чего их можно легко спутать с мигрантами из В. Азии более позднего периода. Тем не менее наличие древних субтропических реликтов во флоре Кавказа, требующих более благоприятных климатических, в частности, температурных условий, для своего обитания, несомненно.[5] Нахождение их в ископаемом

[1] Secale Vavilovi, Merendera candidissima, Colchicum zangezurum, Tulipa kaghysmanica, Muscari caucasicum, Iris Grossheimii, Papaver desertorum, Pirus Raddeana Trifolium Bordzilovskii, Peltariopsis Grossheimii, Verbascum erivanicum, V. paniculatum, V. transcaucasicum и др.

[2] Asphodeline tenuiflora, Allium altense, Crocus artvinensis, Iris taochia, Pirus oxyprion, P. taochia, Opopanax armeniacum, Verbascum artwinense, Taraxacum armeniacum и др.

[3] Gypsophila sabulosa, Isatis sabulosa, Medicago Meyeri и др.

[4] Avena Bruhnsiahna, Allium grande, Atriplex incisa, Salsola macera, Artemisia scopariodes и др.

[5] К числу таких субтропических реликтов Малеев относит: Buxus sempervirens, Ilex aquifolium, Phillyrea Vilmoriniana, Orphanidesia gaultherioides, с нашей точки зрения, несомненно также и Rhododendron ponticum, Laurocerasus officinalis, Andrachne colchica, Smilax excelsa, Hedera colchica, Dioscorea caucasica, папоротники — Osmunda regalis, Pteris cretica, Adiantum capillus Veneris и др.

состоянии в отложениях третичного периода Средиземноморской области свидетельствует об их давнем нахождении в составе ее флоры.

В противоположность этому установить реликты восточноазиатского происхождения не представляет никаких трудностей. Это мезофильные и также гигрофильные хвойные и листопадные виды, теснейшим образом связанные с флорой В. Азии, как мы уже указывали, проникшие по горным хребтам в течение третичного периода (о чем говорят палеоботанические данные) на запад до пределов Средиземноморской области.[1]

К средиземноморским, более ксерофитизированным реликтам относится пицундская сосна (Pinus pityusa), древовидные можжевельники и многочисленные покрытосеменные[2] как деревья и кустарники, так и травянистые виды, в том числе и такие вечнозеленые растения, как земляничное дерево (Arbutus andrachne) и лавр (Laurus nobilis). В субальпийском и альпийском поясах имеется также ряд реликтовых видов восточноазиатского или средиземноморского происхождения.

Кроме этого, имеется еще группа преимущественно галофитных реликтовых ксерофитов, возникших в пределах самой Средиземноморской области по побережьям Тетиса (например, Anabasis Eugeniae; Ильин, 36). На этих древних ксерофитах мы остановимся при рассмотрении флоры Средней Азии. Реликтовый характер этих видов выявляется наглядно по их разорванным ареалам.

Реликтовые виды могут быть подразделены на две большие группы: во-первых, эндемичные для Кавказа или отдельных его частей и представленные в других странах викарными видами; во-вторых — виды, общие с другими странами, окружающими Черное море, восточносредиземноморскими, общесредиземноморскими, горными странами З. Европы, а также имеющими широкие, но фрагментизированные ареалы в Старом, а иногда и в Новом Свете.

Несколько примеров, взятых из данных Малеева, пояснят эти взаимоотношения. Дизъюнкцию ареалов между В. Азией и Гималаями с одной стороны и Кавказом — с другой имеют: Osmorrhiza amurensis, растущая в лесах Северного Кавказа, затем на Кузнецком Алатау, в Амурской области, на Сахалине и в Манчжурии; она представлена викарными видом O. japonica в Японии; Corylus colurna — весь лесной Кавказ, весь Балканский п-ов, северная часть М. Азии, а затем Гималаи; Primula megaseaefolia — Колхида; остальные виды секции Corolinella, к которой она относится, — горные леса Юньнаня; Zelkova carpinifolia — западная Грузия, восточное Закавказье, Талыш, Иран, второй вид, Z. cretica — Крит; остальные ее виды — Китай, Корея, Япония; Castanea sativa — леса Кавказа, северной части М. Азии и других средиземноморских стран, остальные виды секции Eucastanea в Китае и Японии, а один вид C. dentata — в приатлантической С. Америке.

Эти связи явно выявляют миграции восточноазиатских видов вдоль

[1] Из их числа упомянем: Abies Nordmanniana, Picea orientalis, Corylus colurna, C. colchica, C. pontica, Ostrya carpinifolia, Betula Medwedewii, Castanea sativa, Quercus Hartwissiana, Q. iberica, Q. pontica, Zelkova carpinifolia, Philadelphus caucasicus, Sorbus Boissieri, S. torminalis, S. caucasica, Mespilus germanica, Evonymus latifolius, Staphylea colchica, Acer laetum и другие виды, Fagus orientalis, Daphne pontica и D. caucasica, Azalea pontica, Vaccinium arctostaphylos, Lonicera caprifolium и многочисленные травянистые, как: Oplismenus undulatifolius, Aristolochia Steupii, Omphalodes caucasica, Primula acaulis и др., а также ряд болотных и водных растений.

[2] Erica arborea, Rhus coriara, Cistus tauricus, Lonicera etrusca, из травянистых — Seseli ponticum, Salvia ringens, Sideritis taurica, Iberis taurica, Asphodeline taurica и A. lutea, Medicago cretacea, Astragalus arnacantha, Hedysarum tauricum, Onosma polyphyllum, Asperula taurica, ряд орхидей; к этой группе должен быть отнесен и пеларгоний (Pelargonium Endlicherianum).

южного берега Тетиса (Юньнань, Гималаи, Гиндукуш) и его северного берега (Саяны, Алтай), на чем мы подробно остановимся в следующей главе, или же возникших в пределах средиземноморской области от общих исходных лесных типов, имевших широкое распространение от В. Азии до Пиренейского п-ова. Из числа таких видов можно указать на Buxus sempervirens — леса Колхиды, Талыша, западная часть Средиземноморской области до Балеарских о-вов (B. balearica). Две секции этого рода сосредоточены в тропиках, а третья — Eubuxus, куда относятся и средиземноморские виды, имеет основным своим центром Китай и Гималаи, но представлена также и в тропиках: на Малайском п-ове и в В. Африке.



Рис. 14. Ареал распространения Buxus sempervirens (Christ, 1913)

Обычный в лесах Колхиды и Талыша падуб (Ilex aquifolium) имеет викарный вид — I. perado на островах Макаронезии и на Пиренейском п-ове, а остальные виды подсекции Oxyodontae, к которой он относится, — в Китае и Гималаях.

Дизъюнкции мезофильных видов в пределах Средиземноморской области могут быть иллюстрированы примером Smilax excelsa — почти весь лесной Кавказ, Иран, М. Азия, Балканский п-ов, а затем на Азорских о-вах викарный вид S. divaricata; Vaccinium arctostaphylos — Западное Закавказье и прилегающие районы, Анатолия, восточная часть Балканского п-ова, на о. Мадейра — V. maderense; понтийский рододендрон (Rhododendron ponticum) — Колхида и Майкопский район, Балканский п-ов — Странджа, ssp. brachycarpum Либанон (Сирия) и затем ssp. baeticum — Испания, западная Португалия; в ископаемом состоянии — в Тироле близ Инсбрука, в северной Италии и на о. Скирос в Греческом архипелаге, близ Софии и на Кавказе; лавровишня (Laurocerasus officinalis) — Колхида и прилегающие районы Кавказа, северная Анатолия, восточная часть Балканского п-ова, затем Пиренейский п-ов — L. lusitanica, в Китае 6 близких видов и на Яве — 2 вида.

Реликтам восточного Закавказья посвящена специальная работа А. А. Гроссгейма (40). Среди них мы также находим три указанных основных типа реликтов. К первому из них — аутохтонно субтропическому (по Гроссгейму [1] — доарктотретичному) — относятся: ленкоранская акация — (Albizzia julibrissin); инжир (Ficus hyrcana), викарный гидрофитному F. colchica, на которые может быть разбит F. carica s. l. на Кавказе; гранат (Punica granatum); гледитчия (Gleditschia caspica); парротия (Parrotia persica). К средиземноморскому ксерофитному типу относятся эльдарская сосна (Pinus eldarica), из травянистых — Campanula Minsteriana, Thlaspi rostratum, Peltariopsis Grossheimi.

[1] Гроссгейм считает, что эта флора «по своему происхождению являлась северной, как и вообще вся цветковая флора Европы и современная тропическая флора, но судить о первоначальных стадиях проникновения ее на Кавказ... нет никакой возможности». Эту точку зрения мы разделить никак не можем, тем более, что на «севере», как сейчас может считаться доказанным, никогда тропических условий климата не существовал

К третьему восточноазиатскому типу (арктотретичному тургайскому, по Гроссгейму) принадлежат: каштанолистный дуб (Quercus castaneifolia), викарный колхидскому Q. pontica; крушина Rhamnus grandifolia (Rh. imeretina — колхидская), груша (Pirus Boissieriana и P. Balansae — колхидская); орешник (Corylus cervorum; C. iberica — колхидский); клен (Acer velutinum). Сюда же относятся и виды, общие восточному и западному Закавказью: Pterocarya fraxinifolia, Fagus orientalis, Zelcova carpinifolia, Acer laetum, Fraxinus coriaefolia. Из травянистых растений к этим реликтам относится ландыш (Convallaria transcaucasica), лотос (Nelumbium caspicum) и др. Помимо этого, на Кавказе, согласно Гроссгейму, имеются также реликты ледникового и послеледникового времени.

Теперь мы можем высказать соображения относительно общего направления истории кавказской флоры. Как мы уже видели, еще очень рано, в третичном периоде, в ее составе дифференцировались два центра развития: колхидский и гирканский. Основные моменты в истории их развития обусловлены одними и теми же причинами, но тем не менее эволюция флоры каждого из этих центров имела свои особенности, вследствие чего их надо рассматривать отдельно один от другого.

Остановимся сначала на истории колхидской флоры.

Западное Закавказье, прилегающее на всем своем протяжении к Черному морю, а с других сторон окруженное высокими горными хребтами, как в климатическом, так и флористическом отношении является непосредственным продолжением северной береговой полосы М. Азии. Орография его обусловливает наличие большого количества осадков, достигающее в районе Батуми, как сказано выше, 2500 мм. По направлению к Новороссийску это количество осадков, соответственно снижению горного хребта, постепенно убывает, но все же до Туапсе оно не падает ниже 1000 мм. К северу от Туапсе, близ с. Джубга, оно составляет уже 952 мм.

Вторым очень важным для растительности обстоятельством является равномерное распределение осадков в течение всего года. Наконец, благодаря близости моря, малой протяженности в глубь Кавказа и высоте ограничивающего Закавказье хребта, эта область обладает очень высокой влажностью воздуха, тоже снижающейся по направлению к северной части западного Закавказья.

В температурном отношении климатические условия также являются благоприятными: средняя годовая температура Батуми равняется 14.4°. Таким образом, мы имеем здесь в полном смысле слова климат влажных субтропиков, приближающийся к климату Средиземноморской области в первую половину третичного периода.

Это обилие влаги обусловливает и роскошное развитие лесной растительности. Лес образован деревьями с опадающей листвой. [1]

[1] В нижнем и среднем поясах: Quercus iberica, Q. Hartwissiana, Acer laetum, A. pseudoplatanus, Tilia parvifolia, T. caucasica, Prunus avium, Diospyros lotus, Fraxinus excelsa и F. oxyphylla, Zelkova carpinifolia, Pterocarya fraxinifolia, Castanea sativa, Ulmus campestris, U. montana, Fagus orientalis, Carpinus betulus и C. orientalis, Taxus baccata; в верхнем: Picea orientalis, Abies Nordmanniana, Quercus pontica; границу древесной растительности образует Betula alba и B. pubescens, Sorbus aucuparia, Acer Trautvetteri и др.

Один из лучших знатоков средиземноморской флоры Рикли (Rikli, 14) в результате сопоставления древесных видов кавказского и среднеевропейского лесов приходит к заключению, что численность древесных видов колхидского леса превышает таковую среднеевропейского леса почти в два раза. В то время как среднеевропейские лиственные древесные виды почти все представлены на Кавказе, большинство хвойных — ель, пихта, горная сосна, лиственница, кедровая сосна — отсутствует и замещается елью (Picea orientalis) и пихтой (Abies Nordmanniana).

Анализируя состав листопадных видов, мы приходим к заключению о разнородности его состава. Несомненно, только немногие из этих видов проникли в состав лесной флоры западного Закавказья и вообще Кавказа в четвертичном периоде с севера; большинство из них произрастало в Средиземноморской области уже в третичном периоде, представляя собой элемент флоры В. Азии. Мы уже видели, что первоначально они занимали верхние пояса горных склонов и лишь впоследствии спустились местами, там, где это позволяли условия влажности, почти до уровня моря.

Таким образом, эти умеренные элементы отнюдь не могут называться «бореальными» и их наличие не исключает права именовать эти леса, как это подчеркивает Рикли, субтропическими, или, вернее, умеренно-субтропическими, тем более, что многие из этих листопадных видов свойственны и умеренно-субтропическим районам В. Азии.

Это подкрепляется особенно тем, что их подлесок уже вполне сохранил свой субтропический характер. Мы находим в числе их вечнозеленые растения,[1] характерные для влажных районов Средиземноморской области в целом или для отдельных ее частей, число которых, по Альбову (Alboff, 96), равняется 21. Субтропический характер леса, выявляющийся в этом вечнозеленом подлеске в совершенно необычном для лесов умеренной зоны многообразии видов, усиливается еще в большей степени благодаря наличию большого числа вьющихся, лазящих растений, переплетающихся между собой и между стволами деревьев, создавая непроходимые чащи. Среди этих растений мы находим дикий виноград (Vitis silvestris), а также Clematis vitalba, Smilax excelsa, Periploca graeca, Jasminum officinale, Rubus discolor и др.

Наконец, наличие субтропических и даже тропических травянистых видов дает полное основание именовать этот лес умеренно-субтропическим, несмотря на то, что его древесный состав и носит более умеренный характер. Из числа растений, имеющих тропические родственные связи, укажем, во-первых, на диоскорею (Dioscorea caucasica) (Липский, 93). Этот род имеет тропическое происхождение и приурочен преимущественно к тропикам. В Средиземноморской области остались в виде реликтов ее третичной, субтропической растительности систематически обособленная D. pyrenaica на Пиренейском п-ове и диоскореи, родственно близкие к кавказской — D. balcanica на Балканском п-ове, и в особенности D. deltoidea в Афганистане. В Ю. Европе этот род найден в ископаемом состоянии в третичных отложениях.

Близким видом этого же семейства, растущим в Средиземноморской области и на Кавказе, а также и в южном Крыму, является Tamus communis.

Вторым примером является представитель тропического паразитного семейства рафлезиевых, имеющего в Ю. Европе только один вид — Cytinus hypocistis. Это, несомненно, остаток тропических элементов третичной флоры Средиземноморской области, где он подразделяется на четыре подвида, что уже указывает на его древность в этой флоре. Это растение паразитирует на корнях ладанников — видов также древнего средиземноморского рода Cistus. Другие виды этого рода растут в Ю. Африке и на Мадагаскаре. Одна из разновидностей Cytinus hypocistis — var. kermesinus, распространенная от Канарских о-вов до Сицилии, где она паразитирует на корнях ладанника (Cistus albidus), найдена в западном Закавказье, в Пицундской роще. Здесь она паразитирует на ладаннике (Cistus creticus) (Мушинский, 20).

[1] Buxus sempervirens, Laurus nobilis, Laurocerasus officinalis, Ilex aquifolium, Rhododendron ponticum, Rh. Ungerni, Rh. Smirnowi, Vaccinum arctostaphylos, Phillyrea Vilmoriana, Cistus salviaefolius, Evonymus sempervirens, Andrachne colchica, Staphylea colchica и др.

Третьим примером может служить описанная Альбовым (93) Rhamphicarpa Medwedewi, произрастающая в большом количестве экземпляров на прибрежных болотах Имеретии и Абхазии. Rhamphicarpa — реликтовый тропический род, имеющий всего 6—7 видов, из которых 5 растут в настоящее время в тропической Африке, 1 в Индии и 1 в Австралии. По мнению Бентама, все эти виды близки друг к другу и должны быть объединены под одним названием Rh. longiflora, которые обычно присваивают только индийскому виду. Этот род на Кавказе едва ли может быть заносным, так как он представлен эндемичным видом (или подвидом), носящим черты палеоэндемика, и притом весь род является паразитным, что делает возможность заноса малоприемлемой. Скорее надо допустить, что флора Кавказа сохранила еще ряд реликтов третичной флоры в составе своих не только деревянистых, но и травянистых видов. Род Rhamphicarpa относится к трибе Gerardieae семейства норичниковых. Во флоре СССР эта триба представлена еще только одним родом — Leptorrhabdos, имеющим также на Кавказе один лишь вид — L. virgata. Но в отличие от Rhamphicarpa этот вид является более ксерофитным, произрастая на г. Боз-даг, в восточном Закавказье. Он является свидетелем связи флоры Закавказья с Ираном. Но сам род Leptorrhabdos имеет, несомненно, южноазиатское происхождение. Пока для него описаны всего 6 видов, из которых три — L. linifolia, L. parviflora и L. virgata — растут в Гималаях. Последний вид распространился на запад и в настоящее время представлен в Афганистане, Иране и Закавказье. В Средней Азии имеются еще викарные виды — L. micrantha и L. brevidens, в Иране — L. glutinosa. Близость этих видов является причиной объединения их некоторыми авторами; так, Б. А. Федченко соединяет оба среднеазиатских вида с L. virgata, считая их тождественными последнему.

Сходное распространение имеет Celsia coromandelina из того же семейства норичниковых, растущая в южном Китае, Бирме, Индии, Цейлоне, Афганистане (Кабул). Карл Кох нашел этот вид в долине Аракса, и весьма вероятно, что он растет и в Иране (Вульф, 17; 28).

Несомненно, сюда же относится и замечательная находка папоротника Hymenophyllum tunbridgense, сделанная М. Г. Поповым (40) в истоке р. Чаквы (Батумский район), в глубоком и очень влажном ущелье реки. Все семейство Hymenophyllaceae является выраженно гигрофитным. Почти у всех видов листья представляют собой пластинку из одного слоя клеток без устьиц. Вследствие этого в ненасыщенном влагой воздухе листья этих папоротников высыхают. Такой габитус характерен для всех видов (около 110) этого семейства. Основной областью их распространения являются влажные леса тропической зоны. Из этого, очевидно, исходного, центра они широко распространились к югу в Африке, по островам Малезии, в В. Австралии, в тропической и субантарктической Америке, на группе антарктических островов, — словом, повсюду, где этому благоприятствовали условия влажности. Эти островные обитания являются, очевидно, древними, обнаруживающими былые их связи с материками. В северном полушарии

имеются реликтовые местонахождения. Несомненные остатки третичного распространения имеются на островах Макаронезии, в Португалии, Корсике, северной Италии, возможно, в южной Ирландии, в Китае и Японии.

В послеледниковое, более влажное, чем настоящее, время один из видов этого семейства H. tunbridgense, представленный в Макаронезии и Средиземноморской области в указанных реликтовых местонахождениях, распространился на север до Саксонии и юго-западного побережья Скандинавского п-ова, где сохранились изолированные его местообитания. Во флоре СССР до настоящего времени был известен лишь один вид H. Wrightii, найденный А. Н. Криштофовичем на Сахалине. Это местонахождение, возможно, также имеет четвертичное происхождение. Во всяком случае в районах оледенения, в особенности в З. Европе, этот папоротник сохраниться, конечно, не мог.

Нам представляется, что обитание H. tunbridgense на р. Чакве сохранилось, без всякого сомнения, с третичного периода, о чем свидетельствуют как сопровождающие его виды, так и вся совокупность экологических условий, в которых он растет. И является совершенно непонятным, почему М. Г. Попов считает этот вид спутником листопадных лесов, возникшим на побережье Баренцова и Карского морей, где тропических условий никогда не существовало, хотя сам автор считает центром происхождения всего семейства Hymenophyllaceae тропическую зону, и каким образом этот папоротник через Скандинавию, Карпаты и Альпы мог проникнуть не позднее миоцена на Кавказ, который в то время был к тому же отделен с севера морем.

Таким образом, из всего сказанного выше вытекает, что если в третичном периоде, повидимому, еще в олигоцене, лесная колхидская флора и была представлена большим количеством вечнозеленых видов, то с миоцена, а может быть, и раньше, в ее составе в верхних поясах горных склонов существовали листопадные виды. Таким образом, здесь к началу четвертичного периода произошло, как это и показал в «Истории колхидской флоры» В. П. Малеев (40), не замещение старых третичных элементов какими-либо новыми с изменением всего характера биоценозов, а лишь вымирание вечнозеленых элементов и снижение тоже третичных, листопадных элементов колхидской флоры и лишь частичное видоизменение состава биоценозов. Такого же рода леса, но с большей примесью вечнозеленых видов в нижнем поясе горных склонов, при отсутствии вечнозеленого пояса имеются в центральном Китае и Японии, а также в юго-западных штатах С. Америки.

Несомненно, что и человек, являющийся давнишним обитателем Черноморского побережья Кавказа, вырубая реликтовые леса, способствовал преобладанию листопадных элементов.

Но помимо этих гигрофильных лесов, в пределах западного Закавказья, несомненно, уже в третичном периоде имелась ксерофитная флора. Она чередовалась в зависимости от экологических условий обитания с гигрофитной, как это и сейчас имеет место вдоль черноморского побережья не только Кавказа, но, как мы это видели выше, и М. Азии. К этим третичным ксерофитам на Кавказе относятся такие хвойные, как древовидные можжевельники (Juniperus excelsa и J. foetidissima), колючий, красноплодный можжевельник (J. oxycedrus s. l.), сосны (Pinus Pallasiana и отчасти P. pityusa), земляничное дерево (Arbutus andrachne), скипидарное дерево (Pistacia mutica), кустарники: Rhus coriaria, Paliurus aculeatus, Coronilla emeroides, Jasminum fruticans, Erica arborea, Ruscus aculeatus и многочисленные травянистые растения [1]. Вся эта флора имеется и в других частях Средиземномор-

[1] Alyssum obtusifolium, Asphodeline lutea и A. taurica, Sideritis taurica, Euphorbia graeca и др.

ской области. Некоторые виды характерны для всего ее протяжения, другие имеются лишь в ее восточной части. Эта флора характерна и для южного Крыма.

В западном Закавказье, как мы уже говорили, она занимает лишь отдельные районы, к которым относится Новороссийский район до Туапсе и район мыса Пицунды там, где количество осадков и влажность значительно снижаются и где имеются сухие известковые почвы.

Этот ксерофитный характер экологических условий очень близок к таковым Крыма, чем и объясняется сходство флор этих районов Закавказья и Крыма. Особенно ясно это видно в районе Новороссийска, где имеется ряд видов, даже считавшихся крымско-новороссийскими эндемиками [1] (Липский, 91; 92; 94). В настоящее время более детальные исследования данного района (Воронов, 17; Пояркова, 27; Малеев, 31) указали на условный характер этого эндемизма и на распространение этих видов далее к югу. Район Новороссийск — Туапсе еще очень недостаточно исследован, так что в дальнейшем эта обособленность флоры Новороссийска еще больше сгладится.

К этому надо добавить, что многие из этих средиземноморских ксерофитов распространены значительно южнее. Так, Juniperus oxycedrus доходит до Нового Афона; Cirsium echinocephalum, раньше известный только для района Новороссийска, найден близ Сочи по р. Догомыс и имеет близкий викарный вид — C. Wachtangia в восточном Закавказье (Карталиния), Verbascum spectabile, считавшийся раньше эндемичным для Крыма, растет в западном Закавказье до Сухумского округа, а затем и в Армении, а также, несомненно, и дальше в М. Азии (Вульф, 25).

Аналогичное распространение имеет, хотя и не ксерофит, но относившийся также к крымско-новороссийским эндемикам Solenanthus Biebersteinii, распространенный на юг до Сочи, но, кроме того, найденный и в лесах по правому берегу р. Кубани (Роговский). Корни его происхождения находятся, без сомнения, в М. Азии (Кузнецов, Flora caucasica critica, IV, 2).

Эти острова ксерофитов, вкрапленные между гидрофитной флорой от Новороссийска до западной оконечности черноморского побережья М. Азии, являются, несомненно, отголосками более сухого климата во время аридных межледниковых периодов, а быть может, и еще раньше, когда они сомкнуто произрастали на большом пространстве. С наступлением более влажного периода пространство, на котором обитали эти ксерофиты, сокращалось, приобретая разорванный, островной характер.

Таким образом, мы имеем и здесь наличие древней ксерофитной флоры Средиземноморской области, которая в пределах колхидской флоры, сохранившей свой гигрофитный третичный облик, не приобрела того доминирующего характера, столь характерного для большинства других районов Средиземноморской области.

Обратимся теперь ко второму реликтовому центру — к флоре Талыша. Согласно результатам ее исследования Гроссгеймом (26), леса Талыша могут быть подразделены на 4 пояса. Для первого из них, на самой низменности, наиболее характерными являются парротия (Parrotia persica), дуб (Quercus castanaeifolia) и граб (Carpinus betulus). Среди водной растительности большой интерес представляет эндемичный водяной орех (Trapa hyrcana), соответству-

[1] Hesperis Steveniana, Matthiola odoratissima, Hedysarum candidum, H. tauricum, Medicago cretacea, Hypericum chrysothyrsum, Salvia grandiflora, Asperula taurica, Astragalus arnacantha, Crambe koktebelica и др.

ющий эндемичному для Западного Закавказья Tr. colchica. На склонах гор от низменности до высоты 2000 м к предыдущим видам присоединяется еще дзельква (Zelkova carpinifolia) и клен (Acer velutinum). На нижней границе этого пояса растет Buxus sempervirens, в скалах инжир (Ficus carica). За исключением дикого винограда, растущего только в низменности, одни и те же лианы[1] характерны для лесов этих поясов. В следующем поясе, доходящем до высоты 1000 м н. у. м., лес образован предыдущими видами граба и дуба, к которым присоединяется бук (Fagus orientalis); лианы уже отсутствуют. Еще выше, до границы леса идет дуб (Quercus macranthera) и граб (Carpinus schuschaensis).

Базируясь на анализе элементов флоры Талыша Гроссгейма, можно сказать, что в основе ее лежат древние реликтовые элементы тропического или субтропического типа, представляющие собой остатки той коренной флоры Средиземноморской области третичного периода, видоизменением которой и является ядро современной флоры этой области. Следовательно, и здесь повторяется то же, что мы видели в отношении всех остальных частей средиземноморской флоры.

Основной группой видов этой древней флоры являются лесные гигрофитные элементы, называемые Гроссгеймом древнегирканскими. Они представлены в кавказском Талыше 83 видами.[2] Бо́льшая их часть имеет продолжение своих ареалов вдоль южного побережья Каспийского моря, являясь аутохтонной для этой Гирканской провинции. Часть из них заходит на север в пределы Дагестана и на восток — в Карабах и Грузию.

В числе их мы имеем и более древние, малоизменчивые и более изменчивые молодые виды. Количество общих или викарных видов колхидской и гирканской флор очень незначительно.[3]

Вторую группу видов этого же гигрофитного лесного типа образуют виды средиземноморского, преимущественно малоазиатского происхождения. Многие из них в противоположность предыдущей группе являются общими с колхидской флорой, о чем мы уже говорили выше.

Как и повсюду в Средиземноморской области, эти гигрофитные элементы количественно подавляются средиземноморскими ксерофитами, число которых определяется Гроссгеймом в 372 общесредиземноморских, 145 восточно- и 2 западно-средиземноморских вида. Два-три вида являются общими с капской флорой.

Следующий элемент образуют умеренные, в значительной части лесные, виды. Многие из них, как мы это уже неоднократно видели, являются третичными, мигрировавшими из В. Азии и Гималаев. Относительно небольшая часть видов имеет северное происхождение.

Наконец, последнюю группу видов образуют пустынные, преимущественно галофитные элементы, мигрировавшие в пределы Талыша из пустынь Средней Азии.

Из сопоставления этих флористических элементов с очевидностью вытекает основное направление истории развития флоры Талыша. Этапы этой истории, по Гроссгейму, рисуются следующим образом. Третичная гигрофитная флора гирканского типа под влиянием все уве-

[1] Smilax excelsa, Periploca graeca, Rubus Raddeanus, Hedera Pastuchowii.

[2] В том числе аутохтонные моно- или олиготипные роды: Danae racemosa (изолированный род), Alyssopsis sagittata, Phuopsis stylosa, Amblyocarpum inuloides; виды, относящиеся к древним родам, корни происхождения которых находятся не в Передней Азии, а в тропической зоне или в В. Азии, как Albizzia julibrissin, Gleditschia caspica, Parrotia persica.

[3] Allium rudbaricum, Scrophularia hyrcana являются викарными по отношению к колхидским видам Allium ponticum и Scrophularia lunariaefolia.

личивавшейся сухости климата все более и более обогащалась ксерофитными элементами из средиземноморских ксерофитных центров. Часть из них шла с юга — из Ирана, часть же из лежащей к западу Средиземноморской области, начиная от М. Азии. Эти последние, повидимому, мигрировали вдоль побережья Закавказского моря, отделявшего Малый Кавказ от Большого, и проникали в Талыш с севера.

Ледниковый период совершенно не отразился на флоре Талыша. Вследствие этого высокогорная флора последнего сохранила всю свою самобытность до наших дней и избежала смешения с северными элементами, что, как мы видели, хотя и в небольшой степени, имело место в отношении высокогорной флоры остального Кавказа.

Это обстоятельство является еще одним и очень важным доказательством проникновения, по крайней мере, большинства элементов умеренной флоры, и здесь неправильно называемых Гроссгеймом «бореальными», не с севера, а с востока, через Иран и М. Азию.

Таким образом, уже в третичном периоде на Кавказе дифференцировались два центра развития его лесной флоры: один — в западном, а другой — в восточном Закавказье, что нашло свое отражение в видовом составе его лесов. Согласно Кузнецову, бо́льшая часть третичных лесов была колхидского типа. Та перегруппировка древесных видов, которая имела место в этих центрах реликтовой флоры и привела к доминированию в составе леса широколиственных умеренных видов, происходила еще в большей степени на протяжении всей лесной территории Кавказа. Она сопровождалась здесь еще бо́льшим обеднением субтропическими элементами и уменьшением видового разнообразия древесных видов.

Так, кубанские леса, согласно исследованиям Н. А. Буша (1900) и Лескова (32), еще сохранили следы третичного состава леса, выявляющиеся в изолированном обитании отдельных элементов, характерных для лесов западного Закавказья.[1] Терские леса сохранили уже значительно меньше элементов, хотя, несомненно, тоже имели в прошлом тот же колхидский тип. В. П. Малеев посвятил специальную работу (39) колхидским элементам северного склона западного Кавказа, сосредоточенным в основном в южной части Майкопского района. Помимо отдельных видов, он относит к числу этих реликтов уцелевшие здесь отдельные острова пихтового леса из Abies Nordmanniana, а также и леса из бука (Fagus orientalis) и подлеском из самшита (Buxus sempervirens), каштановые и дубовые (Quercus Hartwissiana) леса с самшитом. Ледниковый период явился причиной вымирания этих колхидских лесов и снижения границы распространения их реликтов. Ксеротермические условия климата (Малеев, 39), а также послеледниковый период способствовали дальнейшему вымиранию остатков этой третичной растительности.

Такой же обедневший колхидский тип присущ лесам южного склона Главного хребта и западной части Малого Кавказа: в боржомских лесах еще растет понтийский рододендрон, лавровишня, кавказские ель и пихта еще образуют целые лесные массивы. В восточной же части Малого Кавказа, в Карабахе, сохранились в большей степени элементы флоры Талыша[2]. Необходимо отметить произрастание здесь и характерных представителей средиземноморской флоры[3] ксерофитного типа.

[1] Rhododendron ponticum, Vaccinium arctostaphylos, Ilex aquifolium, Laurocerasus officinalis, Taxus baccata, Castanea sativa, Ostrya carpinifolia, Acer laetum, Veronica pontica, Picea orientalis, Abies Nordmanniana и др.

[2] Zelkova carpinifolia, Quercus macranthera, Acer hyrcanum и др.

[3] Pistacia mutica, Rhus coriaria, Colutea cilicica.

На основании всего вышеизложенного мы должны притти к выводу, что на Кавказе мы имеем тот же процесс эволюции флоры из ее основного третичного ядра, какой мы наблюдали уже на протяжении всей Средиземноморской области с той разницей, что здесь, благодаря характеру орографических условий, влажность климата способствовала сохранению на значительно большей территории гигрофитных субтропических элементов, чем на Балканском и Пиренейском п-овах.

И точно так же, как и там, широколиственные лесные виды, мигрировавшие с востока с первой половины третичного периода, существовали и на Кавказе. Постепенно по мере ухудшения климата они спускались с верхних поясов гор в нижние, получая в составе лесов доминирующее значение или же совершенно вымирая, как это имело место в Армении, где эти виды установлены уже для миоцена (Палибин, 39).

Осушение климата, в особенности в межледниковые периоды, так же, как и в Средиземноморской области, способствовали развитию ксерофитов в собственных центрах Кавказа (Армения, Дагестан) и миграции их из других средиземноморских центров как с запада, так и с востока.

Все это обогащение кавказской флоры в результате миграций шло с юга через Переднюю Азию. Только в четвертичном периоде с осушением низменностей Северного Кавказа и сокращением его лесной площади незначительное число элементов проникает из южнорусских степей, Арало-каспийской низменности и из Сибири. В это же только время очень незначительное количество средиземноморских ксерофитов могло из Паннонских степей проникнуть на Кавказ с севера, основная же их масса развилась на месте или пришла с юга.

В ледниковые периоды относительно незначительное количество северных и арктических элементов мигрировало в пределы Кавказа и присоединилось к его древней альпийской флоре. Кульчинский (Kulczynski, 24), совершенно отвергающий возможность миграций в ледниковом периоде с севера на Кавказ, — не прав, так как новейшие исследования установили во флоре Кавказа несомненное наличие довольно большого числа северных видов преимущественно болотного характера: сфагновых мхов, осок и др. В частности, осоки Кавказа были тщательно проанализированы В. И. Кречетовичем (39), пришедшим к выводу, что миграция их на Кавказ происходила по системам рек Днепра — Донца — Дона (Клеопов, 33) с одной стороны, и из Сибири по системам рек Урала — Волга и Дона — с другой. Возможность проникновения с юга по горным системам совершенно исключается — во всяком случае для тех видов, которые на этих горах отсутствуют.[1]

Таким образом, необходимо принять наличие миграций бореальных элементов с севера во время ледникового периода; для мигрирующих видов имелись, несомненно, благоприятные условия обитания. Тем не менее эти новейшие миграции не имели таких размеров, которые позволяли бы говорить о потоках бореальных видов или о катившихся с севера миграционных волнах.

Таким образом, эволюция собственно третичного ядра флоры и обогащение флоры в результате миграций с юга через Переднюю Азию средиземноморскими и восточноазиатскими элементами с относительно небольшими добавлениями в результате новейших миграций с севера — вот основные черты истории флоры Кавказа.

[1] Например, Carex chordorrhiza, C. capillaris, C. brunnescens, C. capitata, C. tenuiflora, C. irrigua.

Крымский полуостров

Крымский полуостров может быть подразделен на горную — южную и равнинную — северную части. Последняя соединена узким Перекопским перешейком с материком и почти незаметно повышается по направлению к горному Крыму. Только в ее западной части имеется более возвышенный Тарханкутский п-ов, высшая точка которого достигает 175 м.

Горная часть, начинающаяся полосой предгорий к югу от широты Симферополя пересечена тремя горными грядами, идущими с северо-востока на юго-запад. Первая из них, наиболее южная, является и наиболее древней и называется Яйлой. Она образована юрскими известняками. Ее высшая точка — Роман-кош — достигает 1542 м. Вторая, средняя, гряда, отделенная от Яйлы широкой долиной, образована меловыми отложениями, перекрытыми эоценовыми нуммулитовыми известняками. Третья, еще более молодая и наиболее низкая гряда, не превышающая 540 м, лежит еще дальше к северу. От предыдущей гряды ее отделяет вторая, но более узкая долина.

Равнинная часть Крыма еще в плиоцене была покрыта морем, за исключением возвышенных частей Тарханкутского и Керченского п-овов, после миоцена уже не заливавшихся больше морем.

Исследование дна Черноморской впадины дает основание предположить, что в то время как северная часть Крыма была покрыта морем и не имела еще соединения с Южнорусской сушей, существовало материковое соединение между Крымом и М. Азией, нарушившееся не ранее середины плиоцена. Помимо того, между северной частью Балканского п-ова (Добруджа) и Крымом существовало также материковое соединение, прекратившееся в еще более позднее время. Непосредственной материковой связи между Керченским п-овом и Кавказом и южной частью Балканского п-ова и Крымом, повидимому, никогда не существовало — она осуществлялась через соединение с М. Азией. Эти геологические данные подтвердили многочисленные биогеографические факты, которые только при допущении такой геологической истории Крыма могут найти себе подтверждение.

В климатическом отношении южная часть Крыма, защищенная Яйлой с севера, имеет типично средиземноморский характер; средняя годовая температура равна здесь 13° (Ялта). Высшие же точки Яйлы имеют годовые температуры не ниже 4°. Равнинная часть имеет годовые температуры в 10—12°.

Крым беден осадками — в средней и северной его частях их всего 300—500 мм в год, на южном же побережье они доходят до 700 мм в нижнем поясе и 1000 мм на плато Яйлы. В равнинной части Крыма распределение осадков носит материковой характер, т. е. наибольшее их количество выпадает летом (43%). В северной части горного Крыма имеется в общем четыре максимума выпадения осадков: весенний, летний, осенний (октябрь) и зимний (декабрь); таким образом, осадки распределены здесь в течение года довольно равномерно. На южном же побережье Крыма мы имеем уже характерное средиземноморское распределение осадков. Наибольшее количество осадков (56%) выпадает здесь с октября по февраль, тогда как летом с мая по август их выпадает всего 24%. Этот характер климата определяет и распределение растительности Крыма. В то время как вся равнинная часть Крыма покрыта степной растительностью, его горная часть является лесной областью. Средиземноморский характер флоры наиболее выражен на южном побережье, причем в западной части его сильнее, чем в восточной.

Леса Крыма, начинаясь лесостепью в области третьей гряды с пушистым дубом (Quercus pubescens) в качестве основного вида, переходят в дубовые леса из Q. sessiliflora и Q. robur, сменяющиеся на северном склоне главной гряды буковым лесом, доходящим до края Яйлы, а во многих местах последней переходящем и на самое ее плато.

Южный склон Яйлы в его западной части покрыт хвойным лесом, начинающимся в верхнем поясе обыкновенной сосной (Pinus silvestris), сменяющейся крымской сосной (P. Pallasiana). В восточной части склона крымская сосна вытеснена буком. Самый нижний пояс там, где естественная растительность еще не уничтожена человеком, образован можжевельными лесами из Juniperus excelsa с примесью крымской сосны и пушистого дуба.

Численность видового состава флоры Крыма до окончания критической ее обработки не может быть точно установлена; она составляет примерно около 2000 видов, что при незначительности территории полуострова является довольно значительным.

Своеобразность флоры Крыма, изолированность ее от остальных близких ей флор уже давно возбудили вопрос о ее происхождении. Были высказаны многочисленные точки зрения, объяснявшие возникновение этой флоры на территории самого полуострова заносом ее

человеком, переселением с Кавказа, с Балканского п-ова и с южнорусской суши (сводку этих исторических данных и посвященную им литературу см. Вульф, 26). Только анализ географических элементов флоры Крыма, сделанный пока лишь для 754 критически изученных видов, дает возможность судить об истории развития крымской флоры. Из числа этих видов 319 имеют широкие ареалы, поэтому дальнейшее рассмотрение флористического состава крымской флоры будет основываться на 435 видах (от папоротникообразных до розоцветных), имеющих вполне очерченные ареалы и составляющих свыше 50% критически изученной части флоры.

Из последних видов, имеющих вполне очерченные ареалы, 344, или около 78.7%, должны считаться средиземноморскими элементами, что по отношению ко всем изученным 754 видам составит 45.4%. Несмотря на то, что в данной работе мы оперируем лишь частью флоры Крыма, можно, имея для этого достаточно данных, считать, что эти соотношения останутся примерно теми же и при анализе всего видового состава флоры Крыма. Но указанные цифры не подтверждают еще окончательного вывода о средиземноморском характере крымской флоры. К ним должны быть добавлены прежде всего эндемичные виды, так как и они являются производными этой же средиземноморской флоры.

При изучении ареалов части видов, имеющих широкое распространение, несомненно, выявится ряд видов, исходные ареалы которых лежали в пределах Средиземноморской области. Вследствие этого мы можем без всякой натяжки принять, что около 50% современной флоры Крыма должны быть отнесены к элементам средиземноморской флоры. Анализируя эти последние более детально, мы можем выявить среди них нижеследующие группировки.

Первую группу образуют виды, имеющие несомненные средиземноморские ареалы, но в дальнейшем, уже в послеледниковое время, расширившиеся вследствие распространения этих видов к северу в пределы З. Европы. Некоторые из этих видов, как, например, произрастающие в южной части Британских о-вов, могут представлять собой реликты третичной флоры, носившей те черты видового состава, которые сохранились сейчас лишь во флоре Средиземноморской области. Из числа таких видов могут быть указаны: Tamus communis, Ruscus aculeatus, Orchis mascula, O. pallens, O. tridentata и др., Papaver rhoeas, Hesperis matronalis, Dentaria quinquefolia и др.

Вторую группу образуют виды, еще и в настоящее время в своем распространении теснейшим образом связанные со Средиземноморской областью, встречающиеся преимущественно в западных ее пределах, начиная от Испании или Франции. Многие из этих видов ограничены в своем ареале только Средиземноморской областью, часть же из них выходит за ее пределы, заходя в южную часть Украины (очевидно, через Балканский п-ов), Северный Кавказ, Ю.-З. Европу.

Третью группу образуют виды, аналогичные предыдущим, но встречающиеся в пределах лишь восточной части Средиземноморской области. Такие виды составляют около половины (166) всего изученного количества, — иначе говоря, средиземноморская флора Крыма носит преимущественно восточный характер. Эту восточносредиземноморскую группу видов мы можем подразделить на ряд подгрупп соответственно их распространению в пределах восточносредиземноморской области.

От Италии на восток распространено 32 вида этой группы. От Балканского п-ова на восток идет наибольшая часть этой группы видов, а именно 64 вида. Многие из них распространились на

северо-запад — по Адриатическому побережью с Балканского п-ова в области Дуная до Карпат, Венгрии и Трансильвании, а на северо-восток — в южной Украине. 14 видов расселены от М. Азии на восток, не встречаясь на Балканском п-ове. Некоторые из них идут в Азии до пределов Средиземноморской области в широком ее понимании; в пределах Кавказа одни идут не дальше Закавказья, другие же расширились и далее к северу, встречаясь и в Предкавказье, а в некоторых случаях заходя в пределы и южной Украины (например, Iberis taurica). Только в южной части Балканского п-ова, в М. Азии и Закавказье распространено 9 видов: Pinus Pallasiana и P. pityusa, Juniperus foetidissima, Asphodeline taurica, Gagea dubia (также и в Предкавказье), Orchis iberica и O. picta (также и в Предкавказье), Celtis australis и Isatis canescens. К этой же подгруппе видов относятся земляничное дерево (Arbutus andrachne) и др.

В М. Азии и на Кавказе, преимущественно в Закавказье (частично и на Балканском п-ове) встречается 20 видов, в том числе такие характерные для Крыма виды, как Crocus susianus и C. umbrosum, Galanthus plicatus, Steveniella satyroides и Orchis punctulata, Arum albispathum, Tilia caucasica, Juniperus excelsa, Viola oreades. Только в М. Азии и южной части Балканского п-ова (но отсутствуют в Закавказье) распространены 4 вида и формы: Ornithogalum fimbriatum, Himantoglossum caprinum, Sorbus torminalis f. mollis и Thesium brachyphyllum. Исключительно в М. Азии (но отсутствуя в Закавказье и на Балканском п-ове) распространены 7 видов и форм: Gagea transversalis, Scilla bifolia f. polyphylla, Orchis pinetorum и O. Comperiana, Lepidium pumilum, Draba cuspidata и Alyssum umbellatum, Pirus elaeagrifolia. Только в южной и центральной частях Балканского п-ова (но пока неизвестны из М. Азии и Закавказья) встречаются два их вида и формы: Glaucium flavum v. Serpieri (Греция) и Brassica cretica. К ним можно добавить еще Cachrys alpina, ранее считавшийся эндемичным для Крыма.

Исключительно в Закавказье (отсутствуют на Балканском п-ове и пока неизвестны в М. Азии) встречено 10 видов, как Allium rupestre и A. saxatile, Ornithogalum arcuatum, и растения, обитающие в Закавказье только в Новороссийском районе, как Crocus tauricus (указывается также для Бессарабии), Cardamine tenera (также Иран), Alyssum obtusifolium (также западная Кубань). Об этой группе видов см. ниже. Только на Кавказе (Предкавказье и Закавказье) распространено 8 видов, как Ranunculus caucasicus и R. Boissieri, Brassica elongata v. pinnatifida, Rosa iberica, Crambe Buschii, Dianthus Marshallii (доходит до Бессарабии), Isatis taurica (только Северный Кавказ; заходит в южную Украину).

Все вышеперечисленные средиземноморские элементы флоры Крыма представляют собой несомненно древние реликтовые остатки его третичной флоры. Об этом свидетельствуют указанные разорванные ареалы этих видов, об этом говорят и сами упоминавшиеся растения своим морфологическим строением, своей малой изменчивостью, об этом, наконец, можно судить и по современному распространению их в пределах Крыма. Часть из них сосредоточена лишь в пределах южного побережья и притом иногда лишь в незначительной части последнего, например, Orchis Comperiana ограничена в своем обитании лишь самой южной оконечностью Крыма, между Ласпи и Кикенеизом. Все попытки культивировать ее западнее, например, в Никитском саду, ни к чему не привели, несмотря на сходные экологические условия. Но в виде единичных экземпляров эта орхидея найдена в нескольких местонахождениях на северном склоне главного хребта в лесном районе, что явно свидетельствует о происходящем сокраще-

нии ареала этого вида. Ранее ареал этой орхидеи включал и северную часть горного Крыма. Последнее подтверждается и тем обстоятельством, что большинство этих реликтовых средиземноморских элементов, распространяясь в Крыму, охватывает весь горный Крым, а некоторые из них, наиболее приспособленные к ксерофитным и открытым условиям обитания, продвинулись и дальше на север. Они заселили равнинную, северную часть полуострова, позже всех освободившуюся из-под вод покрывавшего ее моря, по мере того как ее почвенные условия делались для этого пригодными.

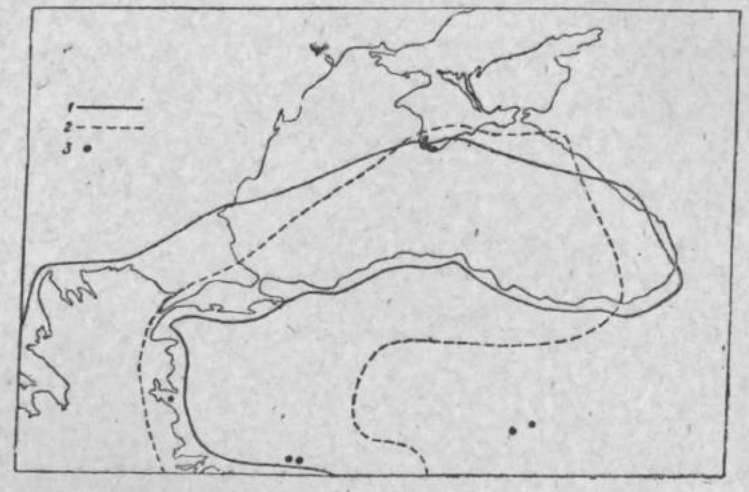


Рис. 15. Ареал распространения: *1* — Arbutus andrachne; *2* — Pinus Pallasiana; *3* — Orchis Comperiana

Об этом реликтовом характере флоры Крыма свидетельствуют не только перечисленные средиземноморские элементы. Среди широко встречающихся растений имеется ряд видов, носящих несомненно реликтовый характер. В качестве примера можно указать на тисс (Taxus baccata), растущий в пределах буковых лесов Крыма, плющ (Hedera helix), встречающийся во всех лесных его районах, сосну (Pinus silvestris), горные обитания которой являются, несомненно, первичными, реликтовыми, а местонахождения на песках — вторичными. Все эти виды, а также и ряд других являются, несомненно, третичными растениями, распространившимися в четвертичном периоде из своих убежищ в пределах Средиземноморской области, где они пережили ледниковый период. Наконец, о реликтовом характере флоры Крыма свидетельствует и наличие эндемичных элементов в ее составе.

Принимавшаяся старыми исследователями флоры Крыма многочисленность ее палеоэндемичных элементов оказалась ошибочной. Современное критическое переисследование флоры Крыма, опирающееся уже на знакомство с флорой окружающих Крым стран, привело вновь к выявлению ряда эндемичных элементов его флоры. Но эти эндемики в большинстве случаев являются не палео-, а неоэндемиками. Если мы обратимся к цифрам, то увидим, что в составе нами изученных 754 видов имеется 23 эндемичных элемента различной систематической ценности, что составляет примерно 0.3%. Палеоэндемиками из них являются 7 видов.[1]

[1] Eremurus taurica, Tulipa monticola, Cerastium Biebersteinii, Ranunculus dissectus, Sobolewskia lithophila, Acer Stevenii. К ним могут быть добавлены: Medicago saxatilis, Onobrychis Pallasii, Seseli Lehmannianum, S. rigidum и S. gummiferum, Saxifraga irrigua, Salvia scabiosaefolia, Pterotheca purpurea, Centaurea Comperiana, Anthemis sterilis, из семейств, критически еще не изученных.

Иное соотношение получается, если мы остановимся на неоэндемиках. В числе эндемичных элементов, входящих в состав все тех же изученных нами 754 видов, имеется 17 неоэндемиков, т. е. в два раза с лишним больше, чем палеоэндемиков.[1] Число этих неоэндемиков в результате дальнейшего критического изучения флоры Крыма с каждым годом увеличивается, между тем как число палеоэндемиков, когда будет окончательно изучена флора М. Азии, еще более уменьшится.

Отсюда напрашивается совершенно естественный и притом единственный вывод, который только и может быть сделан, о том, что не имела места древняя и продолжительная изоляция Крыма от других стран, часть которых полуостров образовывал. Изоляция его флоры началась тогда, когда он утратил связь со странами Средиземноморской области и вступил в соединение с Южнорусской сушей. С этого момента солончаковые почвы Перекопского перешейка превратили Крым биологически в остров, и эта-то изоляция и явилась причиной сохранения и эндемизации новых форм, возникавших как результат непрекращающегося видообразовательного процесса.

Что же касается до палеоэндемизма, то мы его должны рассматривать в рамках не Крымского п-ова, а значительно более широких. Тогда те группы средиземноморских элементов, которые мы выделили выше, явятся эндемиками, но уже не крымскими, а крымско-средиземноморскими, крымско-балканско-малоазийско-закавказскими, крымско-малоазийскими, крымско-балканскими, крымско-закавказскими и т. д.

Но если основное ядро, около 50%, флоры Крыма носит средиземноморский реликтовый характер, то все же в ее составе имеются и более молодые компоненты. Это входящие в ее состав виды, которые проникли на полуостров уже в четвертичном периоде, виды, для которых солончаковые почвы, каймой окружающие северные части полуострова, не являлись препятствием для распространения, — это виды, попавшие в В. Европу из Азии и затем расселившиеся, или еще продолжающие расселяться, на запад и проникнувшие в том числе и в Крым. Их мы можем разбить в свою очередь в зависимости от характера их распространения на три группы.

К первой относятся виды, происходящие из пустынных районов Закаспийской области. Эти виды проникли в Европу большей частью к югу от Каспийского моря через Иран, восточное Закавказье и Предкавказье, в Нижнее Поволжье, откуда и расселились по степным или солончаковым районам Ю.-В. Европы, продвигаясь все более на запад. Продвижение этих азиатских элементов на запад привело их и в Крым, в пределы которого они проникли через Перекопский перешеек. Возможно, что их семена были перенесены ветром или другими естественными агентами с материкового побережья на крымское побережье Сиваша или же, наконец, что они были занесены человеком, например, поездами, вдоль железнодорожных путей, связывающих Крым с материком, через посредство Чонгарского моста.

Таких видов в составе изученных имеется около 4%. Часть из них обитатели солончаковых почв (например, виды родов Atraphaxis, Polygonum, Atriplex, Anabasis, Kalidium, Suaeda, Salsola и др.), вслед-

[1] Gagea Callieri, Tulipa Callieri, Tulipa kokfebelica, Bellevalia Lipskyi, Ophrys aranifera var. taurica, Orchis Wanjkovii, Salix caprea var. taurica, Atraphaxis spinosa var. taurica, Cerastium Stevenii, Holosteum liniflorum, Minuartia hirsuta, M. taurica, Dianthus humilis, Lepidium Turczaninovi, Sisymbrium confertum, Linum Pallasianum, Alyssum calyocarpum. К ним надо еще добавить: Medicago falcata var. hirsuta, M. falcata v. viscosissima, Ruta Biebersteinii var. taurica, Hypericum perplexum ssp. alpestre, Tamarix Hohenackeri var. taurica, Helianthemum marifolium var. canum f. candidissimum, Linaria genistifolia var. petraea, Scutellaria orientalis var. taurica и др.

ствие чего распространение их в пределах Крыма в большинстве случаев ограничилось полосой солончаковых полынных степей и морских побережий преимущественно восточного Крыма. Некоторые из этих видов еще только вступили в пределы Крыма и не успели расселиться на его территории, как, например, Syrenia angustifolia, растущая в Крыму пока еще лишь на Арабатской стрелке.

Остальные виды этой группы встречаются в степных районах Крыма, как например, тюльпан — Tulipa Schrenkii (дальше предгорий в пределы горного Крыма не идущий), ряд видов гвоздик — Dianthus capitatus, D. polymorphus, D. Borbasii, D. bicolor, D. ramosissimus и др.

Некоторые из этих закаспийских видов при переходе в Европу видоизменились, как, например, Gagea taurica, растущая в Крыму вдоль побережья Черного моря от Феодосии до Судака, а также близ Симферополя. Кроме Крыма, этот вид известен в восточном Закавказье, Предкавказье и в южной Европейской части СССР. В Азии его нет, но там он представлен викарным видом — G. divaricata, растущим в закаспийских степях и являющимся, без сомнения, родоначальным видом, превратившимся при переходе в Европу в Gagea taurica.

Вторую группу азиатских видов образуют растения уже более северные, преимущественно западносибирского и центральноазиатского происхождения, проникнувшие в Европу в послеледниковое время южнее Урала. Эти виды распространились не только в степных районах Европейской части СССР, но и дальше на запад — в пределы Польши, Румынии, северной части Балканского п-ова, Трансильвании, Семигорья, Венгрии, южной Моравии и области Дуная вплоть до стран, окружающих Адриатическое море. Здесь точно так же, как и в предыдущем случае, мы имеем дело с видами, нахсдящимися в процессе своего во многих случаях еще не законченного продвижения на запад. В составе флоры Крыма мы имеем из числа вышеуказанных — 12 видов. Они встречаются преимущественно в пределах степной части полуострова, например: Gypsophila trichotoma, G. paniculata, Dianthus leptopetalus, Amygdalus nana, Ranunculus pedatus, Crambe tatarica, Silene chlorantha и S. wolgensis. Если и имеются отдельные их местонахождения в пределах горной части Крыма, то в большинстве случаев они носят заносный характер.

Аналогичную по возрасту группу видов образуют растения, происхождение которых мы можем связать с южной Европейской частью СССР, распространенных до Волги и Предкавказья (некоторые найдены и далее к югу в пределах Кавказа, но они проникли сюда несомненно с севера). В составе флоры Крыма они играют ничтожную роль (среди изученных нами видов их всего около 1%) и носят характер наиболее новых его обитателей. Это большей частью растения песчаных и солончаковых почв или морских побережий, как, например, ситник (Juncus acutus var. tyraicus), в Крыму проникший лишь до Евпаторийского побережья, Polygonum arenarium ssp. Janatae, не продвинувшийся к югу дальше Сиваша, Iris aequiloba, также ограниченный солончаками северного Крыма. Некоторые из этих видов вклинились уже дальше в глубь полуострова, как, например, Corydalis Paczoskii.

К числу западноевропейской паннонской группы мы относим Paeonia tenuifolia, получившую в Крыму широкое распространение; Silene longiflora, найденную в степях и по каменистым местам всего Крыма; Gypsophila glomerata, растущую в степных и предгорных районах и с востока по побережью проникнувшую до Коктебеля (занесена на Яйлу); Euphorbia salicifolia, не встреченную в Крыму далее Керченского п-ова, и др.

Таковы все элементы, в совокупности образующие флору Крыма. Их анализ дает нам уже возможность притти к определенным выводам. Первым и бесспорным из них явится заключение, что основное ядро флоры Крыма, составляющее не менее 50% ее состава, образуют третичные реликты с средиземноморским ареалом. Меньше 6% образуют степные и солончаковые западноевропейские, южнорусские и азиатские виды, совсем недавно проникнувшие в пределы Крыма с севера, уже после соединения его с Южнорусской сушей. Остальную часть образуют виды широкого распространения, требующие еще тщательного изучения. Часть из них представляет собой также реликтовые растения Крыма, обитающие в его пределах с третичного периода, другие же являются более поздними пришельцами, причем многие имеют заносный, сорный характер, являясь спутниками человека и его культур.

Наличие в составе флоры Крыма такого большого количества средиземноморских элементов исключает какие-либо сомнения в том, что эти элементы представляют собой основную часть флоры Крыма, сложившуюся еще в третичном периоде, а не составившуюся целиком путем переселений видов из окружающих стран. В течение своей долгой истории Крым, несомненно, получил часть своих флористических элементов благодаря происходившему расселению видов, точно так же как сейчас его состав обогащается видами, мигрирующими на его территорию с севера. Вместе с тем совершенно очевидно, что основное ядро его флоры формировалось на месте, но в пределах не только Крыма, а всей территории средиземноморских стран, составлявших единое целое.

Мы уже видели, что не только богатство средиземноморскими элементами, но также и бедность палеоэндемиками говорит лишь о недавно происшедшей изоляции Крыма от стран Средиземноморской области. Возникает вопрос, где же осуществлялась эта связь Крыма с средиземноморскими странами, делавшая его частью территории развития средиземноморской флоры. Таким образом, мы возвращаемся к постановке вопроса прежних исследователей флоры Крыма, но говорим уже не о путях переселений растений, а о территории формирования восточносредиземноморской флоры, часть которой и составляет флора Крыма.

Эта связь с средиземноморскими областями могла существовать лишь в трех направлениях — через Кавказ, через Балканский п-ов или непосредственно через М. Азию или же могло существовать соединение, объединившее все эти страны в единое целое. В настоящее время на месте этих гипотетических соединений простираются воды Черного моря, и к разрешению этого трудного вопроса надо подходить окольными путями.

Близость Керченского п-ова к Кавказу, узость пролива, отделяющего его от Таманского п-ова, должны были, вполне естественно, вызвать предположение, что именно Керченский п-ов и явился тем мостом, который связывал Крым в третичном периоде со странами общей с ним флоры. Подтверждение этого предположения могло дать лишь ознакомление с растительностью как Керченского, так и Таманского п-овов, почти совершенно обойденных исследователями Крыма и Кавказа. В настоящее время растительность обоих полуостровов более или менее изучена (Вульф, 29), и мы имеем возможность оценить эту гипотезу на основании значительного фактического материала. Последний доставил несомненные доказательства (находящие себе подкрепление и в геологических данных) того, что лесная растительность Крыма не могла быть связана с лесной растительностью Кавказа через посредство означенных полуостровов.

Единственное сомнение в правильности этого вывода вызывает существование уже упомянутых выше, так называемых «крымско-новороссийских эндемиков»,[1] т. е. видов, растущих только в горной части Крыма и в районе Новороссийска на Кавказе.

Отметим, что изолированное положение этих крымско-новороссийских видов является лишь кажущимся. Они теснейшим образом связаны с рядом других видов, имеющих такой же разрыв ареала, но не ограничивающихся в своем распространении одним лишь Новороссийским районом, а появляющихся вновь в других местах западного Закавказья, М. Азии и даже Ирана (например, Cardamine tenera) или же замещающихся здесь близкими, викарными видами.

Эти разрывы ареалов связаны с экологическими условиями, так как все эти виды являются ксерофитами, вследствие чего в пределах влажных районов западного Закавказья они не растут, будучи приурочены к местам с засушливым климатом. Таким образом, нахождение этих видов в Крыму и Новороссийском районе должно объясняться так же как и существование общих Крыму закавказско-малоазийских видов, к чему мы ниже еще вернемся.

Остается лишь добавить, что видов, обитающих по всему Кавказу и не носящих на Северном Кавказе реликтового характера (как, например, многие виды в пределах Кубанской области), в составе флоры Крыма имеется лишь ничтожное количество.

Все вышеизложенное с достаточной очевидностью свидетельствует, что мы не обнаруживаем никаких ботанико-географических фактов, которые говорили бы о существовании когда-либо непосредственной связи Крыма и Кавказа, а следовательно, и их флор, через посредство Керченского и Таманского п-овов. Мы должны принять, что она существовала, но в другом месте.

Вышеприведенные данные о нахождении в составе флоры Крыма восточносредиземноморских элементов рисуют в достаточной степени тесную связь флор Балканского п-ова и Крыма. Таким образом, не может существовать какого-либо сомнения в том, что формирование этих флор происходило на связанной территории, балканский и крымский участки которой лишь относительно недавно разъединились один от другого. Вместе с тем и сама флора Балканского п-ова, как это детально обосновано в ряде работ Адамовича, Туррилла, Стоянова, Стефанова, Иорданова, представляет собой часть восточносредиземноморской флоры, в формировании которой М. Азия играла первенствующую роль.

Но если Кавказ не был непосредственно связан с Крымом через Керченский и Таманский п-ова, то остается разрешить вопрос, составлял ли Крым часть общей территории формирования восточносредиземноморской флоры путем непосредственного его соединения с Балканским п-овом. Иначе говоря, мы должны ответить на вопрос, представлял ли Крым непосредственное продолжение Балканского п-ова, через посредство которого осуществлялась его связь с М. Азией и Закавказьем.

Существование материковой связи между Крымом и Балканским п-овом, устанавливавшейся, по всей вероятности, не один раз, не может вызывать какого-либо сомнения. Но как осуществлялась эта связь — в этом и заключается весь вопрос.

Непосредственное соединение — и притом в относительно позднее время — могло существовать лишь между северо-западной частью

[1] К числу таких эндемиков относятся: Hesperis Steveniana, Matthiola odoratissima v. taurica, Crambe koktebelica, Hedysarum candidum, H. tauricum, Medicago cretacea, Hypericum chrysothyrsum, Salvia grandiflora, Asperula taurica, Astragalus arnacantha, Onosma polyphyllum.

Крыма (между мысом Сарыч и Тарханкутским п-овом) и Добруджей, лежащей в северной части Балканского п-ова. Об этом говорит значительное число видов, общих флорам Крыма и Добруджи, часть которых отсутствует в более южной части Балканского п-ова. Подтверждением этих данных служит и мелководность северо-западной части Черного моря, свидетельствующая об имевшем здесь еще недавно место опускании и происшедшей вследствие этого трансгрессии моря, покрывшего сушу, заполнявшую эту часть черноморского бассейна.

Но вместе с этим, если Крым составлял часть восточносредиземноморской территории, являясь продолжением Балканского п-ова, то в составе его флоры 1) мы должны были бы иметь элементы чисто балканские, отсутствующие в других частях этой растительной области, и 2) в ней должны были бы отсутствовать малоазийские и закавказские элементы, не входящие в состав флоры Балканского п-ова.

В отношении первой из этих предпосылок можно сказать, что число таких балканских элементов во флоре Крыма ничтожно. Наличие же в Крыму ряда видов, помимо М. Азии более нигде не растущих, а также еще большего числа закавказских или малоазийско-закавказских видов, на Балканском п-ове не произрастающих, а также большого числа видов, общих флорам М. Азии, Балканского п-ова и Крыма, с несомненностью говорит о том, что былое соединение этих разрозненных сейчас территорий окружающих Черное море стран осуществлялось иначе. Балканский п-ов не являлся промежуточным звеном между Крымом и М. Азией с Закавказьем.

Из всего вышеизложенного можно сделать лишь один вывод: мы можем объяснить современный состав флоры Крыма, лишь допуская непосредственное его соединение с М. Азией и через ее посредство с Закавказьем и южной частью Балканского п-ова, нарушившееся лишь в относительно позднее время. К этому выводу пришел и ряд других исследователей на основании монографического изучения различных растений.

Сделанный вывод является тем более обоснованным, что он подтверждается аналогичными и такими же многочисленными данными изучения фауны Крыма, как ископаемой, так и современной. Наличие этих малоазийских связей в совокупности флоры и фауны Крыма не может быть случайным и подтверждается геологическими данными.

Вопрос о существовании понтической суши, северным полуостровом которой и являлся Крым, на месте части современной впадины Черного моря может в настоящее время считаться окончательно разрешенным. Остается лишь установить время, когда произошла изоляция Крыма от стран восточносредиземноморской области.

Согласно биогеографическим данным, эта изоляция Крымской флоры и фауны началась не ранее плиоцена, так как в противном случае ее палеоэндемизм был бы выражен значительно сильнее, чем это имеет фактически место. Вместе с тем основное ядро крымской флоры образовано видами, без всякого сомнения, окончательно сформировавшимися в конце третичного периода.

Полное обособление Крыма должно было произойти не сразу. Связь его, например, с северной частью Балканского п-ова, имевшей флору родственную, сложившуюся в том же малоазийском центре, нарушилась, несомненно, значительно позже, чем непосредственно с М. Азией.

Дальнейшая эволюция флоры Крыма выразилась во все прогрессирующем ее обеднении средиземноморскими элементами. Этот процесс обусловливается прежде всего все меньшей влажностью климата и все большей ксерофитизацией флоры. Изменение в этом направлении условий обитания растительности явилось следствием не только все

усиливающегося, по сравнению с третичным периодом, уменьшения количества осадков, но также изменения всего водного режима Крыма, который в связи с опусканием Понтийской суши должен был претерпеть существенные перемены.

Во время ледниковых эпох влажность климата Крыма должна была значительно усилиться, о чем свидетельствуют остатки растений в виде углей, найденные в пещерах северной части горного Крыма. Эти пещеры, как сейчас может считаться установленным, служили жилищем для человека палеолита. Указанные угли, являющиеся остатками его костров и относящиеся, повидимому, к промежутку времени между первой межледниковой и второй ледниковой эпохами, были исследованы И. В. Палибиным и А. Гаммерман (29). Согласно этим исследованиям, они произошли от сжигания березы, рябины (Sorbus aucuparia), крушины (Rhamnus cathartica), ивы, осины (?), тисса (?), клена (?) и можжевельника.

Все эти виды и в настоящее время входят в состав флоры горного Крыма. Остатки можжевельника не могут относиться к какому-либо другому виду, помимо Juniperus oxycedrus, чисто средиземноморского вида, который и сейчас обильно представлен во всем районе от Севастополя до Бахчисарая, затем после перерыва — на г. Агармыш, близ Старого Крыма.

Тисс является и сейчас обычным спутником буковых лесов Крыма, но к северу от них в настоящее время не растет. Береза (Betula verrucosa) сохранилась в количестве нескольких сот экземпляров в одном лишь, несомненно реликтовом, местонахождении на северном склоне Яйлы.

Из всех этих видов только береза может считаться пришельцем с севера, так как все остальные виды широко распространены в Крыму и, несомненно, входили в состав его флоры и в третичном периоде, так же как и в М. Азии и на Кавказе. Береза проникла в Крым, очевидно, из бассейна Днепра, устье которого во время существования суши в северо-западной части Черного моря находилось значительно южнее, чем сейчас. Все эти данные свидетельствуют не о сильном охлаждении климата, а о повышении его влажности.

Отсутствие углей, образованных от сгорания бука, говорит о том, что и в это время в предгорьях Крыма не было бука. В послеледниковое время, с увеличением сухости климата, береза в предгорьях была вытеснена дубом, в пределах же главного хребта бук продолжал дальше развиваться, что наблюдается и по настоящее время.

Осушение и охлаждение климата Крыма, а также изменение распределения осадков в северной части горного Крыма, нарушившее средиземноморский его характер, вызвало вымирание средиземноморских, особенно древесных, элементов, а также, с одной стороны, обеднение ими флоры Крыма, с другой же — обогащение новыми пришельцами с севера и востока — из степных районов и прикаспийских полупустынь.

Таковы основные моменты истории флоры Крыма, которую рисуют нам полученные предварительные данные ее критического анализа, но только завершение полного изучения флоры Крыма позволит нарисовать во всех деталях окончательную картину ее эволюции.

Иран

Иран представляет собой горное плато, лежащее на высоте 800—1000 м н. у. м. На севере оно ограничено Каспийско-туранской низменностью, на юге — Индийским океаном и Месопотамской низменностью,

на северо-востоке и северо-западе примыкает к среднеазиатским и переднеазиатским горным хребтам. Вершина главной возвышенности Ирана — Эльбурс — достигает 5600 м.

Климат Ирана континентальный, с сильными колебаниями температуры и незначительным количеством осадков (250 мм — в Тегеране, 130 мм — в Ифагане), выпадающих от октября до июня.

Согласно данным экспедиции Рехингера (Rechinger, 39), лежащие у южного побережья Каспийского моря гирканские провинции Гилан и Мазандеран представляют собой типичную лесную область. Листопадные леса там, где они не уничтожены человеком, начинаются у каспийского побережья и доходят на склонах Эльбурса до 2200—2400 м. На запад они тянутся до Талыша, южнее устья Аракса.[1] Восточная граница этих лесов неизвестна.

Другой характер имеют леса в западной части Ирана, прилегающей к Курдистану. Это также листопадные леса, но явно обнаруживающие влияние ксерофитных условий климата. Они почти совершенно не имеют общих видов с гирканскими лесами; для них характерны дуб (Quercus Brantii), клен (Acer cinerascens), фисташка (Pistacia Khinjuk) и Celtis Tournefortii.

Между этими двумя лесными массивами вклиниваются степи и пустыни иранского нагорья — центр происхождения ирано-туранской флоры. Изолированные экземпляры можжевельника, миндаля, а в восточной части Ирана — тамариска, саксаула являются здесь единственными древесными растениями.

Для понимания истории флоры Средиземноморской области, в особенности ее восточной части, и современного сочетания ее видов флора Ирана имеет такое же важное значение, как и флора М. Азии.

Но, к сожалению, и флористически, и ботанико-географически Иран изучен еще меньше, чем М. Азия. Это служит препятствием для окончательного разрешения всех сложных вопросов, связанных с историей средиземноморской флоры.

Точно так же и Афганистан, теснейшим образом связанный с Ираном, служащий как бы мостом между ним и Индией и Гималаями, а через последних и с флорой В. Азии, является ботанически неизученной страной.

Вследствие этого нам остается отметить лишь результаты тех единичных работ, которые дают первые проблески, намечающие историю иранской флоры. К числу этих немногих работ относятся два исследования, посвященные иранскому Азербайджану. Одно из них является результатом экспедиции А. А. Гроссгейма (26), другое же принадлежит Турриллу (Gilliat-Smith a. Turrill, 30) и представляет собой итоги изучения как флористических сборов в этой части Ирана, так и относящихся сюда литературных данных. Всего им учтено 699 видов, что, конечно, является лишь частью флоры иранского Азербайджана, но тем не менее это все же дает возможность сделать некоторые выводы.

Иран в целом, а иранский Азербайджан, в частности, имеют большое ботанико-географическое значение. Из них и через них шла миграция видов на запад — на Кавказ и М. Азию, а отсюда по существовавшей до начала четвертичного периода Эгейской суше в южную Европу и, хотя и в значительно меньшей степени, обратно из этих стран в восточные пределы Средиземноморской области.

Так, например, астрагал (Astragalus) имеет свой главный центр развития в Средней и Передней Азии, откуда он распространился на запад, где он представлен еще многими видами. Наоборот, улекс (Ulex) и ладанник (Cistus) возникли и имеют главные центры развития в западной части Средиземноморской области, откуда они распространились

[1] В состав этих лесов входят: Quercus castaneifolia, macranthera и Sintenisiana, Pterocarya caucasica, Parrotia persica, Albizzia julibrissin, Acer insigne и A. laetum, Diospyros lotus, Gleditschia caspica, Buxus sempervirens и виды Prunus, Pirus crataegus; в разреженных местах леса — Punica granatum; сосна, ель и пихта отсутствуют, а хвойные представлены Juniperus macropoda, Biota orientalis, кипарисом, тиссом и эфедрой. Рододендрон также отсутствует.

на восток, но или остановились, не дойдя до Передней Азии, или же если и проникли в ее пределы, то представлены здесь лишь немногими видами.

Число таких видов, общих с Европой, в обработанных Турриллом сборах из иранского Азербайджана составляло 312. Сюда должны быть отнесены и солончаковые растения, распространившиеся из Средней Азии и Азербайджана по побережью Каспийского моря на север в пределы южнорусских степей, как Anabasis aphylla, Salsola brachiata и др., или же продвинувшиеся далеко на запад по побережью Средиземного моря, как Halocnemum strobilaceum. Наравне с ними имелись виды, встреченные до Средней Азии включительно, но отсутствующие в Европе.[1]

Следующую, бо́льшую, чем предыдущая, группу образуют виды, обитающие в Передней Азии, часто включая и Кавказ, но недошедшие в своем распространении ни до Европы, ни до Средней Азии, если не считать прилегающих к Каспийскому морю районов. Все это виды родов, имеющих в Средиземноморской области главные центры своего развития.[2] Значительная группа свойственна только северному Ирану, Армении и Кавказу.[3] Наконец, 89 видов означенных сборов оказались эндемичными для Ирана или даже специально для Азербайджана. Бо́льшая часть этих видов носит характер неоэндемиков.

Подводя итоги полученным данным, надо указать на несомненный восточносредиземноморский характер флоры Иранского Азербайджана и близость ее к флоре Армении и Закавказья, а также флоре остальной части северного и северо-западного Ирана, но не его центральной и южной частей. Несмотря на смежное расположение, рассматриваемая флора резко отличается от флоры Талыша: в то время как первая является ксерофитной флорой, почти совершенно лишенной древесной растительности, Талыш, как мы видели, является хранителем реликтовой гигрофитной флоры третичного периода.

Точно так же (см. гл. I) как флора Западных Гималаев, включающая элементы В. Азии, непосредственно переходит во флору Белуджистана и Афганистана,[4] так и флора Ирана и прилегающих частей Средней Азии связана многочисленными общими видами с флорой Афганистана[5] (Bornmüller, 34).

Флора г. Эльбурса, представляющего собой связующее звено между Гиндукушем на востоке и возвышенностями М. Азии на западе, должна дать очень ценные указания для понимания распространения видов по горным хребтам из В. Азии на запад. Подтверждение этого мы находим даже в кратких данных, приводимых Мельхиором (Melhior, 38) относительно альпийской растительности Эльбурса.

Для альпийского пояса Эльбурса характерным является значительно меньшее количество осадков, чем в нижнем поясе его северного склона. Вследствие этого ксерофитная растительность играет здесь доминирующую роль. Бросается в глаза отсутствие хвойных, в том числе тисса и можжевельника, весьма вероятно, уничтоженных человеком. Характерно также отсутствие ореофитов, типичных для европейских возвышенностей. Очень важным является почти полное отсутствие арктических и арктическо-альпийских типов, — обстоятельство, как мы видели, характерное и для Талыша, что указывает на отсутствие благоприятных условий и связей для миграции этих видов в ледниковом периоде в пределы Передней Азии. Единственное исключение представляет Oxyria digyna, характерный аркто-альпийский монотипный род, растущий не только на г. Эльбурс, но и на других иранских горах.

Но в противоположность этому эта же флора дает ясные указания на миграции видов с востока. Так, род бурачниковых Lasiocaryum доходит до Эльбурса, секции Subbidentatae рода Pedicularis и Septemfidae рода Gentiana до гор Анатолии, секция Marginatae рода Saxifraga до Балкан, секция Cyclostigma рода Gentiana достигла, очевидно, через Балканский п-ов до Альп и образовала вторичный центр формообразования.

Имеется, наконец, небольшое число видов, непосредственно связывающих флору Афганистана через посредство Ирана с флорой М. Азии.[1]

Эти ботанико-географические данные получат дальнейшее углубление после опубликования ценных результатов экспедиции Е. Г. Черняковской (31) в восточный Иран — Хорасан и Сеистан.

[1] Anemone biflora, Roemeria refracta, Euclidium tataricum, Goldbachia torulosa, Sisymbrium nudum, Viola occulta, Biebersteinia multifida, Campanula simplex, Ziziphora clinopodioides, Z. tenuior, Eremurus anisopterus.

[2] Hesperis persica — Армения, Курдистан, Иран; Acanthophyllum mucronatum — Кавказ, Армения, северный Иран, Закаспий; Hypericum asperulum — Иран, Ирак; Astragalus caraganae — Ирак, Армения, северный и западный Иран, Талыш; Galium leiophyllum — Армения, Курдистан, Северный Иран; Primula auriculata — от Вифинского Олимпа через всю М. Азию до Кавказа и Ирана.

[3] Aquilegia olympica, Delphinium speciosum, Papaver desertorum и P. orientale. Lepidium persicum, Rhamnus Pallasii, Vicia persica, Syringa persica, Veronica microcarpa.

[4] К ним можно еще добавить: Betula utilis, имеющую центром своего главного распространения В. Азию; растет в Кафиристане на границе с Индией совместно с Quercus Baloot и другими древесными видами, Syringa Emodi, Perovskia atriplicifolia, Pirus lanata, Pinus excelsa, Abies Smithiana.

[5] Anemone biflora, Isopyrum grandiflorum, Erysimum versicolor, Isatis minima, Glycyrrhiza asperrima, Fraxinus sogdiana, Nerium odorum f. Kotschyi, Daphne angustifolia, Populus Bolleana.

Средняя Азия

Под Средней Азией как частью средиземноморской флористической области мы будем понимать среднеазиатские республики СССР к югу от линии Каратау — южное побережье Аральского моря — Карабугаз; в нее же мы включаем Афганистан и Белуджистан. Ботанико-географические данные о последних двух очень скудны и анализ их флор отсутствует, вследствие чего нижеследующее изложение будет основываться главным образом на данных анализа флоры советских среднеазиатских республик.

В таком понимании Средняя Азия представляет собой низменность, окруженную незамкнутым кольцом горных хребтов, занимающих около $^1/_4$ ее территории. Сама низменность, называемая Туранской, начинаясь на северо-востоке на высоте, превышающей 350 м н. у. м., постепенно снижается по направлению на запад, к Каспийскому морю.

Хребтом Каратау эта низменность подразделяется на две части: бо́льшую, западную — Аральский бассейн и восточную, меньшую — Балхашский бассейн. В состав первого входят пустыни: Усть-урт, Кара-кум, Кизил-кум и Приаральские Кара-кумы; в состав второго — Батпак-дала, Моюн-кум, Тау-кум, Курган-кум и др.

Горы Средней Азии подразделяются на 4 системы: Тарбагатайскую, Тянь-шаньскую, Памиро-Алайскую и Копетдаг-Гиндукушскую. Тарбагатайская система включает горные хребты, лежащие на северо-восточной окраине Средней Азии, причем в состав последней входит только Тарбагатайский хребет.

К югу от него начинаются возвышенности Тянь-шаньской системы. Она заполняет своими хребтами все пространство к северу и северо-востоку от верхнего и среднего течения Сыр-Дарьи до оз. Балхаш, Сасык-куль и Ала-куль. Начинаясь в пределах Китайского Туркестана, она заканчивается на западе хребтом Кара-тау. По направлению к западу Тяньшаньская система распадается на ряд хребтов. Таковыми являются: наиболее выдающийся к северу Джунгарский или Семиреченский Алатау, южнее идут Заилийский Алатау, Кунгей-Алатау, Таласский Алатау, Терскей-Алатау и Кок-шаал-тау.

К югу от Тяньшаня начинается Памиро-Алайская горная система, связанная с

[1] Trigonella Noeana, Centaurea depressa, Lagoseris Marschalliana, Veronica campyopoda, Orobanche aegyptiaca.

предыдущей через посредство Ферганского хребта и состоящая также из ряда хребтов: Алайского, Заалайского, хребта Петра Первого, Заревшанского, Гиссарского и др. Самым южным поднятием является система Копетдаг-Гиндукушского хребтов. Оно образует громадную дугу, начинающуюся у Красноводского залива и заканчивающуюся в пределах Ирана и Афганистана.

Геологическую историю Средней Азии, начиная с мелового периода, мы можем, согласно данным Д. В. Наливкина (28), представить следующим образом. Граница распространения моря на восток в верхнемеловую эпоху пересекает в виде почти прямой линии, всю Среднюю Азию, почти совершенно не совпадая с современным ее рельефом. Такое совпадение имеется лишь на севере с хребтом Кара-тау. К югу она пересекает снеговые Чоткальские горы, идет вдоль в то время не существовавшего Ферганского хребта и пересекает Алайский хребет. На самом юге она идет вдоль подножья Кашгарских гор, по границе Таримской впадины. Таким образом, из этого следует, что в то время море простиралось там, где сейчас высятся высочайшие снеговые массивы.

На месте современного Памира было море, из которого, вероятно, выступали отдельные острова палеозойского и докембрийского происхождения. На севере Мугоджары и южная оконечность Урала были в значительной степени погружены в море, образуя своими вершинами также ряд мелкосопочных островов. В виде таких же островов возвышались Мангышлак, Копет-даг и др. На западе и юге Среднеазиатское море соединялось Тетисом и Южнорусским морем.

Климат был значительно теплее и более влажный, чем современный. Рельеф же северо-восточной части Средней Азии мало отличался от современного.

В нижнем палеогене море достигает максимального развития, в верхнем же палеогене (эоцен, олигоцен) начинается развитие складкообразовательных процессов, достигающих своего максимума лишь в четвертичном периоде. По мере поднятия гор море отступает на запад, что сопровождается резким изменением очертания береговой линии. Сначала альпийская складчатость захватывает только южные дуги. Возникают хребты Памира, горной Бухары, северного Афганистана, северо-восточного Ирана и Копет-дага. Эти хребты по мере поднятия сливались друг с другом и образовывали сплошную горную цепь.

В результате этих процессов море отступило на север и южные бассейны обособились от среднеазиатских, сохранив с ними связь лишь на юго-западе.

Горообразовательные процессы в южных дугах оказывали постепенно воздействие и на центральные дуги. Ферганский залив поднимается и высыхает. Низкие острова Тяньшаня превращаются впоследствии в снежные хребты. На северных дугах, за исключением Чоткальских гор и Таласского Алатау, эти поднятия в то время еще не отразились.

Новейшие работы по геологии Азии дают основание считать, что современный ее рельеф в значительной мере обязан своим происхождением поднятиям, происходившим в четвертичное время как продолжение третичных движений. Тем не менее предположение о том (Шейнманн, 37), что до начала четвертичного периода территория советской Средней Азии представляла собой пенеплен, совершенно аналогичный по рельефу современной Казахской степи и равнинам Джунгарии, которые, якобы, являются его не испытавшим подъема продолжением, противоречит всем ботанико-географическим данным. В течение всего третичного периода этот пенеплен должен был быть приподнят примерно до 2000 м н. у. м., так как без этого наличие древних элементов флоры Средней Азии было бы необъяснимо.

Для неогеновой эпохи характерно постепенное и медленное поднятие всей северной части Средней Азии, вследствие чего море постепенно сокращается в своих размерах, отступает на запад и разбивается на несколько бассейнов. Можно наметить три стадии усыхания среднеазиатского моря. В нижнем миоцене море сократилось только на востоке, вследствие чего Ферганский и Ташкентский заливы, Зеравшанский архипелаг и Тургайский пролив превращаются в сушу. Но бо́льшая часть Кызыл-кумов, повидимому, была еще покрыта морем. На западе море пока еще не изменило своего очертания и сохраняло связь с южными морями через Иран и Армению.

В эпоху Сарматского моря складкообразовательные движения в области Тетиса уже настолько сильно развиваются, что связь с южными морями прерывается. В результате этого образуется обширное, замкнутое, несколько опресненное Сарматское озеро-море, занимавшее северо-западную часть Средней Азии. В плиоцене сокращение морских бассейнов идет еще дальше; Сарматское море разбивается на ряд бассейнов, к числу которых относится Арало-Каспийское море.

В северо-восточной части Средней Азии после отступания палеогеновых и неогеновых морей образуются обширные низменности. Постепенно изменялся и климат, из влажного, теплого, субтропического в олигоцене и миоцене превратившийся в плиоцене в сухой, более холодный, степной. Об этом ясно говорят данные палеонтологии: в олигоцене на этих низменностях жили громадные индикотерии, в миоцене на них паслись целыми стадами мастодонты и носороги, в плиоцене же их сменяет степная фауна, для которой характерны гиппарионы. Дальнейшее усыхание климата привело в четвертичную эпоху к тому, что на месте тогдашних степей типа саванн образовались полупустыни.

Уменьшение площади морей продолжалось в четвертичную эпоху. На месте обширных плиоценовых морей, далеко заходивших на север, образуются современные Каспийское и Аральское моря. В это время происходит поднятие северных дуг, продолжаясь,

в особенности в их средней части — Кунгей-Алатау и Заилийский Алатау, и в настоящее время.

Эти вертикальные движения вызвали резкие изменения во всей местности. Полупустынный, равнинный мелкосопочник превратился в альпийскую страну со снежными вершинами, с которых стекали обширные реки.

Вследствие такого разновременного поднятия горных цепей оледенение их вершин имеет различную давность.

Согласно Герасимову (37), геологические и палеобиологические наблюдения на равнинах Казахстана и Средней Азии не дают прямых и бесспорных доказательств существования в их пределах в послетретичное время смен плювиальных фаз ксеротермическими. Наоборот, эти данные заставляют скорее признать, что в климатическом режиме Турана, носившем засушливый характер, не было перерывов, что обусловило возможность спокойного развития пустынных и полупустынных элементов, чем в значительной степени обусловливается их количественное богатство и полиморфизм.

Небольшие климатические колебания в сторону некоторого увлажнения климата, по существующим данным, имели место, но не выходили из рамок аридного климата. Они, вероятно, были связаны с явлениями широкого обводнения туранских равнин сбросом талых ледниковых вод с горных массивов, следствием чего являлось возникновение озер. Тем не менее на равнинах серьезного изменения климата они вызвать не могли.

Климат Средней Азии носит континентальный характер. Средняя годовая температура южных окраин равняется +17°, приближаясь к таковой С. Африки, в июле температура поднимается иногда выше +45°, что также сближает Среднюю Азию с Сахарой или Месопотамией, но в январе даже в самом теплом пункте — Термезе — она иногда падает до —17°. В горах же, например, на Памире, средняя годовая температура равна —1.2°, т. е. тождественна с температурой побережья Ледовитого океана, а минимальная температура достигает —46.7°, как в Восточной Сибири.

Равнинная часть Средней Азии отличается сильной сухостью климата. Годовая сумма осадков не превышает 150 мм и только в прилегающих к горам районах увеличивается до 600 мм. Летом воздух очень сух: относительная влажность падает до 25%. Осадки распределены в течение года неравномерно: главное их количество выпадает зимой и весной, летом же местами снижается до 0.

Соответственно таким орографическим и климатическим условиям и растительность Средней Азии подразделяется на зону низменности и зону гор. В первой из них там, где не производится искусственного орошения, растительность по большей части имеет пустынный характер. Горная зона характеризуется обилием ксерофитных кустарников и отдельных древесных видов — берест, тополь, образующих в некоторых долинах лесные насаждения. В состав последних входит, например, древовидный можжевельник, грецкий орех, фисташка. В некоторых долинах Таджикистана и Туркменистана, например, на Копет-даге, заросли дикого винограда, граната, инжира (Ficus carica), сумаха (Rhus coriaria), желтого жасмина (Jasminum fruticans), Paliurus aculeatus, Zizyphus sativus, Parrotia persica не оставляют никакого сомнения, что мы находимся в пределах Средиземноморской области.

Общее количество видов флоры советской Средней Азии может быть принято примерно в 6000, причем к низменной части относится всего около 600 из них.

Первый вклад в историю флоры Средней Азии сделал Борщов (65) на основе анализа флоры Арало-Каспийской низменности, которая, как мы видели, последней освободилась из-под вод сокращавшегося Среднеазиатского моря. Согласно его выводам, рассматриваемая им флора имеет относительно молодое происхождение и образовалась в результате недавних миграций видов, шедших с разных сторон на эту свободную от растительного покрова территорию. Эта флора представляет собой сборный пункт для видов, мигрировавших сюда из Ирана, с южнорусской равнины и из приалтайской Сибири. При этом можно установить и те конечные пределы, до которых доходит каждый из этих миграционных элементов.

Так, для большинства южнорусских видов (к западу от Каспийского моря доходящих на юг даже до Закавказья) при распространении их на восток от Каспийского моря конечным южным пределом в Арало-Каспийской низменности будет 51° с. ш. Если эти виды продолжают распространяться и далее на восток в пределах Сибири, то линия их непрерывного распространения, обходя Арало-Каспийскую низменность, всегда лежит к северу от указанной параллели.

Бо́льшая же часть южнорусских степных элементов, не распространяющихся южнее подножья Кавказских гор, к востоку от Каспийского моря доходит на юг до 49° с. ш., а на восток—до Мугоджарской гряды (77° в. д.). При распространении дальше на восток они поднимаются севернее (до 50.5° с. ш.). Наоборот, южные виды, мигрировавшие из Ирана, в Арало-Каспийской низменности не распространены севернее 47° с. ш.

Восточные виды приалтайской Сибири и Джунгарии редко переходят на запад 78° в. д. Для большей же части юго-восточных видов низовое течение Сыр-Дарьи (45—46° с. ш.) является пределом распространения на север, а меридиан восточного берега Аральского моря (79° с. ш.) — пределом распространения на запад. Область, лежащая к востоку от Аральского моря, является центром распространения древовидных форм семейств Chenopodiaceae, Polygonaceae (Calligoneae) и Papillionaceae.

Борщов считал, что при прогрессивном исчезании внутренних водных бассейнов и речных систем и несоразмерно с этим увеличивающейся сухости климата можно предположить, что распространение западных и северных форм в Арало-Каспийской низменности должно вскоре совершенно прекратиться, а формы, распространившиеся раньше, начнут вымирать, распространение же южных и юго-восточных пустынных форм на север и запад, напротив, вследствие этих же условий, будет постепенно усиливаться. Прогрессивное движение на север в настоящее время саксаула и джиды (Elaeagnus hortensis) и некоторых других, и исчезание таких растений, как тополь — Populus nigra и P. alba, заходивших прежде в более южные широты, доказывает, что для арало-каспийской флоры этот период уже наступает.

Дальнейшие исследования Арало-Каспийской низменности подтвердили в значительной части эти выводы Борщова о все прогрессирующей сухости климата Средней Азии, подкрепленные и позднейшими исследованиями (Н. В. Павлов, 31). Противопоставленные им предположения о том, что северное полушарие уже прошло свою стадию пустынного климата и приближается к периоду более влажного, считать доказанным еще нет оснований.

Впоследствии в выводы Борщова были внесены две поправки. Одна из них сводится к тому, что бо́льшая часть видов, образующих флору Закаспийской области, проникла в нее с юга, в том числе и южнорусские элементы Борщова. Другая же поправка сводится к необходимости учитывать то обстоятельство, что, спустившись на равнину, горная флора должна была принять участие в формировании флоры Закаспийской низменности. Доказательства первого мы находим в анализе закаспийской флоры Паульсена (Paulsen, 12), показавшего, что 57% ее состава имеют южное происхождение, а 33% совершенно не распространены к северу или востоку от рассматриваемой области. Видов, имеющих ареал, расположенный исключительно к северу, всего 9%, исключительно же к востоку — 22%.

На участие горной флоры в образовании видового состава низменной части Средней Азии было впервые обращено внимание П. П. Семеновым; взгляд этот получил обоснование в работах Краснова. В 1888 г. Краснов в талантливом труде, озаглавленном «Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-шаня», показал, что в исследованной им части Тянь-шаня имеется пояс с флорой, по составу родов и видов чрезвычайно сходной с флорой Арало-Каспийской низменности. Это обстоятельство он объяснил постепенным видоизменением гигрофитной, третичной флоры под влиянием все усиливавшегося усыхания климата. Результатом этих изменений явилось возникновение ксерофитных форм, оказавшихся во все более и более благоприятных условиях обитания и вследствие этого вступивших в интенсивный процесс видообразования. Эти новые виды в значительной степени вытеснили древние третичные элементы и, спустившись с гор в низменность, приняли участие в формировании арало-каспийской флоры. Краснов показал этот процесс видоизменения гигрофитов в ксерофитов на примере рода Atraphaxis. Описанный им вид A. Muschketowi, росший на опушке леса в виде превышающего человеческий рост кустарника, совмещает в себе ряд общих признаков, которыми должен был обладать прототип современных видов этого рода. Производные виды, сохранившие в наибольшей степени эти черты, растут в составе кустарниковых формаций Тянь-шаня, М. Азии, Кавказа, Греции. Наиболее же уклонившиеся формы, приобревшие черты выраженных ксерофитов, растут на песках, на голых утесах и в составе пустынных формаций. Таким образом, Тянь-шань и, несомненно, и другие возвышенности Средней Азии явились центрами формирования ее ксерофитной флоры.

Эта верная мысль не нашла еще достаточного развития в тех концепциях истории флоры Средней Азии, на которых мы сейчас остановимся. На основе этих данных Краснов пришел к широкому заключению об общем изменении третичной флоры в результате вымирания части ее состава вследствие повышающейся сухости климата и ледникового периода и постепенной дифференцировки оставшихся ее представителей на полиморфные циклы форм. Краснов писал: «не вымирать и вырождаться было суждено уцелевшим в ледниковый период формам, но, напротив, получать дальнейшее распространение и развитие».

Таким образом, происходила постепенная эволюция флоры. В более теплых странах, как Африка, этой ксерофитизации подверглись мезотермы, в горах же Средней Азии усыхание края произошло тогда, когда мезотермы были почти вытеснены олиготермами. «Эти измененные олиготермы дали начало нашей флоре, и их характерные виды, нередко генетически связанные с соответствующими гигрофитами, видоизменившись и смешавшись с остатками таким же образом измененных мезотермов, дали ту растительность, которую причисляли к столь различным флорам и для происхождения которой заставляли ее представителей совершать дальние странствования».

Эти первые штрихи истории флоры Средней Азии нашли своего продолжателя в лице М. Г. Попова, давшего в своей работе «Основные черты истории развития флоры Средней Азии» и в ряде других последовавших за ней работ ясную концепцию главных этапов эволюции среднеазиатской флоры. И хотя сейчас в начертанную им картину и приходится внести некоторые изменения, но тем не менее основные моменты развития этой флоры были даны им очень талантливо и совершенно правильно. Они будут еще долго служить фундаментом для последующих работ в этом направлении.

История развития флоры Средней Азии, по Попову (38), может быть разбита на три основных периода. Первый из них охватывает период времени, соответствующий мелу и палеогену, когда, как мы видели, бо́льшая часть Средней Азии была еще покрыта морем. К этому времени относится проникновение на свободную от покрытия морем территорию Средней Азии с одной стороны лесных умеренных элементов В. Азии, с другой стороны — ксерофитов африканского происхождения.[1]

Эти ксерофитные элементы в современной флоре Средней Азии являются реликтами, о чем говорит их монотипность или олиготипность, а также их небольшие разорванные ареалы. Хорошей иллюстра-

[1] Gymnocarpos Przewalskii, Zygophyllum xanthoxylum и tetraena, Niedzwedzkia semiretschenskia, виды секции Chrysanthae рода Statice, как S. Semenovii, S. chrysocoma древние типы Tamaricaceae и др.

цией этого может служить найденная М. И. Котовым (35) в южной части восточного Туркестана пустынная растительность. В ее составе был между прочим найден Zygophyllum xanthoxyllum var. typicum. Эта разновидность растет еще в китайском Туркестане и Монголии. Вторая разновидность var. ferganense приурочена к долине р. Ферганы. Такой разорванный ареал обусловлен, вероятно, поднятием горных хребтов, нарушивших сплошное распространение этих древних ксерофитов.

Тем не менее эти древние элементы явились источником возникновения новых рядов форм, господство которых должно быть отнесено уже к следующему периоду истории рассматриваемой флоры. Этот период закончился в неогене, когда Среднеазиатское море и Тетис начали сокращаться, освобождая громадную пустынную территорию, что сопровождалось дальнейшим и сильным усыханием климата.[1]

Второй период, когда на месте морей образовались обширные пустыни и поднялись громадные хребты с снеговыми вершинами, характеризуется двоякого рода процессами. Один из них выражался в вымирании в связи с прогрессировавшим осушением климата лесной восточноазиатской флоры. Последняя уже в палеогене проникла по поднимавшимся хребтам не только в Среднюю Азию, но как мы видели, и в пределы западной части Средиземноморской области. Лесная флора с берегов Среднеазиатского моря переходит на склоны горных хребтов, где находит условия лучшего увлажнения, чем на равнинах, постепенно превращающихся в пустыни и полупустыни.

В конце концов, лесная флора Средней Азии сводится к реликтовым остаткам лесов. К таковым относятся: ореховые леса и сопровождающие их древесные и кустарные виды,[2] уцелевшие в более влажных балках и долинах западного Копет-дага, западного Памиро-Алая, западного Тянь-шаня, а также заросли яблони, абрикоса и клена (Acer Semenovii) в предгорьях Заилийского и Джунгарского Алатау.

Второй процесс выражался во все прогрессирующей ксерофитизации флоры, имевший место, как мы уже видели, на протяжении всей Средиземноморской области, но в Средней Азии, в связи с возникновением громадных пустынных равнин и низкогорий, а также наличием сильно засушливых горных склонов, достигший максимального развития.

Попов считает, что эти ксерофитные элементы возникли, во-первых, в результате формообразовательных процессов, охвативших древ-

[1] М. Г. Попов считает, что лесная умеренная флора и ксерофитные флоры, проникшие в этот период на территорию Средней Азии, являются производными лесной, т. е. гигрофитной тропической флоры, с чем вполне можно согласиться. Влаголюбивые элементы этой флоры, населявшие в третичном периоде лежащую к западу часть Средиземноморской области и сохранившиеся частично до настоящего времени в некоторых из ее районов, в Среднюю Азию совсем не дошли.

Умеренную лесную флору автор называет флорой гинкго — символическое обозначение, которое мы принять не можем. Он отождествляет ее с «тургайской» и «полтавской» флорами Криштофовича. Первое сопоставление правильно, второе же неверно, так как «полтавская» флора представляла собой именно гигрофитную тропическую флору, произраставшую в третичном периоде в южной части Европы.СССР и части З. Европы.

Древние же ксерофитные элементы флоры Средней Азии он называет «флорой вельвичии» и выводит их из Ю. Африки. Относительно этого символического обозначения можно сказать то же самое, что и в отношении «флоры гинкго». Выведение ее из Ю. Африки не может быть принято, на чем мы ниже специально остановимся (см. гл. XII).

[2] Реликтовые лесные виды Средней Азии: Juglans regia, Platanus orientalis, Acer turkestanicum, Fraxinus raibocarpa и F. sogdiana, Amygdalus communis и A. ulmifolia, Pirus communis, Ficus carica, Exochorda Korolkowi и E. tianschanica, Abelia corymbosa, Vitis vinifera, Stellera Alberti и др. Из травянистых растений Попов к ним относит: Ophrys transhyrcana, Orchis Fedtschenkoi и O. pallens с Копет-дага, Hyacinthus Litwinowi, замечательное колокольчиковое с западного Памиро-Алая и западного Тянь-шаня — Ostrowskia magnifica, а также, по всей вероятности, Allium paradoxum, Crepis willemetioides, Bryonia turkestanica, Asparagus verticillaris, Corydalis nudicaulis, C. Semenovii, Adonis chrysocyathus, Silene viscidula и др.

ние ксерофитные элементы африканского происхождения, а во-вторых, вследствие развития из элементов лесной умеренной флоры ксерофитных типов, создавших многочисленные полиморфные циклы.[1]

Среди среднеазиатской флоры второго периода развития имеются элементы, в различной степени приспособленные к ксерофитным условиям обитания. Элементы, возникшие в пределах Средней Азии или распространившиеся в нее еще во время существования Тетиса, были приспособлены к менее засушливым условиям, чем создавшиеся после его осушения. Вследствие этого часть их вымерла, часть же сохранилась до настоящего времени, но в виде ксерофитных реликтов с очень узкими ареалами обитания.[2]

Третий период начинается с конца третичного периода и связан с охлаждением климата. Как мы выше указали, есть все основания считать, что пустынные условия климата продолжали сохраняться в Средней Азии в течение всего четвертичного периода, так что здесь соответственно ледниковым эпохам на севере не имели места плювиальные эпохи, как это было в западной части Средиземноморской области.

Это важное обстоятельство явилось причиной незначительного числа бореальных элементов, которые во время этого охлаждения климата и некоторого увеличения влажности смогли проникнуть в пределы Средней Азии. Пустыни равнинной ее части служили препятствием для их продвижения на юг, вследствие чего, за ничтожным количеством исключений, оно могло совершаться лишь в обход по горным хребтам, в основном с Алтая на Джунгарский Алатау (Липшиц, 1931) — Тянь-шань — Памиро-Алай, и в гораздо меньшем числе с гор Кавказа и Ирана на Копет-даг.

Что именно такова была миграция бореальных элементов, а не поперек пустынной полосы, доказывается, по Попову, тем, что в Памиро-Алае и Тянь-шане нет ни одного бореального вида, который отсутствовал бы на Алтае. Число бореальных видов в горах Средней Азии резко убывает от Алтая к Тянь-шаню и от Тянь-шаня к Памиро-Алаю. В ландшафте последнего они уже не играют никакой роли. Тогда как в Тянь-шане, особенно в восточном, они принимают значительное участие в составе лесов, разнотравья предгорья и т. д., на Алтае они являются господствующим элементом флоры. Помимо того, в пустынной зоне третичные ксерофиты сохранились и до настоящего времени, а между Каспийским и Аральским морями, а также у Балхаша и в Зайсанской долине даже в большем количестве. Совсем ничтожную роль играют арктические элементы, которые проникали в горы Средней Азии тем же путем.

После восстановления более теплых климатических условий лесная умеренная флора, спустившаяся на склоны гор, вернулась на свои прежние местообитания. Бореальные же и арктические элементы образовали реликтовые растительные острова среди этой лесной растительности. В качестве примера Попов указывает на малину (Rubus idaeus) в ореховых лесах западного Тянь-шаня. Вместе с ней растет черемуха, земляника (Fragaria vesca), Bromus ramosus. К числу таких же бореальных реликтов, по всей вероятности, относится и пихта (Abies sibirica) на Джунгарском Алатау, проникшая сюда с Алтая. Но можно предполо-

[1] В качестве примеров древних ксерофитов во флоре Средней Азии Попов указывает: подрод Ammodendron рода Astragalus, секцию Fabago рода Zygophyllum, Peganum, некоторые секции родов Tamarix, Statice, Goniolimon, Asparagus, Ixiolirion и др. К ксерофитам, возникшим из лесных умеренных элементов, он относит: однолетние секции рода Papaver (возникшие из его многолетних секций Oxytona и Pilosa) и рода Meconopsis, секцию Leonticoides рода Corydalis, род Tulipa и др.

[2] Сюда можно отнести: Campanula monocephala, C. Sewerzowi, C. Lehmanniana, Fumariola turkestanica, Helianthemum soongaricum, Onobrychis grandis, Dionysia hissarica, Salvia Korolkowi, S. Trauttvetteri и др.

жить, что близкая к ней пихта Семенова (Abies Semenovii) на западном Тянь-шане является реликтом третичной лесной флоры. Это указывает на осторожность, с какой следует подходить к установлению эпох бореальных элементов, тем более, что они тоже в свою очередь возникли из той же восточноазиатской лесной флоры.

Вместе с этим произошло изменение и пустынной растительности, обусловленное не климатическими, а геоморфологическими причинами. До плейстоцена среднеазиатские пустыни носили характер так называемых гаммад, или каменистых пустынь. Благодаря сбросу вод с гор в плейстоцене, о котором выше мы писали, и вызванному этим увеличению русел рек, образованию озер и некоторому увлажнению климата, эти каменистые пустыни на значительном своем протяжении были размыты и приобрели песчаный характер. Вследствие этого от гаммад, раньше шедших непрерывно от Каспийского моря до Нор-Зайсана, сохранились лишь разобщенные острова в роде пустыни Усть-Урта, Бедпакдалы, краснопесчанниковых низкогорий Бухары (Попов, 23) и др.

На песчаных пустынях появилась новая растительность, мигрировавшая с юга из пределов Средиземноморской области, но также и с северо-востока — из Монголии (виды Caragana, Rheum и др.). Ареалы же видов флоры гаммад оказались разорванными и приобрели реликтовый характер. Так, например, Sisymbrium subspinescens уцелел только в трех небольших местообитаниях: у северного берега Балхаша, в южной части Усть-Урта и на гипсоносных толщах предгорий в Ферганской долине.

В эту общую картину эволюции среднеазиатской флоры должны быть внесены коррективы, касающиеся происхождения ее ксерофитной флоры. Прежде всего необходимо отметить, что неправильным является противопоставление М. Г. Поповым только двух основных, с его точки зрения, флор: лесной, умеренной, и древнепустынной, ксерофитной флор. Автор совершенно не учитывает наличия лесной тропической флоры, элементы которой при распространении в пределы засушливых областей постепенно приобретали характер ксерофитов в такой же степени, в какой имело место аналогичное превращение восточноазиатских лесных типов.

Такие ксерофитные виды возникали в пределах тропических флор как Азии, так и Африки, а также на всем протяжении Средиземноморской области, по мере того, как ее тропическая и субтропическая флоры первой половины третичного периода превращались во флору средиземноморского типа.

Примером такой эволюции тропических родов может служить род Otostegia из семейства губоцветных, монографически изученный С. Н. Кудряшевым (39). Исходными формами современных видов Otostegia были тропические крупные кустарники с хорошо развитыми листьями. Такие типы и сейчас представлены в тропической С.-В. Африке и Аравии, причем среди представителей тех же секций уже можно наблюдать процесс возникновения ксерофитных циклов. Среднеазиатские виды этого рода предетавляют собой уже выраженных ксерофитов в виде приземистых колючих кустарников с редуцированными листьями. Таков же процесс ксерофитизации не только отдельных тропических родов, но и целых ценозов, как, например, саванны, в результате эволюции тропических лесов под воздействием осушения климата. В Средней Азии можно наблюдать дальнейший процесс превращения саванн в ценозы полупустынной и пустынной растительности.

Так, П. Н. Овчинников (40) совершенно правильно считает, что тип травянистой растительности, относимый в южной, горной части Средней Азии к полупустыням и характеризуемый наличием многолетников с отмирающей надземной частью (эфемероидов, по терминологии Коровина), представляет собой остаток былых саванн и может быть обозначен как тип полусаванн, сменивших в неогене прежние тропические саванны. К числу последних относятся, например, места распространения монокарпных зонтичных Ferula, Dorema, Prangos, в момент цветения достигающих 2 м высоты. Эти зонтичные представляют собой третичные реликты Средиземноморской области; в настоящее время за пределами СССР они растут еще в Афганистане, Гиндукуше и Кашмире.

Помимо того, реликтами былых саванн, но сейчас в Средней Азии приуроченных к вторичным местообитаниям на влажных местах вдоль рек, автор считает крупные злаки подсемейства Sacchariferae: Erianthus ravennae, Saccharum spontaneum и Imperata cylindrica, имеющих тропическое происхождение. Первые два злака достигают 6 м высоты, последний же — 70 см.

Вследствие произрастания в Средней Азии на влажных почвах, они не имеют летнего периода покоя, но происхождение их от типично средиземноморских предков, имевших такой цикл жизни, несомненно. Так, Erianthus ravennae растет в области Адриатического моря вместе с Quercus ilex и Q. pubescens, а также указывается Н. И. Вавиловым для Афганистана; Imperata cylindrica входит в состав саванн Африки и растет по всей Индии от Пенджаба до Цейлона, Малайского п-ова и южного Китая. Аналогичный ареал распространения имеет и Saccharum spontaneum.

Второе возражение может быть сделано по вопросу о происхождении древних ксерофитных элементов Средней Азии. Их ни в коем случае нельзя выводить из Ю. Африки. Если допустить, что климатическая зональность оставалась все время неизменной, то проникновение в Азию этой южноафриканской ксерофитной флоры было бы невозможно, так как на пути ее распространения стояла бы так же, как и сейчас, зона тропической флоры.

Но так как сейчас можно считать совершенно доказанным перемещение климатической зональности, в частности, перемещение в Африке тропической зоны (см. гл. II), то происхождение ксерофитной флоры в Африке не связывается с современными ее пустынными зонами. Положение последних, как мы видели, изменялось в течение третичного и четвертичного периодов, причем ксерофитные элементы при перемещении пустынной зоны частично оставались в месте ее прежнего положения. Этим объясняется наличие в С.-В. Африке, находящейся сейчас в пределах тропической зоны, многочисленных флористических связей с Ю. Африкой.

Сам Попов, выводя свои древние ксерофитные элементы из Ю. Африки, говорит не только о последней, но и о Восточной, а также Северо-восточной Африке. Приводимый им в качестве примеров (Попов, 27) род Zygophyllum представлен в Сомали, на о. Сокотре и далее к северу до пределов Средиземного моря; Fagonia имеет главную часть своего ареала не в Ю. Африке, а как раз в С. Африке, откуда идет непосредственное продолжение ее ареала в пределы Передней Азии. По Энглеру (Engler, 96), вся триба Zygophylloideae произошла в С.-В. Африке и Аравии. Семейство Resedaceae имеет опять-таки главную область развития в Северной и Северо-восточной частях Африки. Таким образом, роды, приводимые Поповым в качестве примера, а число их можно увеличить во много раз, — хотя часто и имеют современные центры развития в Ю. Африке, но основные их корни находятся не здесь, а в Северной или Северо-восточной Африке. А если это так, то нет никакой надобности выводить эти древние ксерофиты с гипотетического и, несомненно, несуществовавшего материка Лемурии. Они возникли в Африке, откуда, после того как в Аравии установились пустынные условия кли-

мата, получили возможность свободно распространяться на север. Наличие же их в Австралии должно быть объяснено вхождением ее некогда вместе с Африкой, Мадагаскаром и Индией в состав Гондваны.

Но Попов совершенно не принимает во внимание процесс возникновения этих древних ксерофитов в пределах тропической флоры не только Африки, но и Азии, и распространение их в обратном направлении, опять-таки через Аравию, из Индии в Африку. На это достаточно обстоятельно было указано уже Гукером, это же показал в различных работах и Энглер. В качестве одного из примеров может быть взята секция Gerontogeae рода Rhus (Engler, 81), изученная позже Дильсом (Diels, 98), специально для выяснения происхождения ее ксерофитных видов.

Согласно этим исследованиям, секция Gerontogeae выделилась в пределах рода Rhus в палеогене в южной, тропической Азии. В нее первоначально входили, повидимому, формы, требовавшие для своего существования хорошо освещенных, но умеренно сухих местообитаний, подобные тем формам, которые и сейчас растут в Индии.

В неогене, когда осушение Тетиса создало в З. Азии промадные территории, свободные от растительности, миграция растений в ее пределы получила широкие возможности. В это время создалась связь В. Африки с Индией через степные и пустынные территории Аравии, Ирана и Афганистана, а род Rhus оказался одним из участников инвазии евразиатских родов в Африку, где они получили возможность интенсивнее развиваться, чем у себя на родине.

Ареал этой секции рода Rhus, помимо Индии, охватывает южную Аравию, Сирию, о. Сокотру, Коморские о-ва, всю Африку (но отсутствует на Мадагаскаре), Сицилию и Макаронезию. Секция Gerontogeae получила очень сильное развитие в Капской области, а также, хотя и меньшее, в лесных областях З. Африки, где отсутствует в верхних поясах ее экваториальных возвышенностей.

Представителей рода Rhus в Ю. Африке некоторые авторы относят к числу капских элементов, но фактически мы здесь имеем тропический род, приспособившийся к более ксерофитным и умеренным условиям обитания. Хотя современный центр развития секции Gerontogeae находится в Африке, из этого не следует, что здесь находится и центр его происхождения.

Все данные изучения географии секции Gerontogeae и изменения ее морфологии в различных областях обитания приводят к выводу, что исходные формы находятся в Индии, где имеется полный их контакт с другими секциями этого рода. Распространение шло на запад через Аравию в Африку, откуда представители секции проникли в Сицилию и Макаронезию, в то время соединенные с последней. Отсутствие рода на Мадагаскаре указывает на то, что это произошло уже после того, как Индия отделилась от Африки, и тогда, когда его представители уже не могли достичь Мадагаскара из Африки, так как он к этому времени был от нее отделен. Главное распространение и развитие секция Gerontogeae получила в Ю. Африке, очевидно, вследствие тех изменений в составе растительности, которые происходили в результате перемещения климатической зональности.

Морфологические изменения основного типа, произраставшего в Индии, характеризующегося листьями, опушенными простыми и железистыми волосками, при распространении его из саванн (имеющих до 1500 мм осадков) в пустынные области выразились в следующем. Листовая пластинка каждой из лопастей тройчатого листа превратилась из яйцевидной в ланцетную или линейную, цельнокрайнюю, или же приобрела перисто-рассеченное строение часто с сильной редукцией ее размеров.

Волосяной покров у форм, образовавшихся при распространении секции в пределы влажных областей, совсем исчез. Наоборот, при распространении в засушливых областях выработались формы с сильным войлочным опушением, например, в аравийско-индийских степных районах, но без развития железистых волосков или же с сильным преобладанием железистого опушения над обыкновенным. Несомненно, что виды такого же происхождения из лесных тропических элементов Азии проникли через Иран в глубь Средней Азии.

Чрезвычайно важным, недостаточно учтенным Поповым является то обстоятельство, что, как мы видели, сама Средиземноморская область в различных своих районах уже в течение значительной части третичного периода являлась центром формирования ксерофитных элементов, в том числе и эфемероидов.

Участие этих средиземноморских ксерофитов в происхождении современной пустынной флоры Средней Азии нашло себе в последнее время обстоятельное освещение в работе М. М. Ильина (37). Основное положение Ильина заключается в утверждении, что в формировании флоры пустынь Средней Азии главную роль играли не иммигранты из других флористических областей, а аутохтонно развившиеся ксерофиты из состава самой средиземноморской флоры. Таковыми являются комплексы не только родов и видов, но и целых семейств, возникших в отдаленные времена на протяжении всего третичного периода, а быть может, и еще раньше вдоль побережий морей, в том числе и Тетиса. Последние явились очагами формирования ксерофитной флоры, составившей главный контингент элементов, заселивших пустыни, возникшими на месте осушенных морей.

В составе этой галофитной флоры семейство Chenopodiaceae играло особенно большую роль, на что уже давно было указано, как мы видели, Вилькоммом (Wilkomm, l. c.) и Бунге (Bunge, 62, 80). Последний указал, что это семейство известно в ископаемом состоянии с миоцена и что, возможно, оно является исходным для ряда близких семейств: Caryophyllaceae, Amarantaceae, Portulacaceae и др.

Ареал некоторых секций и родов вполне совпадает с очертаниями береговой полосы Тетиса. В качестве примера можно указать на род Suaeda, все секции которого сконцентрированы на территории бывшего Тетиса как в Старом, так и в Новом Свете и почти не представлены в Ю. Америке, а также в тропической и Ю. Африке. Это указывает на глубокую древность этого рода, а следовательно, и всего семейства, возникновение которого надо отнести к истокам возникновения покрытосеменных растений (М. М. Ильин, 34, 36). К числу таких же родов этой древней солончаковой флоры должны быть отнесены Halocnemum, Beta, Halopeplis, Seidlitzia, Arthrophytum, Cornulaca, Anabasis, многие секции Salsola, Halogeton; для восточной части Средиземноморской области — Acantholimon (Bunge, 72; Коровин, 23).

Это особенно наглядно показано в классической монографии рода Anabasis Бунге, в которой он одним из первых применил географический принцип к пониманию систематики и филогении растений. Так, Anabasis aphylla (s. l.), по данным М. М. Ильина, является обычным в С.-З. Африке (Марокко, Алжир, Тунис) и после перерыва появляется опять в Палестине, Аравии и Сирии, затем в Турецкой Армении и Нахичеванской республике; следующая островная часть ареала находится в Иране и Азербайджане и, наконец, основная, сплошная часть ареала тянется на север от Предкавказья, через весь Казахстан до Зайсана, на юге же от Кара-Богазгола через Кара-Калпакию и Ферганскую долину до гор. Таким образом, очевидно, некогда существовал сплошной ареал от Атлантического океана до Тянь-шаня и Памира. Этот ареал под влиянием каких-то условий, быть может, плювиальных эпох ледникового

времени и вызванного ими вымирания ксерофитной флоры, в своей западной части распался на отдельные острова. В восточной же части, не утратившей аридных условий своего климата, этот ареал не только не сократился, но, наоборот, охватил все пустыни Средней Азии. Другие виды Anabasis, а также родов Halogeton, Halopeplis и др. имеют такие же разорванные ареалы с той разницей, что они распространены и в южной части Пиренейского п-ова.

Сказать, где находятся центры происхождения этих родов, очень трудно, но многое говорит за то, что прав был Вилькомм, считавший, что значительное количество из них возникло в западной части Средиземноморской области: в С. Африке и в то время связанной с ней южной Испании. Отсюда они распространились на восток, где в связи с благоприятными условиями получили возможность интенсивного развития и широкого распространения.

К таким же выводам пришел в талантливом исследовании, посвященном флоре г. Кугитанг и его предгорий, безвременно скончавшийся С. А. Невский. Подвергнув детальному анализу различные генетические группировки элементов флоры Средней Азии, Невский пришел к заключению, что они могут быть подразделены на два элемента: 1) самобытный средиземноморский ксерофитный элемент без родственных связей в прочих флорах и 2) этот же элемент с родственными связями в палеотропической или специально африканской флоре, а также и в умеренной области северного полушария. К этим аутохтонным элементам присоединяются ксерофиты, мигрировавшие в пределы Средиземноморской области из пустынных областей Африки, и лесные и альпийские элементы, мигрировавшие на запад из В. Азии или с севера из умеренной и арктической зон Сибири.

Е. П. Коровин (35) указывает на участие в пустынной флоре севера Средней Азии (Бетпак-дала и др.) элементов центральноазиатского формообразования. Большинство приведенных им видов, согласно анализу М. М. Ильина (l. c.), имеет не центральноазиатское, а средиземноморское происхождение. Тем не менее, несомненно, что выходцы восточноазиатской флоры, образующие элементы флоры Центральной Азии, вошли в состав и среднеазиатской (в вышеуказанном понимании) пустынной флоры, хотя и играют в ней второстепенную и подчиненную роль, точно так же, как и средиземноморские ксерофиты проникли в пределы Центральной и даже Восточной Азии.

Обращаясь теперь к флоре горных хребтов Средней Азии, нужно отметить, что после вышеупомянутой работы Краснова о Тянь-шане истории этой флоры было уделено очень мало внимания. Единственным исключением является выявление Н. В. Павловым и С. Ю. Липшицем (34) истории флоры Каратау и Н. Ф. Гончаровым и П. Н. Овчинниковым (35) основных черт послетретичной истории растительности западного Памиро-Алая. Последние сводятся к деградации восточноазиатской древесной и кустарниковой флоры сначала под влиянием условий, сопровождавших усиление развития ледников в горах Средней Азии в начале четвертичного периода, а затем все возраставшей сухости климата. Распадение некогда сплошного лесного покрова на отдельные реликтовые лесные острова сопровождалось внедрением и распространением ксерофитов средиземноморского и, в частности, переднеазиатского происхождения. В составе флоры высокогорного, субальпийского пояса Памиро-Алая в противоположность предгорьям и нижним поясам, занятым растительностью вышеуказанных двух типов, главную массу образуют степные и луговые виды евразиатского типа. Они проникли в ледниковом периоде по горным цепям из Сибири и занимали сначала более низкие пояса горных склонов, а затем с потеплением поднялись на вершинные плато и вершины горных хребтов, вследствие чего их

прежние сплошные ареалы разбились на ряд разобщенных участков.

Эти немногие данные указывают на интерес изучения горных систем Средней Азии с точки зрения истории развития, тем более, что как в отношении Памира, так отчасти и для Каракорум имеются флористические данные, заставляющие пока отнести их к Средиземноморской области.

Среднеазиатский, а следовательно, восточносредиземноморский характер флоры Памира вполне отчетливо выявлен О. А. Федченко (03). Согласно ее подсчетам, эта флора имеет 63% видов, общих с Тянь-шанем, и 62% общих с Памиро-Алаем, 54% — с Афганистаном, Гиндукушем и западными Гималаями, 40% — с Джунгарским Алатау и Тарбагатаем, 38% с Ираном и вообще Передней Азией, включая и Кавказ, 32% с равнинными местностями Средней Азии. Между тем общих с Тибетом — только 25%, а с Китаем, Японией и Кореей — 21%. Из 422 видов флоры Памира 29, или 7%, были признаны ею эндемичными.

Флора хребта Каракорум, зажатого между Гималаями и Кунь-лунем с одной стороны и Памиром и Тибетом с другой, согласно Пампанини (Pampanini, 30), может быть подразделена на следующие географические элементы. Из общего числа приводимых для Каракорум 756 видов, за вычетом большого числа убиквистов, имеется арктических 39, бореальных (сибирских) — 37, евразиатских (под которыми он понимает виды, широко распространенные по всей Европе, в том числе и в южной, а также и в восточной Азии) — 112, западноальпийских (распространенных от Гималаев до Кавказа, Альп и Пиренеев, а также растущих на Тянь-шане и Алтае) — 16, восточных (от Каракорум распространенных до пределов В. Азии) — 11, средиземноморских — 58, средне- и центральноазиатских (Монголия), заходящих до Афганистана на юге и центральной Сибири на севере, — 95.

Видов, общих с Памиром, имеется всего 87, общих с Тибетом — 109, несмотря на незначительное расстояние, их разделяющее. Таким образом, флора Каракорум не может рассматриваться в качестве продолжения ни того, ни другого. Это промежуточное положение Каракорум выявляется еще и в том, что в западной его части преобладают памирские виды, в восточной — тибетские. Тем не менее западный характер флоры более выявлен, чем восточный. Складывая число видов западных, средиземноморских и среднеазиатских, мы получаем 169 видов, тогда как выраженно восточных имеется всего 11. Таким образом, Каракорум следует рассматривать как предел Средиземноморской области на восток.

Совершенно другой характер носит флора самой северной возвышенности Средней Азии — Каратау, являющейся, как мы видели, более древней, чем лежащие к югу хребты. Вследствие этого ее флора должна представлять исключительный интерес, что вполне и выявилось в упомянутой работе Павлова и Липшица (34). Согласно произведенному ими пересмотру видового состава г. Каратау и анализу его флоры, ими выделен ряд элементов этой флоры. Таковыми будут, во-первых, эндемичные элементы. Далее идут виды, эндемичные для Каратау и Зап. Тянь-шаня; виды, общие Каратау с Памиро-Алаем; виды средиземноморско-иранского происхождения, широко распространенные в Средней Азии, во многих случаях достигающие предела своего распространения на севере в Каратау; остатками этой же миграции с юга являются виды, общие Каратау и Бухаре, но отсутствующие в остальной части Средней Азии. Помимо этого основного ядра, флора Каратау включает еще ничтожное количество северных представителей, распространенных главным образом в Сибири и спускающихся на юг до Каратау, а затем после перерыва растущих еще южнее в

альпийских и субальпийских поясах гор.[1] Авторы приходят к выводу, что здесь, на Каратау, сохранились древние ксерофитные элементы, имеющие связи с африканской флорой. Они в значительной степени вытеснены более поздними средиземноморскими мигрантами и в особенности аутохтонным туранским элементом, получившим возможность, особенно в четвертичном периоде, мощного развития. Но несомненно, что в числе ксерофитных элементов Каратау имеются выходцы и из Центральной Азии, что следует, например, из филогенетического анализа, сделанного И. М. Крашенинниковым (22) в отношении некоторых родов сложноцветных. Ничтожное же количество чисто сибирских элементов подтверждает приведенное выше положение о незначительности миграций с севера.

Таковы основные черты истории флоры Средней Азии. Тем не менее это еще не сама история ее флоры. Мы до сих пор не имеем полного анализа флоры Средней Азии, а без него отсутствует фундамент для создания такой исчерпывающей истории. Если до настоящего времени особенное внимание было уделено ксерофитным элементам как наиболее существенным, то, тем не менее, история лесных элементов также представляет очень большой интерес. История флоры Средней Азии еще ждет своих исследователей и, без всякого сомнения, заслуживает дальнейшей над ней работы.

Палестина

Палестина занимает узкую территорию на восточной оконечности Средиземного моря. На юге она доходит до пустынь Синайского п-ова, на севере граничит с Сирией, на востоке — с пустынями Аравии, на западе ее омывает Средиземное море. Северная ее оконечность соприкасается с горой Гермон — форпостом Сирии, достигающей 2761 м высоты, которая в своей верхней части в течение большей части года покрыта снегом, южная же оконечность Палестины доходит до залива Красного моря — Акаба.

Почти половину этого протяжения Палестины (около 190 км) занимает пустыня, прилегающая к Синайскому п-ову; собственно же средиземноморская часть Палестины имеет в длину около 200 км при ширине в 100—120 км.

Горные районы Палестины после эоцена уже ни разу не покрывались морем. Только прибрежная зона и внутренние долины и низменности в послеэоценовое время представляли собой озера или покрывались при трансгрессии моря. Последняя из таких трансгрессий имела место в среднем плиоцене. Но в плювиальное время четвертичного периода долина Иордана, Геннисаретское озеро и Мертвое море образовывали одно большое озеро. Помимо этого, существовали еще и другие озера. Таким образом, флора Палестины существует непрерывно с олигоцена.

Климат в Палестине представлен двумя основными типами: средиземноморским и пустынным. Первый характеризуется дождливыми зимами и сухим жарким летом. Среднее годовое количество осадков, выпадающих в Иерусалиме, равняется 561.2 мм. Но в районах, прилегающих к пустыне, дожди выпадают очень не регулярно: часто в течение ряда лет не бывает совершенно осадков. Средняя годовая температура для Иерусалима равняется 16.4°. Понижения ниже нуля незначительны, бывают редко и кратковременны.

Для районов с пустынным климатом в южной и восточной Палестине характерно значительно меньшее количество осадков, например, Иерихон имеет в среднем 129.6 мм в год. Средняя годовая температура выше, достигая 23.7°. Минимумы ниже нуля очень редки.

Тянущееся на протяжении почти всей Палестины понижение долины Иордана является в ботанико-географическом отношении очень важной демаркационной границей, разделяющей средиземноморскую предиорданскую провинцию от пустынной заиорданской. В своей северной части она имеет до 700 мм осадков, близ Геннисаретского озера количество осадков уже снижается до 370—500 мм, еще дальше к югу оно достигает

[1] Хотя оценка ареалов многих из рассматриваемых упомянутыми авторами видов подверглась критике (Введенский, 35), вследствие чего числовые показатели видов должны быть изменены, но наличие приведенных ими групп элементов Каратау, а также и сделанные выводы сохраняют свое значение.

всего 50—200 мм, что влечет изменение средиземноморского типа растительности в пустынно-степной.

На основании палеоклиматических данных можно предположить, что уже в плиоцене климат Палестины должен был быть сходным с современным, так что уже в это время пустынные элементы имели значительное распространение в Палестине. Но ледниковым эпохам здесь соответствовали плювиальные эпохи, во время которых климат становился значительно более влажным. Согласно предположениям Бланкенгорна (Blanckenhorn), первому гюнцскому оледенению соответствовала краткая плювиальная (дождливая) эпоха. В последующую межледниковую эпоху климат становится сухим, так что Мертвое море почти высыхает. Вторая плювиальная эпоха, соответствующая миндельскому оледенению, была наиболее значительной. Уровень Мертвого моря должен был быть выше современного не менее чем на 200 м. Следующая сухая эпоха сменилась опять плювиальной, но значительно более короткой, чем предыдущая. В историческое время изменений климата, повидимому, не происходило.

Если детали этой смены климата и не могут считаться окончательно установленными, то существование плювиальной эпохи является несомненным. Она оказала сильное влияние на распространение растений Палестины, которое и понятно только при допущении наличия периода влажного климата в четвертичное время. К этому времени относится мигрирование в Палестину горных растений с Ливана, которые проникли до гор Синая и еще дальше на юг. С восстановлением сухих условий климата бо́льшая часть растений погибла, но некоторые из них уцелели как реликты этого плювиального времени.[1]

Ботанической географии Палестины посвящен ряд ценных работ Эйга (Eig, 31; 33), из которых и заимствованы нами как изложенные, так и последующие данные.

Эйг устанавливает наличие трех основных элементов флоры Палестины: 1) сахаро-синдский, 2) ирано-туранский, 3) собственно средиземноморский. Сосредоточия этих элементов соответствуют, согласно обозначениям Эйга, трем ботанико-географическим провинциям Палестины: Средиземноморской, лежащей к западу от Иордана, Ирано-Туранской — к востоку от него и Сахаро-Синдской, образующей южную часть Палестины, вдающуюся клином далеко к северу вдоль долины Иордана. По существу, если исходить не из экологической, а из исторической точки зрения, мы не имеем таких резко разграниченных провинций. Это все та же средиземноморская флора, по мере удаления от Средиземного моря в глубь страны и по мере все более и более уменьшающейся влажности климата утрачивающая свои гигрофитные элементы, место которых занимают пустынные ксерофиты.

Собственно средиземноморский элемент представлен 826 видами, или 70—72% видов флоры Палестины. В том числе мы находим 319 видов, общих всей Средиземноморской области, 446 — восточносредиземноморских, 14 — западносредиземноморских, 33 — северосредиземноморских и 14 — южносредиземноморских. Эти цифры наглядно свидетельствуют о том, что флора Палестины является продолжением переднеазиатской части Средиземноморской области.

Сухость климата Палестины, которая 5 месяцев совершенно лишена осадков, а в течение 2 месяцев имеет их очень мало, обусловливает отсутствие здесь многих видов, характерных для Средиземноморской области, как, например, Arbutus unedo, но другие более ксерофитные виды представлены в стране в большем количестве.[2]

Наиболее многочисленная группа восточносредиземноморских ви-

[1] К числу их, по всей вероятности, относятся: в Палестине — Lilium candidum, Paeonia corallina, Geranium libanoticum, Equisetum telmateia, Chlora perfoliata, Saxifraga hederacea; в Синае — Colchicum Steveni, Poterium verrucosum, Silene Schimperiana.

[2] Pinus halepensis, Juniperus phoenicea, Ruscus aculeatus, Quercus coccifera, Clematis cirrhosa, Laurus nobilis, Spartium junceum, Pistacia terebinthus, P. lentiscens, Rhamnus alaternus, Cistus salviaefolius и C. villosus, Phillyrea media, Olea europaea v. silvestris, Viburnum tinus.

дов включает такие характерные растения, как дубы (Quercus aegilops, Q. infectoria, Q. palaestina, Q. ithaburensis, Q. calliprinos), платан (Platanus orientalis), рожковое дерево (Ceratonia siliqua), Poterium spinosum, Pirus syriaca, Pistacia palaestina, Acer syriacum, Arbutus andrachne, Styrax officinalis и многочисленные травянистые виды.

По направлению к югу эта средиземноморская флора все более и более утрачивает свои элементы. К югу от Геброна начинается уже господство сахаро-синдского элемента, к которому, по данным Эйга, относится 298 видов, или 24% общего числа видов флоры Палестины. Эти пустынные ксерофитные элементы должны были возникнуть уже в середине третичного периода. Центрами их возникновения должны были явиться: С. Африка, Синайский п-ов, Аравия и южная Палестина, откуда они проникли вплоть до пустыни Синд и северо-западной Индии.

В начале четвертичного периода, в плювиальное время, когда климат был более влажный, чем в настоящее время, пустынная растительность южной Палестины, Синая и Египта должна была приобрести степной характер, сопровождавшийся проникновением на юг вплоть до С. Африки элементов ирано-туранской и собственно средиземноморской флор. Сирия и в настоящее время сохранила степной или полупустынный тип растительности, в плювиальное время бывший еще более выраженным.

С окончанием ледникового периода и возрастанием сухости климата в области Средиземного моря, пустынная растительность из убежищ, где она сохранилась, начала свое вторичное наступление на север.

К Ирано-Туранской провинции Эйг относит в Палестине трансиорданскую ее часть, за исключением лишь узкой полосы на самом ее западе, носящей более типично средиземноморский характер. К ирано-туранскому элементу в Палестине относится 256 видов, или 11.5% ее флоры, к которым должны быть добавлены еще виды, общие с Сахаро-Синдской и Средиземноморской ее провинциями.

Эти три основных элемента палестинской флоры, помимо сосредоточия в указанных частях Палестины, дающих основание для выделения соответствующих флористических провинций, заходят также из одной провинции в другую. Это лишний раз свидетельствует о том, что мы имеем здесь лишь различные стадии видоизменения средиземноморской флоры. Но помимо этих средиземноморских элементов, флора палестины включает еще небольшое количество северных умеренных, а также и тропических видов.

Первые представлены всего 13 видами, приуроченными к водным или влажным местообитаниям. Для большей части из них, особенно для отсутствующих в Сирии, можно допустить их заносный характер, быть может, через посредство птиц, о чем говорит наличие лишь единичных их местообитаний. Для некоторых же, быть может, и можно допустить, согласно Эйгу, проникновение в Палестину во время плювиального времени, реликтами которого они и являются. Во всяком случае нет никакого основания для выделения какой-либо евро-сибирско-североамериканской провинции, как это делает Эйг.

Тропические элементы, обозначаемые Эйгом как судано-деканские, представлены в Палестине 49 видами, к которым можно добавить еще 31 вид, связывающие сахаро-синдские и эти судано-деканские элементы, с которыми они имеют близкие родственные связи.

Центром сосредоточия этих видов в Палестине является нижняя часть долины Иордана к востоку и югу от Мертвого моря. Здесь характерно высокое расположение грунтовых вод и отсутствие их засоленности. Они, очевидно, и обусловливают возможность существования этих растений в засушливых условиях климата Палестины. Эти виды

87.1

произрастают здесь в нижнем поясе горных склонов и очень быстро убывают в числе в направлении с юга на север, так что Геннисаретского озера достигает из них всего 1 или 2 вида.

Существует два различных взгляда на время проникновения этих тропических видов в пределы Палестины. Согласно одному из них (Tristram), время их распространения из Африки на север должно быть отнесено к миоцену. Во время плювиальной эпохи бо́льшая часть из них погибла. Согласно второму взгляду (Hart), к которому присоединяется и Эйг, эти виды должны были бы все погибнуть во время плювиальной эпохи, вследствие чего нахождение их в Палестине надо отнести к более позднему, послеплювиальному времени.

Для разрешения вопроса, какая из этих двух точек зрения более правильна, у нас нет никаких данных, и пока он должен остаться открытым.

Нам остается только остановиться на эндемичных видах палестинской флоры. Согласно списку эндемичных видов Эйга, их пока установлено лишь 111,[1] но при дальнейшем исследовании флоры Палестины число это, по всей вероятности, увеличится. Из них 60 видов происходят от собственно средиземноморских элементов, 29 видов — от сахаро-синдских элементов и, наконец, 22 от ирано-туранских. Возникновение многих из них должно было произойти на месте их теперешнего обитания; многие носят характер неоэндемиков.

Все вышеизложенное достаточно ясно свидетельствует о промежуточном положении палестинской флоры между менее ксерофитной переднеазиатской и выраженно ксерофитной североафриканской флорами.

Синай

Полуостров Синай расположен на границе между пустынями С. Африки и Аравии и Среднеземноморской провинцией Палестины. Этот промежуточный характер отражается и на составе его флористических элементов.

Согласно новейшему исследованию и сводке ботанико-географических данных о Синае Зохари (Zohary, 35), под синайской флористической провинцией следует понимать не только самый полуостров Синай, но и всю перемычку между Африкой и Аравией. Границами ее, следовательно, будут: на севере — Средиземное море, на востоке — линия, проведенная от Эль-Ариш до залива Акаба, на юго-востоке — залив Акаба, на юго-западе — Суэцкий пролив и на западе — Суэцкий канал. Таким образом, в эти границы входит и пустыня Тих (Tih), лежащая к северу от Синайского п-ова.

Орографически Синай может быть разделен на две части: северную, включающую пустыню Тих, и южную, собственно Синайский п-ов. На границе между ними расположены меловые и эоценовые горные возвышенности, отдельные вершины которых достигают 1000 м и даже 1600 м высоты.

Синайский п-ов представляет собой горную страну с возвышенностями, достигающими 2600 м высоты, образованными изверженными породами.

Климатические условия, по имеющимся неполным данным, носят пустынный характер. Средние годовые суммы осадков составляют в Порт-Саиде — 83 мм, в Суэце — 26 мм, в Эль-Арише — 102 мм. Средние годовые температуры для тех же пунктов будут: 20.2°; 22.4°; 18.9°, а абсолютные максимумы: 43.9°; 45.0°; 44.5°; минимумы достигают — 7°.

Эти климатические данные, особенно в отношении осадков, являются, по всей вероятности, далеко не полными, судя по растительности, а также по тому, что многие путешественники наблюдали обильное выпадение дождей в горных районах. Наибольшее количество осадков выпадает в зимние месяцы, с ноября по март.

[1] Он указывает цифру 115, не соответствующую его списку.

Флора Синая состоит из тех же элементов, что и Палестины, с той разницей, что здесь сахаро-синдский элемент получает преобладающее значение над всеми остальными, будучи представлен почти повсеместно. Всего Зохари насчитывает 299 видов, относящихся к этому элементу. Из них только 5 являются деревьями: три вида рода Tamarix, не являющиеся типичными представителями сахаро-синдского элемента, финиковая пальма, весьма вероятно, имеющая культурное происхождение, и смоковница (Ficus pseudosycomorus), растущая на склонах возвышенностей и имеющая очень ограниченное распространение. Она, по всей вероятности, генетически должна быть отнесена к судано-деканскому элементу и является производной близкого вида Ficus, растущего в горах Аравии. Очень многие из травянистых представителей этого элемента близки к средиземноморским видам тех же родов.[1]

По мере поднятия над уровнем моря количество сахаро-синдских видов все более и более убывает, уступая место средиземноморским элементам. Последние представлены в Синае 118 видами,[2] образующими примерно восьмую часть его флоры, но, несмотря на это, физиономически они играют в ландшафте очень незначительную роль. Это объясняется тем, что больше половины этих видов носят сорный и сегетальный характер, будучи разбросаны повсеместно и особенно часто на дюнах и песках.

Характерные немногие средиземноморские виды сохранились в верхних поясах возвышенностей пустыни Тих, не занимая сплошной территории. К числу таких остатков средиземноморской флоры относятся небольшие заросли Juniperus phoenicea. Это говорит о том, что во всяком случае часть возвышенностей Синая была покрыта средиземноморской растительностью, которая в результате увеличивающейся сухости климата была почти вытеснена ксерофитной флорой.

Ирано-туранский элемент представлен 98 видами — меньшим числом, чем средиземноморский, но тем не менее в верхних и средних поясах гор в южной части Синайского п-ова он играет в составе растительности значительную роль. Входящие в его состав деревья и кустарники[3] представляют собой истребляемые человеком остатки лесов, растущих еще и теперь на ирано-туранских возвышенностях. Весьма вероятно, что в плювиальное время эти в настоящее время разрозненные остатки ирано-туранских лесов тянулись непрерывно.

Судано-деканский элемент образован 41 видом, в состав которых входят большей частью деревья и кустарники,[4] приуроченные в своем обитании к затененным и более влажным местам. Интересно отметить, что в Палестине этот элемент представлен почти таким же числом видов —48. При этом из синайских видов 15 отсутствуют в Палестине, а из палестинских 16 не растут в Синае. Это также говорит о том, что здесь мы имеем дело с остатками биоценозов плювиального времени, когда тропическая флора Африки могла распространиться на север через Аравию значительно дальше, чем сейчас.

Судано-деканские виды в Палестине растут на высоте 200—400 м

[1] Виды родов Silene, Allium, Trigonella, Anthemis, Centaurea и др.; из типичных травянистых представителей сахаро-синдского элемента могут быть названы: Artemisia judaica и A. monosperma, Reiamia raetam, Aristida scoparia, Zygophyllum album, Nitraria retusa, Gymnocarpos fruticosum, Statice Thouini, Matthiola livida, Hippocrepis cornigera и др.

[2] Asphodelus microcarpus, Thymaelea hirsuta, Ononis natrix, Origanum maru, Psoralea bituminosa, Oryzopsis miliacea; на скалах — Umbilicus intermedius, Arenaria graveolens; на песках — Silene succulenta, Lotus creticus, Plantago squarrosa, Centaurea araneosa и др.

[3] Crataegus sinaica, Pistacia khinjuk, Rhamnus disperma, Cotoneaster nummularia, трагакантовые астрагалы и др.

[4] Tamarix nilotica, Acacia tortilis, A. Seyal, Balanites aegyptiaca, Zizyphus spina Christi и др.

н. у. м., на Синайском п-ове они подымаются значительно выше; еще южнее, в Аравии, они растут уже на высоте 1900—2500 м.

Евросибирские виды, имеющиеся в составе флоры Палестины, здесь совершенно отсутствуют.

Эндемичных видов имеется 36, что составляет 4% общего числа видов. По своим родственным связям они относятся к сахаро-синдскому и ирано-туранскому элементам.

С уменьшением количества осадков и влажности воздуха в четвертичном периоде судано-деканские, ирано-туранские и собственно средиземноморские элементы в значительной части погибли и были заменены сахаро-синдскими ксерофитами.

Северная Африка

Как это было показано Энглером (Engler, 10) и уже отмечено нами в главе, посвященной тропической Африке, флора С. Африки находится в теснейшей связи с флорой Ю. Европы и З. Азии, образуя совместно с ними средиземноморскую флористическую область. Элементы этой флоры еще сильно представлены в Абиссинии и в особенности в северном Сомали; горные виды В. Африки во многих случаях произошли из средиземноморских видов. Наконец, в составе капской флоры имеются отдельные представители и целые группы видов, происшедшие от исходных типов, богато представленных также и в Средиземноморской области.

Марокко, Алжир, Тунис

Западная часть С. Африки, к которой относятся Марокко, Алжир и Тунис, представляет собой единое географическое целое и иногда обозначается как область системы Атласа. Это — Мавритания древних авторов; Flora atlantica Дефонтена получила отсюда же свое обозначение.

Рассматриваемая часть Африки представляет собой как бы горный остров, ограниченный на западе Атлантическим океаном, на севере и востоке — Средиземным морем, а на юге постепенно переходящим в пустыни Сахары.

Иногда говорят, что Африка начинается уже у Пиренеев или что Европа кончается у Сахары. Это имеет свое основание, так как южная Испания, как мы видели, еще недавно составляла северную часть Африки. Недавняя связь ее сказывается не только в орографии и геологии, в климатических и почвенных условиях, но и во флоре. На западе, вдоль побережья Атлантического океана, и на севере Марокко имеет узкую береговую полосу, постепенно переходящую в горные склоны Атласа. Треугольный выступ Африки, расположенный между океаном и Атласом, образует марокканскую Мезету, являющуюся продолжением Мезеты Пиренейского п-ова.

Марокканский Атлас образован тремя горными цепями, тянущимися с юго-запада на северо-восток. Главную из этих цепей, расположенную между двумя другими, называют Большой Атлас, лежащую к северу от нее — Средний Атлас, к югу — Анти-Атлас. Вершины Большого Атласа превышают 4000 м. Покрывающие их снега питают реки, орошающие более низкие части Марокко. Атласские возвышенности снижаются по направлению к востоку и северу.

Береговая полоса Алжира, называемая Телл, средоточие средиземноморской флоры, является вместе с тем и областью субтропических культур Алжира. За ней следует вышележащая область горных цепей с ковылем (Stipa tenacissima), переходящая уже Сахару.

Эти три пояса Алжира, еще хорошо обозначенные в западной части Туниса, в восточной его части уже отсутствуют. Здесь береговая полоса, область средиземноморской флоры, называемая Сахель, непосредственно переходит в Сахару, так как пояс степных плато совершенно исчезает: пустыни Сахары доходят почти до самого моря.

Климатические условия этой части Африки определяются северо-западными ветрами, несущими влагу с океана, и сухими и горячими южными и юго-западными ветрами, дующими из пустыни. Марокко защищено Атласом от этих ветров пустыни и получает больше влаги благодаря своей близости к океану. На побережье Атлантического океана, как и в Португалии, климат отличается значительной влажностью, количество выпадающих осадков превышает 800 мм, но к востоку влажность падает и климат приобретает типично средиземноморский, все более и более засушливый характер. В Марокко,

как и в Алжире и Тунисе, дожди начинаются с осени и продолжаются до начала лета. С этого времени наступает засушливая половина года.

Обращаясь к растительности С.-З. Африки, мы можем констатировать следующие ее особенности. Береговая полоса Марокко, так же как и Алжира и Туниса, представляла собой первоначально область средиземноморского маквиса,[1] сохранившегося местами и сейчас и доходящего до 660 м н. у. м. Близ Танжера травянистая растительность долин изобилует средиземноморскими видами.[2] На склонах растет карликовая пальма (Chamaerops humilis), дуб (Quercus coccifera) и характерные средиземноморские кустарники: верески (Erica arborea) и другие виды, многочисленные представители ладанника, в том числе Cistus ladaniferus, а также Genista triacanthos, Cytisus tridentatus и своеобразное росянковое—Drosophylium lusitanicum. Это удивительное сходство с флорой Пиринейского п-ова еще более усиливается благодаря наличию и здесь, как и в Португалии, вьющихся папоротников — Davallia canariensis и Asplenium hemianitis, свидетельствующих о связях между этими флорами и флорой Канарских о-вов.

По направлению вдоль западного побережья Марокко, мы уже южнее Могадора (где среднее годовое количество осадков снижается до 400 мм, а годовая температура на 2° выше, чем в Танжере) встретим растения, отсутствующие в других частях Средиземноморской области.

Кактусовидные молочаи (Euphorbia resinifera) и другие виды, акация (Acacia gummifera), арган (Argania sideroxylon), небольшое дерево из семейства Sapotaceae, содержащее в своих семенах жирное масло, используемое марокканцами, указывают на переход средиземноморской флоры в африканскую.

В противоположность этому растущие в южном Марокко и в восточном Алжире по склонам Атласа сандарак (Callitris quadrivalvis), ююба (Zizyphus lotus), сумах (Rhus pentaphylla), произрастающие также и в южной Испании, представляют собой элементы средиземноморской флоры, хотя ближайшие их родичи растут в тропической и Южной Африке (Engler, l. c.).

За узкой береговой полосой на предгорьях Атласа, где количество осадков падает до 200—250 мм в год, растительность приобретает полупустынный характер. Древесная растительность, за исключением одиночных тамарисков и фисташки (Pistacia atlantica) исчезает. Полынь (Artemisia herba alba), рутовое — Rotama monosperma, дикий арбуз колоцинт (Citrullus colocynthis), суккулент — Mesembrianthemum nodiflorum — вот характерные растения этих склонов.

Выше этого полупустынного пояса количество осадков опять возрастает и соответственно этому появляется и древесно-кустарниковая растительность, из состава которой укажем на каменный дуб (Quercus ilex), алепскую сосну (Pinus halepensis), можжевельники (Juniperus phoenicea и J. oxycedrus), розмарин (Rosmarinus officinalis). В более холодных и сухих частях этого пояса можжевельник (Juniperus thurifera) образует леса, в подлеске которого растет самшит (Buxus sempervirens) (Emberger, 32). В Большом Атласе пояс каменного дуба сменяется кверху атласским кедром (Cedrus atlantica; Humbert, 24).

Анализ флоры Марокко мы находим у Коссона (Cosson, 73) и Болла (Boll, 78). Последний на основании произведенного им анализа приходит к заключению, что мы имеем здесь все ту же средиземноморскую флору, простирающуюся от Макаронезии до р. Индуса. Действительно, из 1160 видов, за вычетом широко распространенных, установленных этим автором для Марокко, 820 были более или менее широко распространены в Средиземноморской области. Из остающихся 340 видов 165 в то время были известны только для Марокко и должны быть присоединены к этому же средиземноморскому элементу, 96 являлись общими для Испании и Марокко, 64 — только для Алжира и Марокко и, наконец, 15 видов, общих Марокко и Макаронезии. По Коссону, из 1500 учтенных им видов 1200 являются средиземноморскими, преимущественно западносредиземноморскими. Несмотря на устарелость этих цифровых данных (Боннэ приводит для Марокко уже 2380 видов), выявляемые ими флористические соотношения сохраняют свое значение. Они ясно указывают на средиземноморский характер флоры Марокко, относительно недавнюю связь с пиренейской флорой и более отдаленные взаимоотношения с флорой Макаронезии.

Нахождение на Большом Атласе большого числа видов, общих с

[1] Phillyrea media, Ceratonia siliqua, Pistacia atlantica, Jasminum fruticans, Lavandula dentata и др.

[2] Urginea maritima, Scilla hemisphaerica, Asphodelus fistulosus и A. microcarpus. Irissi syrinchium.

флорой Центральной Европы, ближайшее местонахождение большинства которых находится на горах Испании, приводит автора к выводу, что эти виды должны были существовать во флоре Ю. Европы не позднее миоцена. Последние данные были подтверждены Мэром (Maire, 24), установившим наличие в альпийской флоре Атласа 16.3% палеоэндемиков, 35.2% неоэндемиков, 31% средиземноморских и 17% евро-сибирских видов. По существу число средиземноморских элементов должно быть сильно увеличено, так как бо́льшая часть эндемичных видов образовалась в результате миграции средиземноморских видов в альпийский пояс. Среднеевропейские и евро-сибирские виды, как и немногие аркто-альпийские ореофиты, несомненно, проникли в пределы Марокко во время соединения с возвышенностями Европы. Они проникли через ибарийские и тиррено-сицилийские горные цепи, очевидно, не позднее мио-плиоценового времени. Во время плювиальных эпох эти виды получили возможность распространения по хребтам Африки.

Обращаясь теперь к Алжиру, мы увидим продолжение тех же флористических соотношений. Средиземноморская береговая полоса Алжира — Телл — по своей растительности представляет собой повторение средиземноморского побережья Европы.

В нижнем поясе этой береговой зоны, там, где сохранилась естественная растительность, она представлена маквисом. Последний образован маслиной, доходящей до 1200 м н. у. м., филлиреей (Phillyrea media), карликовой пальмой (Chamaerops humilis), ладанниками, фисташкой (Pistacia lentiscus), Quercus humilis, лавром, образующим местами густые леса, Erica arborea, Zizyphus lotus и др.

Маквис сменяется лесным поясом. На высоте от 800 до 1200 м леса образованы каменным дубом (Quercus ilex), немного выше растет Quercus lusitanica. На высоте 2800 м его сменяет дуб с опадающей листвой.

Леса пробкового дуба (Quercus suber) поднимаются до высоты 1300 м, в то время как в южной Франции пределом их распространения является 600 м. Кедровые леса из Cedrus atlantica разбросаны преимущественно на горных массивах в пределах высоты 1300—8100 м.

Алепская сосна (Pinus halepensis), широко распространенная в Алжире от побережья до границы Сахары, поднимается примерно до той же высоты, как и пробковый дуб и маслина. Ее повсюду сопровождает сандараковое дерево (Callitris quadrivalvis), можжевельники (Juniperus oxycedrus и J. phoenicea). На г. Барбор в восточном Алжире еще сохранились леса из Abies numidica, наиболее близкой к A. cilicica из М. Азии.

Обширное горное плато, лежащее на высоте от 900 до 1300 м н. у м., между описанным береговым хребтом и Сахарой, представляет собой степь, отличающуюся более сухим и жарким климатом, доминирующими растениями которой являются ковыль-альфа (Stipa tenacissima), чередующийся с полынью (Artemisa herba alba). Альфа растет уже в южной Испании и по всей северо-восточной Африке от Марокко до Триполитании, от побережья моря до 1800 м над его уровнем. Но массового распространения альфа достигает главным образом здесь, на этом промежуточном между Теллем и Сахарой степном плато. К северу от этого плато находится самая южная горная цепь Алжира, отделяющая его от Сахары.

Тунис является непосредственным продолжением Алжира с той разницей, как мы видели, что три флористические пояса последнего — средиземноморский, степной и пустынный — сменяются здесь двумя: средиземноморский постепенно переходит в пустыню, спускающуюся к морю.

Настоящие леса, образованные дубом Quercus lusitanica и Q. suber, имеются лишь в западной части Туниса в горах Крумири. Вследствие снижения горных возвышенностей в Тунисе, не превышающих 1600 м, здесь уже отсутствуют кедр и пихта. Древесная растительность на всем остальном протяжении средиземноморского пояса Туниса представлена только маквисом того же типа, что и в Алжире. Только алепская сосна (Pinus halepensis) и каменный дуб (Quercus ilex) являются единственными деревьями среди этих кустарниковых видов.

Древесная растительность сменяется травянистой к югу при переходе от горного пояса к полупустыне. Но и здесь Stipa tenacissima не имеет такого сплошного распространения, как в Алжире, держась преимущественно близ гор.

Это отсутствие естественных преград обусловливает и сходство видового состава обеих флор. Согласно данным Боннэ (Bonnet, 95), из 1945 обнаруженных им для Туниса видов 1733, или $^{8}/_{9}$ флоры, являются общими с Алжиром. Но, помимо этого, обе флоры имеют значи-

тельное число видов, эндемичных для Алжира и Туниса, вместе взятых (по Боннэ — 134).

Точно так же и на востоке флора Туниса постепенно переходит во флору Триполитании, что следует из того, что из 636 видов и разновидностей, принимаемых Боннэ для Триполитании и Киренаики, 591 являлись общими с Тунисом.

Вместе с тем Тунис обладает очень большим количеством видов, общих с флорой Италии, и даже несколькими итало-тунисскими эндемичными видами и разновидностями.[1] Это обстоятельство не заключает в себе ничего непонятного, если вспомнить, что именно здесь находилось второе соединение Европы с Африкой, остатками которого являются острова Пантелерия, Сицилия и ряд более мелких, расположенных между южной оконечностью Калабрии в Италии и как бы выступающим ей навстречу мысом Бон в Тунисе.

Эти былые непосредственные связи Туниса с Италией выявляются в наличии во флоре Туниса ряда видов (по Боннэ — 34), отсутствующих в Алжире и Марокко, но частью распространенных в Италии и даже за ее пределами в южной Европе, частью же входящих в состав лежащих к востоку областей С. Африки. Эти восточные связи Туниса выражаются еще резче и в том, что в его флоре отсутствуют виды, характерные только для флор Марокко и Пиренейского п-ова, но имеются виды, общие с крайней восточной частью Средиземноморской области.[2]

Недавнее обособление Марокко и Туниса от связей с Европой является, очевидно, причиной значительно меньшего эндемизма их флор по сравнению с Алжиром. Но помимо того, эндемизм флор С. Африки постепенно убывает в направлении с запада на восток — закономерность, отмеченная еще Коссоном. Согласно подсчетам Боннэ, Марокко имело в его время 8% эндемичных видов, Алжир — 15.6%, Тунис — 1.4%, Триполитания и Киренаика — 4.8%, Египет и Мармарика — 3.8%.

Флора Туниса является сборной флорой, будучи местом столкновения различных флор: Ю. Европы, Алжира и Марокко — с одной стороны, и пустынь Сахары, Ливии, Аравии — с другой.

Триполитания, Киренаика, Мармарика

В Триполитании только отдельные представители маквиса, как Pistacia lensiscus и Juniperus phoenicea, а также средиземноморские луковичные и однолетники представляют собой последние отзвуки береговой зоны Алжира. Бо́льшая часть Триполитании представляет собой продолжение степной и пустынной зон Туниса и Алжира, о чем говорит и произрастание здесь Stipa tenacissima.

Но п-ов Барка в Киренаике покрыт уже опять типичной средиземноморской растительностью береговой зоны, образующей маквис. В состав последнего входит мастичное дерево (Pistacia lentiscus), земляничное дерево (Arbutus unedo), рожковое дерево (Ceratonia siliqua), мирта (Myrtus communis), вечнозеленая калина (Viburnum tinus), маслина, вечнозеленый дуб (Quercus ilex), Lonicera etrusca и др. Но, помимо того, здесь дико растет кипарис (Cupressus sempervirens), ареалом дикого произрастания которого является восточная часть Средиземноморской области от Греции до Ирана. В скалах дико растет душистая резеда (Reseda odorata).

[1] Arabis pubescens v. longisiliqua, Iberis semperflorens, Marrubium Aschersonii и др.
[2] Haplophyllum Buxbaumii, Coronilla emeroides, Prosopis Stephaniana, Cyclamen persicum, Anabasis aphylla и др.

Согласно данным Энглера (Engler, 10), 24 западносредиземноморских вида достигают в Киренаике своей восточной границы распространения, а 31 восточносредиземноморский вид — своего западного предела.

Киренаика имеет несколько видов, общих только с Сицилией, как Lloydia trinervia, другие виды являются общими для нее и Греции или Крита, или М. Азии. Интересен разрыв ареала Erica sicula, помимо Киренаики, растущей в западной части Сицилии и на Кипре.

К югу от 31° начинается уже ковыльная степь с Stipa tenacissima и Artemisia herba alba, которая переходит уже к югу и востоку в Ливийскую пустыню.

Лежащая между Киренаикой и Египтом узкая полоса возвышенной береговой зоны, известная в древности под названием Мармарики, имеет также типично средиземноморскую флору. Правда, маквис здесь уже не образуется, но в расщелинах скал, опоясывающих морское побережье 150-метровой стеной, растут многочисленные средиземноморские кустарники, в том числе Euphorbia dendroides и Rhamnus oleoides. Бо́льшая часть многолетников относится к средиземноморским видам. Здесь предел распространения ряда средиземноморских видов на запад, других же — на восток.

Египет

Чтобы, наконец, закончить наше рассмотрение флоры Средиземноморской области остается остановиться еще на самой восточной оконечности С. Африки — Египте.

Начиная с 1761 г., когда Форскэлем (Forskål) было начато изучение флоры Египта, и появления капитальных работ Ашерсона (Ascherson) и Швейнфурт (Schweinfurth), опубликованных в 1867 и 1887 гг., флора Египта изучалась многочисленными ботаниками и может считаться хорошо исследованной. Общее число ее видов, согласно «Флоре Египта» Мушлера (Muschler, 12), равняется 1503.

Египет подразделяют на средиземноморский район, охватывающий побережье Средиземного моря от Мармарики на восток до Эль-Ариш, район дельты Нила, районы пустынь, лежащих по обе стороны Нила, и оазисы Ливийской пустыни. Дельта Нила, как и вообще оба его берега, в течение тысячелетий тщательно возделывались, вследствие чего здесь не только не сохранилось остатков аборигенной флоры, но и количество сорных растений очень незначительно.

Береговая полоса Египта не имеет никаких возвышенностей и видна с моря лишь с расстояния 13—14 миль от берега. В то время как в Марокко и Алжире береговые возвышенности достигают нескольких тысяч метров, снижение их на восток все более и более прогрессирует. В Мармарике береговые скалы имеют всего 150 м высоты, к востоку же от Александрии они совсем исчезают.

Тем не менее в береговой зоне Египта флора, лишенная уже каких-либо деревьев, носит еще средиземноморский характер. По данным Рикли и Рюбеля (Rikli u. Rübel, 28), 23% этой флоры являются общесредиземноморскими, 20.4% — южносредиземноморскими, т. е. североафриканскими, и 36.3% восточносредиземноморскими, 12.4% эндемичными, остальные антропохорами.

Эти цифры ясно указывают на продолжающееся прогрессирование развития восточносредиземноморских ксерофитов, приобретающих в пределах Азии уже господствующее положение. Типично западносредиземноморские элементы здесь уже совершенно исчезают. Эндемичные элементы, носящие черты палеоэндемиков, относящиеся к монотипным или бедным видами родам и секциям, имеют родственные

связи с восточносредиземноморскими элементами. Между тем эндемики, близкие к общесредиземноморским видам, большей частью носят черты неоэндемизма и представляют собой скорее разновидности, а не виды. Можно вместе с Рикли и Рюбелем сказать, что собственно Египет представляет собой кусок Азии, расположенный в Африке.

В пустынном районе Египта, Ливийской пустыне, близ пирамид Гизеса, указанные авторы установили следующие процентные соотношения элементов: общесредиземноморских видов 5.5%, южносредиземноморских 16.7%, восточносредиземноморских 77.8%. Здесь очень наглядно видно сильное по сравнению с предыдущим районом убывание общесредиземноморских и общих североафриканских форм и громадное возрастание восточносредиземноморских ксерофитов. Ареалы последних на восток доходят до Аравии и Месопотамии, часто до Ирана, Средней Азии и Белуджистана и даже до северо-западной Индии. От типично средиземноморской флоры здесь остаются уже лишь следы.

Этот процесс ксерофитизации флоры в восточной части С. Африки становится особенно наглядным, если сравнить приведенные процентные соотношения для Ливийской пустыни с таковыми же для пустыни Туниса. Здесь авторы устанавливают наличие 20.5% общесредиземноморских, 30.8% южносредиземноморских, всего лишь 24.3% восточносредиземноморских и 21.8% эндемичных элементов. Эти соотношения становятся понятными, если сопоставить их с убыванием влажности климата с запада на восток: в Алжире годовое количество осадков в среднем составляет 765 мм, а в Триполитании (Benghasi) — 274 мм, в Александрии — 220 мм, а в Каире — уже лишь 32 мм.

Сахара

Пустынная зона средиземноморской С. Африки, называемая Северной Сахарой, переходит в Центральную Сахару, представляющую собой промежуточное звено между средиземноморской и тропической областью. Этот переходный характер прекрасно показан Дильсом (Diels, 17) в его анализе флоры Центральной Сахары. Общее количество ее видов исчислено им около 300. Эта бедность флоры объясняется исключительной сухостью климата. Периодически выпадающие осадки здесь уже отсутствуют, и произрастание растений, в отношении влажности, обусловливается уже не климатическими, а эдафическими факторами: степень влажности почвы определяет произрастание растений.

Этот характер флоры явился причиной и незначительности видообразовательных процессов, следствием чего является бедность родов видами. По данным Дильса, соотношение числа видов к числу родов равно 291 : 225, т. е. на 1 род в среднем приходится всего 1.29 вида.

Если принять общее число видов Центральной Сахары за 300, то их взаимоотношения с окружающими флорами выразятся в следующем: общих с Марокко имеется 121 вид, или 40% (вероятно, больше), с Алжиром — 152, или 51%, с Тунисом 157, или 52%, с Триполитанией 117, или 39%, с алжирской северной Сахарой 130, или 43% (вероятно, больше), с северным Египтом 180, или 67%, с Ираном 106, или 35%, только с северной Сахарой и Феццаном 20, или 7%, эндемичных 23, или 8%.

Из числа этих неэндемичных видов меньшая часть на восток доходит только до Туниса и Киренаики, но отсутствует в Египте и Аравии.[1] Эти виды могут быть отнесены к средиземноморскому элементу. Многие из них растут в Ю. Европе и З. Азии.

[1] Ephedra fragilis и altissima, Osyris alba, Hypericum suberosum, Nerium oleander, Convolvulus supinus, Teucrium polium, Linaria fruticosa и др.

Значительно многочисленнее другая группа видов, ареал которых только начинается в Тунисе и Триполитании и идет отсюда на запад и восток.[1] Бóльшая часть этих видов достигает морского побережья лишь в Египте и Аравии; их ареалы могут быть прослежены в Азии до Ирана и северо-западной Индии и до тропической Африки, или же до Азии они не доходят, распространяясь в пределы только тропической Африки. Ряд видов отсутствует в Нижнем Египте и З. Азии, но ареалы их охватывают область южной части Нила и Судан.

Третью группу видов образуют растения, распространенные главным образом в тропической Африке и достигающие в Центральной Сахаре, примерно на 27° с. ш., северного предела своего распространения.[2] Этот элемент может быть противопоставлен средиземноморскому и обозначен как суданский. Это уже палеотропический элемент, характеризующий африкано-индийскую пустынную область.

Соответственно этим флористическим элементам и эндемичные виды имеют родственные связи частью с средиземноморской, частью с тропической флорами. К первым относится, например, Myrtus Nivellii, близкий (Diels, l. c.) к обыкновенной мирте (M. communis), Olea Laperrini, имеющая ближайшего родича в виде маслины (O. oleaster). Совершенно другое происхождение имеет представитель второй группы — Ficus teloukat, очень близкий к тропическо-африканским видам F. salicifolia и F. lutea.

В то время как ареалы видов суданского элемента и тропических эндемиков непрерывны, ареалы средиземноморских видов, приуроченные к возвышенностям, оторваны от остальной части ареала родов, к которым они относятся. Это указывает на большую древность последних элементов.

Упомянутый разрыв ареалов свидетельствует о том, что во время распространения их исходных видов пустыни в областях современной северной Сахары не существовало или она не имела такого протяжения в ширину, как в настоящее время, и их современные местонахождения являются реликтовыми. Тропические же элементы, очевидно, и сейчас продолжают распространяться в пределы пустыни.

В настоящее время в эти выводы Дильса, согласно новейшим данным (Maire, 40), надо внести некоторые изменения. Согласно выполненному Мэром анализу флоры Центральной Сахары, состоящей из 481 вида, наиболее многочисленной является сахаро-синдская группа, включающая 40.75% видов. За ней идут: средиземноморская—28.05%, затем тропическая, включая и судано-деканские элементы, — 17.29%, космополиты — 7.55% и эндемики — 6.34%. Если взять виды, приуроченные только к горным возвышенностям (общее число 207), то эти соотношения останутся примерно теми же, но лишь сильно возрастет средиземноморская группа (34.95%), снизится тропическая группа (10.17%) и несколько увеличится число эндемиков (8.4%). На основании этих данных Мэр приходит к заключению, что вывод Дильса о большей древности средиземноморского элемента не верен. В третичном периоде флора Центральной Сахары носила не средиземноморский характер, а, как указывают палеоботанические данные, тропический характер. Тропический состав флоры определялся наличием гигрофитного судано-деканского элемента и ксерофитного — сахаро-синдского. Чередование смен сухого и плювиального климатов в четвертичном периоде имело следствием проникновение в пределы Сахары, в особенности на ее возвышенности, западносредиземноморских и ирано-

[1] Marsilia aegyptiaca, Panicum turgidum, Calligonum comosum, Acacia tortilis, Lotononis lotoides, Calotropis procera и др.

[2] Andropogon foveolatus и A. densiflorus, Tragus decipiens, Boerhavia diandra, Cleome brachycarpa, Acacia albida, Cucumis prophetarum и C. metuliferus и др.

туранских элементов и частичное вымирание третичной флоры. Тем не менее тропические элементы, в том числе и судано-деканские, никогда не исчезали из Сахары, чем и объясняется существование сейчас связанности их ареалов. Помимо того, вопреки утверждению Дильса, в последнее время установлено наличие нескольких эндемиков тропического происхождения.

Преобладание в настоящее время средиземноморского элемента является результатом благоприятствующих ему условий климата, начавшихся с момента прекращения последнего плювиального периода.

Таким образом, можно притти к выводу, что главная масса видов Центральной Сахары представляет собой африкано-западноазиатскую пустынную флору с сильным преобладанием восточных компонентов.

Как мы видели (см. гл. II), в первой половине третичного периода значительная часть С. Африки, в том числе и Сахара, была покрыта водами моря, из которого могли выступать в виде островов отдельные вершины. Влажные условия климата давали возможность произрастания тропической и субтропической флорам на оставшейся непокрытой морем суше. Засушливые условия начинают устанавливаться с миоцена. Но, согласно палеоклиматическим данным, ни в миоцене, ни в плиоцене в Сахаре не устанавливались постоянные пустынные условия климата.

Ряд перерывов, в том числе плювиальные эпохи, нарушали непрерывность пустынного характера климата. Допустить, что элементы флоры Сахары возникли в четвертичном периоде, после плювиального времени, нет никакого основания, так как нельзя допустить, чтобы за последующий короткий промежуток времени могли возникнуть эндемичные элементы Сахары, являющиеся во многих случаях систематически изолированными, относящимися часто к монотипным родам. Очевидно, что в дочетвертичное время, если и не на всем протяжении современной пустынной зоны, то в отдельных ее частях или вне ее, существовали уже в третичном периоде очаги ксерофитной флоры, давшей впоследствии те элементы, которые заселили в дальнейшем Сахару.

Этому вопросу посвящена интересная статья Гагена (Hagen, 14), считающего, что элементы пустынной флоры северного полушария имеют троякое происхождение. Часть из них возникла южнее в пределах современной тропической зоны, в особенности в Судане и Абиссинии, откуда распространилась на север. Помимо многочисленных представителей флоры саванн, которые начали позже проникать в Сахару и продолжают проникать и в настоящее время, имеется ряд эндемичных видов более древнего характера.[1]

Вторая группа элементов происходит из состава флоры тропической Азии, представители которой при миграции на запад видоизменились, приобретя характер ксерофитов.[2]

Третью группу образуют средиземноморские ксерофиты, которые можно подразделить на восточные и западные. Первые проникли в западную часть Средиземноморской области, в том числе и в С. Африку[3]

[1] Например, подсемейство Neuradoideae (Rosaceae) представлено в пустынной зоне от Сахары до северо-западной Индии монотипным родом Neurada, второй же род этого же подсемейства — Grielum — растет в Ю. Африке; Caylusea canescens растет в Сахаре, Нубии, Аравии, Иране и северо-западной Индии, тогда как близкий ему вид C. abyssinica растет в Абиссинии, Сомали и Британской В. Африке; Randonia представлена в западной Сахаре видом R. africana, а в Сомали — R. somalensis.

[2] Например, Cocculus pendulus (Diels, 10) Сахара; Calotropis procera — от Индии через всю Переднюю Азию до Сенегамбии и о-вов Зеленого мыса.

[3] Например, Reaumuria имеет 11 видов в Средней и Центральной Азии, в Палестине же, Аравии и Египте она представлена видом R. hirtella; Calligonum представлен 19 видами в Средней и Западной Азии (заходит также в Монголию и южную европейскую часть СССР, имея один вид C. comosum, распространенный в южном Иране, Сирии, Аравии и восточной Сахаре).

из Средней и Передней Азии. Наоборот, вторые могли возникнуть лишь на западе, откуда часть из них распространилась в пределы Азии.

Очаги возникновения пустынной флоры находились в самой С. Африке, например, Южный Атлас,[1] на Пиренейском п-ове — Испанская Мезета. Береговая полоса Средиземного моря явилась, несомненно, также очагом возникновения средиземноморских ксерофитов.

В плювиальное время в четвертичном периоде в результате перемещения климатической зональности, с установлением в С. Африке влажных условий климата элементы средиземноморского маквиса проникли далеко на юг. Об этом говорит, например, нахождение в ископаемом состоянии листьев каменного дуба (Quercus ilex) в центре Ливийской пустыни (Kharga) в четвертичных отложениях (Hume et Craig, 11). Об этом говорят и недавно найденные в Ливийской пустыне русла высохших рек и даже остатки поселений человека там, где сейчас из-за отсутствия воды пустыня необитаема не только для человека, но и для животных и растений.

В это время бо́льшая часть ксерофитных элементов погибла, за исключением отступивших к югу или сохранившихся в изолированных местах. С восстановлением засушливых условий климата часть этих реликтовых элементов и многочисленные новые пришельцы восстановили пустынную флору Сахары.

На этом мы замкнули круг рассмотрения отдельных флор Средиземноморской области и можем, наконец, перейти к итогам полученных данных.

Итоги изучения

Подводя некоторые итоги громадной литературе, посвященной истории флоры Средиземноморской области, дать синтез которой мы пытались на предшествующих страницах, можно сделать нижеследующие выводы. Средиземноморская область представляет собой не искусственно сконструированную, а естественную флористическую область. Но в то же время она не всегда имела ту же конфигурацию, те же климатические условия и ту же флору, что и сейчас. Флора ее на всем протяжении обнаруживает черты общего происхождения и эволюции. Эта последняя может быть сведена к следующим основным моментам.

Палеоботанические данные свидетельствуют о том, что в палеогене флора стран, окружавших тогдашний бассейн Средиземного моря, в том числе не только Южной, но и Средней Европы, имела почти на всем своем протяжении гигрофитный, тропический и субтропический тип. Многие из ее видов в современной Средиземноморской области уже не растут, но часть из них дошла до настоящего времени и образует наиболее характерные элементы этой флоры, более или менее широко распространенные в области или же занимающие ограниченные, явно реликтовые ареалы.

Эта флора была представлена не только вечнозелеными видами, но и видами с опадающей листвой. Этими видами с опадающей листвой тропического происхождения, входящими с третичного периода в состав флоры Средиземноморской области, являются, например, гранат (Punica granatum), инжир (Ficus carica), авраамово дерево (Vitex agnus castus), виды Pistacia и др.

Но помимо них, также уже с палеогена, после того как началось поднятие альпийской горной системы, в составе средиземноморской

[1] Эндемичные виды западной части Сахары: Limoniastrum Guyonianum и L. Feei, кустарниковый монотипный род Henophyton deserti, Ammodaucus leucotrichus, систематически изолированная Warionia saharae и др.

флоры имелись многочисленные представители листопадной флоры восточноазиатского происхождения, хотя и имевшие первоначально подчиненное значение. Два основных элемента горной флоры Средиземноморской области в то время должны были быть образованы, во-первых, выходцами самой средиземноморской флоры, видоизменившимися при подъеме в горы, и, во-вторых, этими листопадными элементами, мигрировавшими сюда по горным хребтам. Хотя в это время они уже произрастали в современной арктической зоне, но проникнуть с севера на юг они в палеогене еще не могли: их отделяли зоны тропической и субтропической флор, моря, а впоследствии и горные хребты.

С миоцена начавшееся охлаждение и повышение сухости климата вызвали стягивание всей этой флоры к югу, а вместе с тем и обеднение неогеновой флоры самой Средиземноморской области. Тем не менее ряд элементов этой флоры, преемственно существующих до настоящего времени, свидетельствует об аутохтонном развитии основного ее ядра.

Вместе с тем снижение поясов обитания древней средиземноморской флоры дало возможность восточноазиатским ее элементам дальнейшего развития и распространения. Они занимали пояса или места, оставляемые субтропической флорой, и в некоторых районах Средиземноморской области спустились до самого побережья моря. Только вечнозеленый подлесок и травянистые виды остались свидетелями прежнего тропического характера этих лесов.

В результате осушения Тетиса в ареале этих лесных элементов образовался разрыв в области Средней Азии. Таковы, например, ареалы: бука (Fagus orientalis), представленного близкими видами в Китае и Японии, горной сосны (Pinus peuce) из Албании, Македонии и Болгарии, близкой к P. excelsa с Гималаев, P. nigra и всех ее подвидов, близких к восточноазиатской P. Thunbergii, Picea omorika из Боснии и Черногории (близка к найденным в олигоценовых отложениях С. Европы Picea Engleri и P. moricoides), родственной P. jezoensis и другим из С.-В. Азии и P. sitchensis из С. Америки и др. (Markgraf, 34).

Регрессия моря, превратившая северную часть побережья Средиземного моря, представлявшую раньше архипелаг островов, в сплошную сушу; распадение тирренского материка на группы островов; присоединение к Европе южной части Пиренейского п-ова и южной Италии, представлявших собой до этого полуострова Африки; осушение Тетиса в пределах Азии; дальнейшее поднятие горных хребтов — все это привело к усилению существовавшей, несомненно, уже в палеогене дифференциации отдельных районов Средиземноморской области. Дифференциация выразилась в основном в ксерофитизации флоры, все усиливавшейся по направлению к восточной оконечности области. Это привело к установлению более резкой разницы между западной и восточной ее частями и изоляции, не территориальной, а скорее экологической, ряда районов в пределах области, что явилось причиной возникновения в каждом из них эндемичных элементов.

Эти изменения, а также охлаждение климата во время плювиальных эпох привели к сильному обеднению флоры Средиземноморской области: лишь часть ее вымиравших элементов сохранилась в отдельных, реликтовых местообитаниях. Таким образом, помимо того, что вся область в целом и отдельные ее районы явились убежищем для третичной флоры Европы, откуда в межледниковое и послеледниковое время происходило распространение видов на север, внутри ее имелись также реликтовые очаги древних третичных элементов.

Последние, как это показал Фукс (Fuchs, 77), приурочены к известнякам, с которыми связана большая сухость и теплоемкость почв. На холодных же почвах расположились умеренные элементы, спустившиеся с горных склонов.

Но в составе этого аутохтонного ядра флоры имелись уже, также, повидимому, с палеогена, элементы, возникшие в пределах самой области. В отличие от вымиравших тропических гигрофитов, они получили возможность интенсивного развития и распространения; этими видами явились ксерофиты. Морские побережья и отдельные засушли-

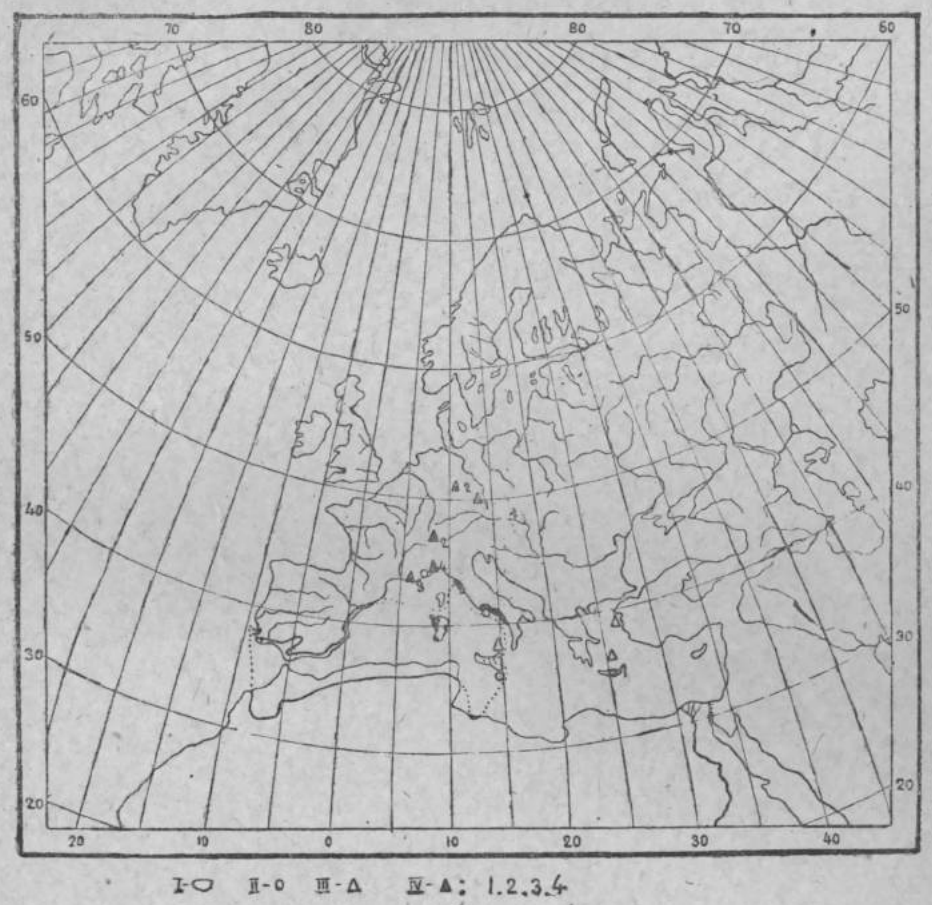


Рис. 16. Ареал распространения пальмы Chamaerops humilis: *I* — современный ареал; *II* — местонахождение экземпляров, вымерших в историческое время; *III* — ископаемые местонахождения; *IV* — предполагаемые ископаемые предшественники Ch. humilis: *1* — Ch. kutschlinica, *2* — Ch. helvetica, *3* — Ch. celasensis, *4* — Ch. ligustica (Béguinot, 1938)

вые районы были теми центрами, где уже в третичном периоде начали создаваться ряды ксерофитных видов. Несомненно, что и ряд тропических видов эволюционировал в сторону приобретения ксерофитных черт. Так, например, лавр (Laurus canariensis), в третичном периоде широко распространенный в Средиземноморской области, сейчас сохранился лишь на Канарских о-вах и в западной влажной части Пиренейского п-ова, в большинстве же других районов этой области он сейчас представлен более ксерофитным видом — L. nobilis. Ксерофитная карликовая пальма (Chamaerops humilis), имеющая реликтовый разорванный ареал, очень близка к более гигрофитным видам рода Trachycarpus из В. Азии и Гималаев.

Многие из этих древних ксерофитных элементов имеют викарных

или близких представителей в Ю. Африке, происшедших, очевидно, от тех же исходных тропических типов. Так, третичный ксерофитный вид Callitris quadrivalvis, имеющий сейчас разорванный ареал в С.-З. Африке, в южной Испании и на Мальте, представлен в Австралии и имеет близкого родича в лице рода Widdringtonia в Ю. Африке.

Это объяснение общности ксерофитных элементов Средиземноморской области и Ю. Африки в результате происхождения из одних и тех же исходных тропических типов, данное Энглером, Крист (Christ, 95) хотел видоизменить. Крист считал, что эти флоры и сейчас связаны рядом элементов пустынной флоры, как бы опоясывающих Африку. Действительно, в Восточной и Западной тропической Африке мы имеем связующие местонахождения тех же или близких им видов. Вследствие этого он высказал предположение, что некогда вся Африка от Капской области до ее Средиземноморской части имела ксерофитную флору. Считая, что эта флора представляет единое целое, Крист обозначил ее как «древнеафриканскую» в отличие от современной флоры саванн, имеющей другое, более позднее происхождение. Гигрофитная же флора тропической Африки, по его мнению, возникла позже, являясь вторичной флорой Африки. Но уже Марлот, в работе, посвященной капской флоре, к которой мы позже вернемся, показал, что в состав этой «древнеафриканской» флоры Криста входят элементы различного происхождения. Помимо этого, нет никаких данных, которые говорили бы о существовании некогда во всей Африке условий, благоприятствовавших существованию этой древнеафриканской ксерофитной флоры. Ксерофитные элементы Африки являются, несомненно, древними, но объяснить существование их в современной тропической зоне можно, лишь допустив перемещение климатической зональности, в частности, пустынной зоны в Африке, остатками флоры которой эти виды и являются.

Это же смещение тропической зоны к югу явилось причиной изменения климатических условий Средиземноморской области, которые, утратив свои черты влажных тропиков, приобрели современный, так называемый средиземноморский характер. Как бы отзвуками этих прежних климатических условий являются немногие районы, как португальское побережье Атлантического океана, побережье Черного моря в Болгарии, М. Азии и западное Закавказье.

Но помимо этих изменений и перемещений элементов флоры в недрах самой Средиземноморской области, в ее состав проникли, помимо указанных восточноазиатских, еще и другие миграционные элементы. К числу последних относятся северные виды, получившие возможность достичь Средиземноморской области и в ней закрепиться в течение ледникового периода. Также листопадные и вообще умеренные элементы к концу третичного и в особенности в четвертичном периоде получили возможность распространяться на юг. В это же время и арктические виды, как Dryas octopetala, проникли на вершины средиземноморских горных хребтов вплоть до Пиренеев, но уже не достигли Сиерра-Невады.

Если в плювиальные эпохи, соответствовавшие наступанию ледника на севере, климат Средиземноморской области становился более влажным и холодным, благоприятствуя этим мигрантам с севера, то в межледниковые эпохи и в послеледниковое время климат опять становился жарким и более сухим. Это способствовало возвращению этих северных видов на свои прежние местообитания, а вместе с ними на север проникали и многочисленные средиземноморские элементы. Новая волна холода вызывала гибель и отступание их обратно в пределы Средиземноморской области. Тем не менее на юге Средней Европы сохранились целые колонии средиземноморских реликтов, представляющие собой средиземноморских мигрантов по всей вероятности, переживших последующие периоды охлаждения климата.

Такой реликтовой колонией, весьма вероятно, являются так называемые «лузитанские» элементы (Arbutus unedo, Erica mediterranea и др.) во флоре южной Ирландии (Weiss, 35), на которых мы еще подробно остановимся

Такие же средиземноморские мигранты имеются и в центральной Франции, одним из путей проникновения которых была долина Роны. Флора долины Рейна и далее на восток до Майнца включает также ряд средиземноморских элементов. В различных районах Швейцарии имеются такие средиземноморские реликты, например, растущие на берегах Женевского озера — по долине Роны (Christ, 83), а в верхней ее части, как показал Шода (Chodat, 23), проникшие непосредственно через горы с южного склона Альп, по горным переходам. Этим же путем проникли через Тирольские Альпы средиземноморские элементы до южной Германии и Австрии.

Горват (Horvat, 29) показал в северной Кроатии и единично в Словении наличие третичных реликтов средиземноморской флоры, переживших здесь ледниковый период. В противоположность этому паннонские и понтические элементы представляют собой уже послеледниковых мигрантов, проникших далеко в пределы Ю.-В. Европы.

Эти выводы могут быть подкреплены данными монографического исследования ряда родов, из числа которых в качестве примеров приведем нижеследующие. Примером ксерофитного рода, имеющего центр своего происхождения в западной части Средиземноморской области, может служить род Cistus, которому посвящены две монографии: Гроссера (Grosser, 03) и Дансеро (Dansereau, 39). Макаронезия имеет два эндемичных вида — C. symphitifolius и C. osbekiaefolius (секция Macrostylia), растущих в горах на высоте 500—1 400 м и входящих в состав лесов из Pinus canariensis.

В составе остальных секций большее число видов имеет западносредиземноморско-тирренский ареал. Наиболее широко распространен C. salviifolius, растущий от Пиренейского п-ова и Марокко до Кавказа, М. Азии и Сирии включительно. Другими, заходящими в восточную часть Средиземноморской области видами является еще C. monspeliensis — от Макаронезии до Греческого архипелага и Кипра (в М. Азии уже отсутствует) и C. laurifolius, растущий от Марокко (в Алжире его уже нет) и Пиренейского п-ова (с пропуском в центральной, лигуро-тирренской части области) до М. Азии (Киликии). В различных районах этого ареала рода Cistus должны быть выделены эндемичные виды или подвиды.

Главным центром разнообразия рода Cistus является южная часть Пиренейского п-ова и Марокко, где из 17 установленных Дансеро видов имеется 14. В непосредственной близости, в Макаронезии, растут указанные выше два наиболее примитивных, длинностолбчатых вида Cistus, образующих отдельную секцию Macrostylia. Виды Cistus образуют характерные биоценозы, в особенности в западной части области, на Пиренейском п-ове, где размеры зарослей C. ladaniferus и C. monspeliensis определяются квадратными километрами. Все это служит достаточным доказательством нахождения первичного центра этого ареала в западной части Средиземноморской области.

Обратным примером безусловного восточносредиземноморского происхождения может служить род Acantholimon (Bunge, 72). Этот род, во времена Бунге включавший 83 вида, распространен в относительно узкой зоне, лежащей между 28° и 43° с. ш. и 42° и 95° в. д. Его ареал тянется на севере от западного Тибета до восточной Гре-

ции и от Закавказья и Тянь-шаня до Сирии, северного Ирана и Белуджистана — на юге. Виды Acantholimon в экологическом отношении представляют собой выраженных ксерофитов, растущих на сухих, каменистых почвах, на южных горных склонах, открытых действию солнца, бездождных, подверженных резким температурным колебаниям. Вследствие этого паренхимные ткани в них очень слабо развиты, и все растение имеет сухой, ксерофитный габитус.

Виды с листьями, превращенными в шипы, растут в наиболее сухой и жаркой части ареала, начиная от Кабула, в Белуджистане и Афганистане, в особенности же в южном и среднем Иране на окраинах солончаковых пустынь. Только два вида переходят 65° в. д. к во-



Рис. 17. Ареалы: *1* — Halogeton sativus и *2* — H. glomeratus (М. Ильин, 1937)

стоку в пределах северо-западного Ирана. Многие из видов этой группы имеют дву-, многоцветковые колоски соцветия. Они образуют переход к видам с постоянно многоцветковым колоском и наличием листьев, распространенным преимущественно в северо-восточной части ареала от Тянь-шаня и Тибета до западного Ирана. Эти виды, в особенности иранские, отличаются крупными прицветными листьями и крупными розово-красными чашелистиками.

По направлению на запад распространены виды с одним цветком в колоске, причем, чем дальше на запад и север, тем они становятся все более и более невзрачными. Западному Ирану, Курдистану и Армении присущи виды с красиво окрашенной чашечкой и многоцветковыми удлиненными колосками; в центре М. Азии колоски еще многоцветковые, но чашечки уже не окрашены, а на крайнем западе и севере ареала колоски одноцветковые, чашечки почти сидячие, и растения имеют совершенно невзрачный вид.

Бунге считает наиболее примитивным и приближающимся к исходному типу видом A. diapensioides. Это самый низкорослый из всех видов, имеющий наиболее короткие листья; соцветие его большей частью состоит из одного цветка. Растет этот вид высоко в горах, севернее Кабула и в Тянь-шане. Из этого центра происхождения Acantholimon незначительно распространился к северу, где дал вид A. alatavicum, а также и на восток, где крайним его представителем является A. lycopodioides. Дальнейшему распространению в этом направлении препятствовало большое количество осадков на южном склоне Гималаев. Наоборот, на запад условия обитания делались все более благоприятными, вследствие чего в Иране возник вторичный центр ареала с наибольшим средоточием разнообразия форм, вновь убывающего по направлению к западной, более влажной окраине ареала.

Помимо того, ряд родов, например, многие роды семейства Chenopodiaceae, Carthamus и др., хотя и имеют современный центр многообразия видов в восточной части Средиземноморской области, но представлены в ее западной части, где первоначально и мог находиться центр происхождения их ареала.

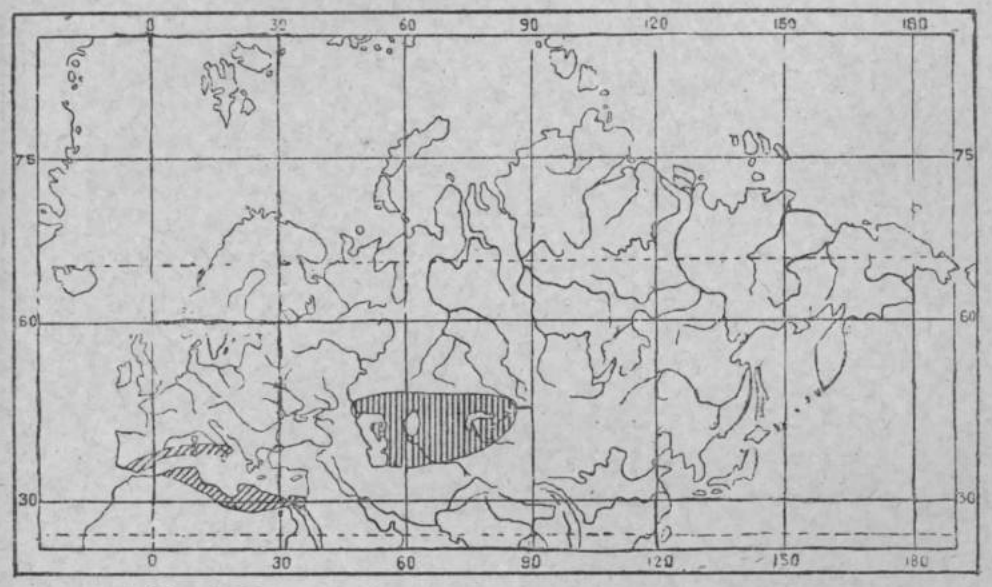


Рис. 18. Ареалы: *1* — Halopeplis amplexicaulis и *2* — H. pygmaea (М. Ильин, 1937)

Согласно любезно предоставленным мне С. А. Шостаковским очень интересным данным его монографического изучения рода Carthamus, последний представлен тремя географически хорошо отграниченными секциями: Onobroma, занимающей восточную часть ареала, — от западной Индии до М. Азии включительно, в том числе Афганистан, Среднюю Азию, Сирию, Месопотамию, Иран и Кавказ; Kentrophyllum с двумя подсекциями в центральной части ареала рода: одной — на Балканском п-ове и островах Греческого архипелага, частично в М. Азии, второй — в Сирии, Палестине, Аравии, на побережье Красного моря и в Египте; третья секция — Thamnacantha — приурочена к западной части ареала рода — в южной Испании и С. Африке, от Марокко до Египта.

Автор считает, что эти три секции представляют собой три ветви развития и распространения исходного типа, давшего начало не только роду Carthamus, но, вероятно, также наиболее к нему близкому роду Carduncellus, а также и роду Centaurea (s. l.). Первый из них распространен от Канарских о-вов до М. Азии. Род Carthamus имеет несомненно третичное, вернее всего, палеогеновое, происхождение. Весьма вероятно, что западная часть Средиземноморской области, включая и С. Африку, была центром происхождения рода.

В качестве примеров гигрофитных родов можно взять род Verbascum, которому в последнее время посвящено Мурбеком (Murbeck, 39) специальное исследование, являющееся ботанико-географическими выводами из его монографии этого рода. Последний включает 263 вида, ареалы которых можно разбить на ряд концентрически расположенных зон с постепенно убывающим от центра количеством видов. В то время как в центральной зоне — на Балканском п-ове, в М. Азии, Крыму, на Кавказе, в части Ирана, в Сирии и Месопотамии растет 233 вида, или 89%, в самой внешней зоне имеется всего 1—2 вида.

Тем не менее автор не считает этот центральный район центром происхождения рода. Он приходит к выводу, что род возник к западу и югу от этого района современного сосредоточия видов: преимуще-

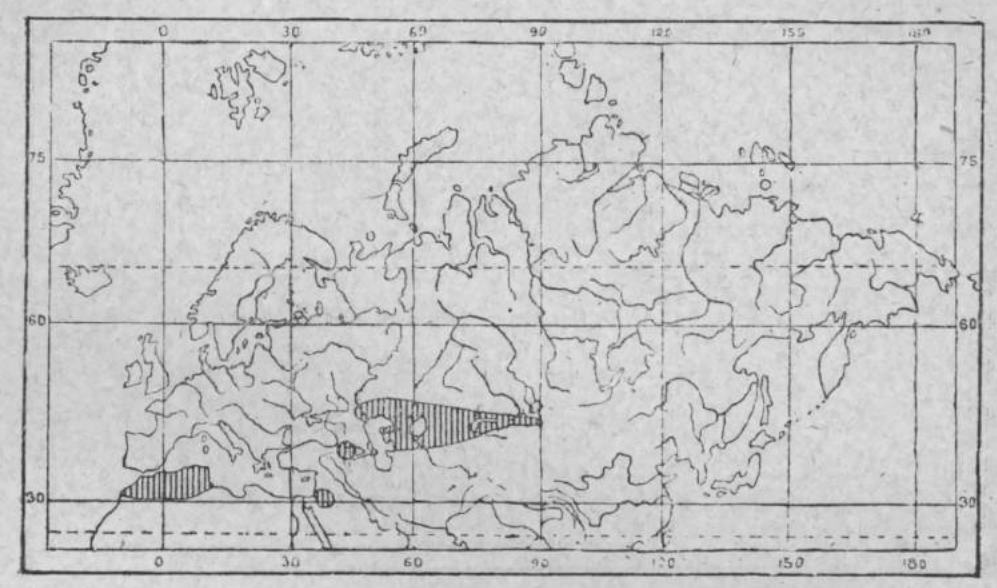


Рис. 19. Ареал Anabasis aphylla (М. Ильин, 1937)

ственно в западной и южной части Средиземноморской области. Из этого первичного центра в результате увеличивающейся сухости климата произошло перемещение рода к северу с последующим интенсивным видообразованием, приведшим к возникновению вторичного центра. Число этих примеров можно было бы увеличить во много раз, но и приведенные дают ясное представление о единстве развития флоры на территории, объединяемой Средиземноморской областью. И вследствие этого все работы, посвященные ботанической географии отдельных ее частей, только тогда будут отвечать фактическому положению вещей, когда автор будет опираться на общую картину эволюции средиземноморской флоры в ее целом.

ЛИТЕРАТУРА

Альбов Н. Два новых рода для флоры Кавказа (Rhamphicarpa и Dioscorea). Acta Horti Petrop., XII, 1892—93.

Бонч-Осмоловский Г. А. Крымский палеолит. Бюлл. Комисс. по изучению четвертичного периода, № 1, 1929.

Бонч-Осмоловский Г. А. Итоги изучения крымского палеолита. Труды II международной конференции по изучению четвертичного периода Европы, V, 1934.

Борщов И. Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края. Зап. Имп. Акад. Наук, СПб, VII, прил. № 1, 1865.

Бутаев Д. Б. Леса нагорного Дагестана и Betula Raddeana Trautv. в них. Тр. Юрьевского бот. сада.

Буш Е. А. Западная граница Betula Raddeana на Кавказе. Тр. Бот. музея Акад. Наук, XII, 1914.

Буш Е. А. О некоторых реликтовых растениях Балкарии. Тр. Бот. музея Акад. Наук СССР, XXV, 1932.

Буш Н. А. Описание и главные результаты третьего путешествия по северо-западному Кавказу. Изв. Русск. геогр. общ., т. 36, 1900.

Буш Н. А. О ботанико-географических исследованиях Кубанской области. Изв. Русск. геогр. общ., т. 45, 1909.

Буш Н. А. К истории растительности Балкарии. Тр. Бот. музея Акад. Наук СССР, 23, 1931.

Буш Н. А. Ботанико-географический очерк Европейской части СССР и Кавказа. М.-Л., 1936.

Вавилов Н. И. и Букинич Д. Д. Земледельческий Афганистан. Прил. 33 к Тр. по прикл. бот. Л., 1929.

Варданянц Л. А. Метеорологический фактор в развитии оледенения. Изв. Гос. геогр. общ., т. 67, в. 1, 1935.

Введенский А. И. Реферат работы Павлова и Липшиц «Эскиз флористических элементов Сырдарьинского Каратау». Бюлл. Среднеаз. унив., в. 21, 1935.

Воронов Ю. Н. Материалы к флоре северо-западной Черкессии. Изв. Кавк. отд. Русск. геогр. общ., XXV, № 2—3, 1917.

Воронов Ю. Н. Итоги изучения флоры Абхазии за 100 лет. Изв. Абх. научн. общ., в. 1, 1924.

Вульф Е. В. Крымско-кавказские виды рода Veronica и значение их для истории флоры Кавказа. Тр. Тифл. бот. сада, XV, 1914.

Вульф Е. В. Новые для флоры Кавказского края виды родов Verbascum и Celsia. Изв. Кавк. музея, VIII, 1917.

Вульф Е. В. Происхождение флоры Крыма. Зап. Крымск. общ. естеств., IX, 1926.

Вульф Е. В. Крымско-кавказские Scrophulariaceae. III. Род Celsia. Тр. Крымск. исслед. инст., I, 1928.

Вульф Е. В. Керченский полуостров и его растительность в связи с вопросами о происхождении флоры Крыма. Зап. Крымск. общ. естеств., XI, 1929.

Вульф Е. В. Палеолит Крыма. Природа, № 2, 1930.

Вульф Е. В. Материалы для истории флоры Крыма. Сб. Президенту Акад. Наук СССР В. Л. Комарову, М.-Л., 1939.

Гаммерман А. Ф. Результаты изучения четвертичной флоры по остаткам древесного угля. Тр. II Междунар. конф. по изучению четвертичного периода Европы, V, 1934.

Герасимов И. П. Основные черты развития современной поверхности Турана. Тр. Инст. географии Акад. Наук СССР, в. 25, 1937.

Гончаров Н. Ф. и Овчинников П. Н. Основные черты послетретичной истории растительности западного Памиро-Алтая. Сов. ботаника, 1935, № 6.

Горохова З. Н. О географическом распространении некоторых крымско-кавказских видов. Бот. журн. СССР, № 4—5, 1940.

Гризебах А. Растительность земного шара, I, 1874.

Гроссгейм А. А. Типы растительности северной части Нагорного Дагестана. Тифлис, 1925.

Гроссгейм А. А. Материалы для характеристики растительных формаций северо-западной Персии. Дневн. Всес. Съезда ботаников, 1926.

Гроссгейм А. А. Флора Талыша. Тифлис, 1926.

Гроссгейм А. А. Главные очаги растительных реликтов на территории Азербайджана. Изв. Азерб. гос. унив. Баку, VII, 1928.

Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Баку, 1936.

Гроссгейм А. А. Некоторые черты географического распространения однодольных по Кавказу. Сб. Президенту Акад. Наук СССР В. Л. Комарову. М.-Л., 1939.

Гроссгейм А. А. Реликты Восточного Закавказья. Баку, 1940.

Доктуровский В. С. О торфяниках Закавказья. Торфяное дело, № 2, 1931.

Жуковский П. М. Земледельческая Турция. М.-Л., 1933.

Зедельмейер О. М. Распространение торфяных болот и сфагновых мхов на Кавказе. Торфяное дело, № 7, 1927.

Ильин М. М. К происхождению флоры пустынь Средней Азии. Сов. ботаника, № 6, 1937.

Ильин М. М. Новые виды сем. Chenopodiaceae из Нахичеванской АССР. Notulae System. VIII, 1937.

Ильинский А. П. Растительность земного шара. М.-Л., 1937.

Комаров В. Л. Краткий очерк растительности Горного Заравшана. Тр. Петерб. общ. естеств, XIII, 1893.

Коровин Е. П. Новые виды р. Acantholimon из Туркестана. Тр. Туркест. научн. общ., I, 1923.

Коровин Е. П. Род Bunium и его среднеазиатские представители. Бюлл. Среднеаз. гос. унив., № 15, 1927.

Коровин Е. П. Растительность Средней Азии. Москва — Ташкент, 1934.

Коровин Е. П. Типы миграций в растительном мире. Тр. Среднеаз. гос. унив., сер. VIII в., в. 16, 1934.

Коровин Е. П. Очерки по истории развития растительности Средней Азии. 1. Пустыня Бетпак-дала. Бюлл. Среднеаз. гос. унив., в. 20, № 4, 1934.

Коровин Е. П., Радкевич О. Н. и др. Реликты в ксерофитной флоре Средней Азии и задачи их изучения. Проблема реликтов во флоре СССР (тезисы). Изд. Акад. Наук СССР, вып. II, Л. 1938.

Котов М. И. Следы древней пустынной растительности в горах южной части восточного Тянь-шаня. Сов. ботаника, № 3, 1935.

Краснов А. Н. О современной флоре северо-восточного Тянь-шаня и ее отношении к древней растительности Азии. Тр. СПб. общ. ест., 18, 1887.

Краснов А. Н. Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-шаня. Зап. Русск. геогр. общ., 1888.

Краснов А. Н. Нагорная флора Сванетии, в особенности ее группировки в зависимости от современных условий жизни и влияния ледникового периода. Изв. Русск. геогр. общ., т. 27, в. 5, 1891.

Краснов А. Н. История русской флоры. Естеств. и геогр., № 9, 1909.

Краснов А. Н. Начатки третичной флоры юга России. Харьков, 1911.

Крашенинников И. М. Материалы к систематике родов Cancrinia Kar. et Kir., Trichanthemis Rgl. et Schm. и Lepidolopha C. Winkl. Бот. Матер. Герб. Главн. бот. сада (Notulae systematicae H. Petrop.), III, в. 19—21, 1922.

Кречетович В. И. Ледниковые псевдореликты осок во флорах Кавказа и Средней Азии. Материалы для истории флоры и растительности СССР. Сб. I. Изд. Акад. Наук СССР, 1939.

Криштофович А. Н. Новые данные к вопросу о третичной и меловой флоре Арало-Каспийского края и ее отношение к ископаемой флоре Средней Азии. Отчет о работах почв.-бот. отряда Казахст. экспед. Акад. Наук СССР. IV, в. 2, 1930.

Криштофович А. Н. Сарматская флора с р. Крынки. Тр. Геол.-разв. управл., в. 98, 1931.

Криштофович А. Н. (Kryshtofovich A. N.). Contribution to the Mangrove Flora of the Tertiary Period in the Ukraine. Ukrain. Acad. Sci. Memor. Tutkovsky, II, 1931.

Криштофович А. Н. Курс палеоботаники. 2-е изд., Л.-М., 1934.

Криштофович А. Н. Пальмы в третичных отложениях Южного Урала. Природа, № 2, 1935.

Криштофович А. Н. Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии. Сб. памяти Фомина. Изд. Акад. Наук УССР, 1938.

Кудряшев С. Н. Растительность Гузара и пути ее генезиса. Тезисы диссертации. Изд. Ленингр. гос. унив., 1937.

Кудряшев С. Н. Фрагменты монографии рода Otostegia Benth. Ташкент, 1939.

Кузнецов Н. И. Элементы Средиземноморской обл. в Западном Закавказье. Зап. Имп. Русск. геогр. общ., XXIII, № 3, 1891.

Кузнецов Н., Буш Н., Фомин А. Flora caucasica critica. 1900—1916.

Кузнецов Н. И. К систематике кавказских видов рода Omphalodes Moench. Изв. Акад. Наук, СПб., 1908.

Кузнецов Н. И. К вопросу о происхождении нагорно-ксерофитной флоры Кавказа. Систематика рода Rindera Pall. Тр. Бот. музея Акад. Наук, СПб., VII, 1909.

Кузнецов Н. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. Акад. Наук, СПб., 8 сер., т. 24, № 1, 1909.

Кузнецов Н. И. Кавказские виды рода Symphytum (Tourn.) L. и значение их в истории развития флоры Кавказа. Зап. Акад. Наук, СПб., 8 сер., т. 25, № 5, 1910.

Кузнецов Н. И. Нагорный Дагестан и значение его в истории развития флоры Кавказа. СПб., 1910.

Кузнецов Н. И. Род Lycopsis L. и история его развития. Тр. Бот. музея Акад. Наук, СПб., VIII, 1911.

Лесков А. И. Материалы к флоре северо-западного Кавказа. Тр. Бот. музея Акад. Наук СССР, 25, 1932.

Липский В. И. Некоторые особенности растительности Новороссийска. Вестн. естеств., II, 1891.

Липский В. И. От Каспия к Понту. Зап. Киевск. общ. естеств., XII, в. 2, 1893.

Липский В. И. Dioscorea caucasica, Зап. Киевск. общ. естеств., XIII, в. 1, 1892.

Липский В. И. Заметка о флоре Крыма. Зап. Киевск. общ. естеств., XIII, 1894.

Липшиц С. Ю. Растительность Чулакского плато и Джунгарских ворот. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, № 1—2, 1931.

Лукашевич И. Д. Неорганическая жизнь земли. Ч. 3. Строение земли в связи с ее историей. СПб., 1911.

Магакьян А. К. Материалы к характеристике истории и состава флоры и растительности Армянской ССР. Сб. научн. труд. Бот. общ. АрмССР, II, 1939.

Мазарович А. Н. Историческая геология. 3-е изд., М.-Л., 1938.

Малеев В. П. Очерк растительности озера Бебе-сыр. Вестн. Тифл. бот. сада, серия 3, в. 3, 1927.

Малеев В. П. Растительность причерноморских стран Эвксинской провинции Средиземноморья, ее происхождение и связи. Труды Бот. инст. Акад. Наук СССР, сер. III, в. 4, 1940.

Малеев В. П. Пицундская сосновая роща. Тр. Абх. научн. общ., I, в. 2, 1927.

Малеев В. П. Растительность района Новороссийск-Михайловский перевал и ее отношение в Крыму. Зап. Никитск. бот. сада, т. 13, в. 2, 1931.

Малеев В. П. Можжевеловый лес на мысе Мартьян в Южном Крыму. Бот. журн. СССР, т. 18, № 6, 1933.

Малеев В. П. Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы Robur. Бот. журн. СССР, т. 20, № 2, 1935.

Малеев В. П. Флора и растительность Абхазии. Сб. Абхазия, изд. Акад. Наук СССР, 1936.

Малеев В. П. О произрастании каштана (Castanea sativa Mill.) на Сев. Кавказе. Изв. Гос. геогр. общ., № 1, 1938.

Малеев В. П. О происхождении грушевых лесов северо-западного Кавказа. Сов. ботаника, № 2, 1939.

Малеев В. П. О распространении колхидских элементов на северном склоне Западного Кавказа. Изв. Гос. геогр. общ., № 6, 1939.

Малеев В. П. О следах ксеротермического периода на северо-западном Кавказе. Сов. ботаника, № 4, 1939.

Малеев В. П. Основные этапы истории растительности Колхиды. Тр. Бот. инст. Акад. Наук СССР, 1940.

Малеев В. П. Основные этапы истории растительности Средиземноморья в четвертичный период. Изв. Всес. геогр. общ., № 2, 1940.

Малеев В. П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа. Материалы для истории флоры и растительности СССР. Сб. I. Изд. Акад. Наук СССР, 1940.

Медведев Я. С. Об областях растительности на Кавказе. Вестн. Тифл. бот. сада, в. 8, 1907.

Медведев Я. С. Растительность Кавказа. Тифлис, I, 1915.

Мушинский Я. Я. Cytinus — представитель сем. Rafflesiaceae на Кавказе. Вестн. Тифл. бот. сада, в. 48, 1920.

Наливкин Д. В. Палеография Средней Азии в кенозойскую эру. Изв. Геол. комит., т. 47, № 2, 1928.

Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Acta Inst. Bot. Acad. Sci. U. R. P. S. S., ser. 1, fasc. 4, 1937.

Николаев Н. И. О четвертичных тектонических движениях и возрасте рельефа центрального Кавказа и Предкавказья. Докл. Акад. Наук СССР, 30, № 41, 1941.

Овчинников П. Н. К истории растительности юга Средней Азии. Сов. ботаника, № 3, 1940.

Овчинников П. Н. Sibaldia tetrandra Bunge и вопрос о происхождении криофильной растительности Средней Азии. Сов. ботаника, № 1—2, 1941.

Павлов Н. В. Комплексные степи и пустыни Карсакпая, М., 1931.

Павлов Н. В. и Липшиц С. Ю. Эскиз флористических элементов Сырдарьинского Каратау. Сов. ботаника, № 1, 1934.

Павлов Н. В. Растительность западной Бетпак-дала и Карсакпайского плато. Тр. Среднеаз. гос. унив., сер. VIII в, в. 22, 1935.

Палибин И. В. Ископаемые растения берегов Аральского моря. Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. общ., IV, 1906.

Палибин И. В. Quercus macranthera Fisch. et Mey. как ископаемая форма для западного Закавказья. Изв. Акад. Наук, СПб., т. 24, № 4—5, 1906.

Палибин И. В. К вопросу о посттретичной флоре Северного Кавказа. Тр. Тифл. бот. сада, XVII, в. 2, 1913.

Палибин И. В. Некоторые данные о плиоценовой флоре Восточного Закавказья. Изв. Кавк. музея, VIII, в. 3—4, 1914.

Палибин И. В. Флора послеледниковых травертинов Душетского у. (Грузия). Изв. Геол. комит., т. 46, № 5, 1927.

Палибин И. В. и Гаммерман А. Ф. Остатки углей из Крымского палеолита. Бюлл. Комисс. по изучению четвертичного периода, № 1, 1929.

Палибин И. В. Верхнемеловая флора юго-восточного Закавказья. Изв. Главн. геол. разв. упр., т. 49, № 7, 1930.

Палибин И. В. Сарматская флора Восточной Грузии. Мат. Ц р. н.-и. геол. разв. инст., палеонт. и стратигр., 1, 1933.

Палибин И. В., Петров Л. С. и Цырина Т. С. Растительные остатки

из акчагыльских отложений Кила-Купровского нефтяного района Южной Кахетии. Тр. Нефт. геол.-развед. инст., в. 29, 1934 (Палеобот. сб. 1).

Палибин И. В. Этапы развития флоры прикаспийских стран со времени мелового периода. М.-Л., 1936.

Палибин И. В. Ископаемая флора Годерзского перевала. Тр. Бот. инст. Акад. Наук СССР, сер. 1, в. 4, 1937.

Палибин И. В. Меловая флора Даралагеза. Acta Inst. bot. Acad. Sci. URSS, ser. 1, fasc. 4, 1937.

Палибин И. В. Материалы к третичной флоре Армении. Сб. Президенту Акад. Наук В. Л. Комарову, Л., 1939.

Палибин И. В. Платан Кашмира и Афганистана. Бюлл. Моск. общ. исп. прир. Отд. биол., 48, 5—6, 1939.

Петров В. А. Растительные остатки закированного слоя Бинагадов. Изв. Азерб. фил. Акад. Наук СССР, VI, 1939.

Пименова Н. В. Флора третичных песчаников Правобережья УССР. Тр. Инст. геол. Акад. Наук УССР, XII, 1937.

Попов М. Г. Плющ в Зап. Тянь-шане (к истории развития флоры Туркестана). Тр. Пенз. общ. люб. естеств., III—IV, 1918.

Попов М. Г. Род Cicer и его виды. К проблеме происхождения Средиземноморской флоры. Труды по прикл. бот., XXI, в. 1, 1929.

Попов М. Г. Флора пестроцветных толщ (краснопесчаниковых низкогорий) Бухары. Тр. Туркест. научн. общ., 1, 1923.

Попов М. Г. Phlomis Vavilovii sp. n. и родственные ему виды. Бюлл. Среднеаз. гос. унив., № 13, 1926.

Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. Среднеаз. гос. унив., № 15, 1927.

Попов М. Г. Основные периоды формообразования и иммиграций во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры. Проблема реликтов во флоре СССР. Изд. Акад. Наук, М.-Л., в. 1, 1938 и Совещание по истории флоры и растительности СССР. Сов. ботаника, № 2, 1938.

Попов М. Г. Hymenophyllum tunbridgense — новый гражданин кавказской флоры. Notulae Syst. ac Geogr. Inst. bot. Tiphilis., 9, 1940.

Пояркова Т. Очерк растительности хребта Маркотх на Северном Кавказе. Изв. Главн. бот. сада, XXVI, в. 3, 1927.

Пояркова А. И. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода Acer L. Труды Бот. инст. Акад. Наук, сер. I, в. 1, 1933.

Роговский П. А. К истории лесной растительности на правом берегу р. Кубани в зоне степей. Изв. Куб. педаг. инст., в. 1, 1928.

Роговский П. А. К истории флоры Северного Кавказа. Отд. отт. (без указания года).

Роговский П. А. Материалы по лесной растительности Псекупского лесничества. Краснодар, 1937.

Синская Е. Н. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов. Бот. журн. СССР, т. 18, № 5 и 6, 1933.

Соколовская А. П. и Стрелкова О. Географическое исследование полиплоидов. Ч. III. Цитологический анализ флоры альпийской области Кавказского хребта. Тр. Петергофского биол. инст., 1940.

Соколовская А. П. и Стрелкова О. С. Кариологическое исследование высокогорной флоры Главного Кавказского хребта и проблема географического распределения полиплоидов. Докл. Акад. Наук СССР, XXIX, № 5—6, 1940.

Сосновский Д. И. Эльдарская сосна. Изв. Кавк. отд. Русск. геогр. общ., т. 21, 1912.

Сосновский Д. И. Ботанико-географические исследования в Ольтинском округе Карской области. Зап. Закавк. отд. Русск. геогр., общ., XXVIII, в. 5, 1915.

Сосновский Д. И. Реликтовые березы Кавказа. Тр. Тифл. бот. инст., I, 1933.

Троицкий Н. А. Тисс в Делижанском районе АрмССР. Сб. научн. труд. Бот. общ. АрмССР, II, 1939.

Тумаджанов И. И. Леса Горной Тушерии. Тр. Тифл. бот. инст., V, 1938.

Тумаджанов И. И. Бук и буковые леса в нагорном Дагестане. Тр. Тбил. бот. инст., VII, 1939.

Федоров А. А. Капуджих (фитогеографический эскиз). Изв. Арм. фил. Акад. Наук СССР, № 4—5, 1940.

Федченко О. Флора Памира. Acta Horti Petrop., v. 21, 1903.

Филиппсон А. Средиземье, М., 1911.

Чернявский П. Результаты анализа полена у мульд Скадарского Иезера. Bull. Soc. Sci. Skopije, IX, № 3, 1931.

Черняковская Е. Г. Хорасан и Сеистан. Тр. по прикл. бот., XXIII, 1931.

Шейнманн Ю. М. О характере движений, создавших современный рельеф Средней Азии. Проблемы советской геологии, VII, № 3, 1937.

Шостаковский С. А. Монография рода Carthamus. 1940 (рукопись).

Энгельхарт Х. (Engelhardt H.) Терциарне билине из Фоче. Гласн. Зем. муз. Боснии и Херцегов., XVI, 4, 1906.

Энгельхарт Х. (Engelhardt H.). Прилог познанию фосояне флоре из Куми. Гласн. Зем. муз. Босний и Херцогов., XXII, 4, 1910.

Ярмоленко А. В. О реставрации палеоклиматов Средней Азии. Бот. журн. СССР, 20, № 1, 1935.

Ярмоленко А. В. Верхнемеловая флора северо-западного Кара-Тау. Тр. Среднеаз. унив., серия 8б, в. 28, 1935.

Ярмоленко А. В. Реферат работы Поярковой: «Ботанико-географический обзор кленов СССР, в связи с историей всего рода Acer L.». Сов. ботаника, № 1, 1938.

Ярошенко П. Д. К истории растительности Кавказа. Изв. Арм. фил. Акад. Наук СССР, № 4—5, 1940.

Adamovič L. Die mediterranen Elemente der serbischen Flora. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 27, 1899.

Adamovič L. Die Entwicklung der Balkanflora seit der Tertiärzeit. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 36, Beibl. Nr. 81, 1905.

Adamovič L. Die pflanzengeographische Stellung und Gliederung der Balkanhalbinsel. Rés. Sci. Congr. bot. Viénne, 1905; Denkschr. Akad. Wien, Bd. 80, 1907.

Adamovič L. Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer (Mösische Länder). Veget. d. Erde, Leipzig, Bd. II, 1909.

Adamovič L. Die Pflanzenwelt der Adrialänder. Jena, 1929.

Alboff N. Les forêts de la Transcaucasie occidentale. Bull. Herb. Boiss., IV, 1896.

Allorge P. Histoire du peuplement de la Corse. Les muscinées. Soc. biogéogr. Paris, 1926.

Almera J. Flora pliocenica de los Alrededores de Barcelona. Mem. Roy. Acad. Sienc. de Barcelona. III, 1895—07.

Anderson G. Rhododendron ponticum Fossil in the Island of Skyros in Greece. Die Veränderungen des Klimas seit dem Maximum der letzten Eiszeit. Stockholm, 1910.

Arldt. Handbuch der Paläogeographie. Leipzig, 1919—1922.

Baccarini P. I. Caratteri e la storia della Flora mediterranea. Catania, 1898.

Ball I. Spicilegium florae Maroccanae. Journ. Linn. Soc. Botany, 16, 1878.

Barbey A. Une relique de la sapinière méditerranéenne. Monographie de l'Abies numidica Laun. Paris, 1934. (По реф. в Engl. Bot. Jahrb.).

Battandier J. A. et Trabut L. L'Algérie, Paris. 1898.

Beck von Mannagetta G. D. Vegatationsverhältnisse der illyrischen Länder *in*: Engler u. Drude. Vegetation der Erde, IV, 1901.

Beguinot A. Contributio alla Briologia dell'Arcipelago Toscano. N. Giorn. bot. Ital., X, 1903.

Beguinot A. e Diratzouyan P. Contribution alla flora dell'Armenia. Venezia, 1912.

Beguinot A. L'ipotesi dell'«Adria» nei rapporti con la corologia delle piante e degli animali. La Geografia, V, 1917.

Beguinot A. Bibliografia botanica della Sardegna. Boll. Inst. Bot. Univ. Sassari, II, fasc. 2, mem. VII, 1922; I, fasc. 5, mem. IX, suppl. 1923.

Beguinot A. e Vaccari A. Le piante vascolarsinora note per l'isola Tavolara e considerazioni fitogeografiche suelle stesse. Arch. Bot., fasc. 3—4, III, 1927; V, fasc. 1, 1929.

Beguinot A. Rilievo floristico e fitogeografico di alcune piccole insole della Sardegna nord-orientale. Bull. Inst. Bot., Modena, 1929 (Arch. Bot., V, fasc. 1, 1929).

Beguinot A. e Landi M. L'endemismo nelle minori insole italiane ed il suo significato biogeografico. I. Arch. Bot., VI, fasc. 3—4, 1930; VII, fasc. 1, 1931.

Beguinot A. Osservazioni critiche sullo Scirpus globuliferus L. f. e sulla sua area di distribuzione. Arch. Bot., VII, fasc. 3—4, 1931.

Beguinot A. Lo stato attuale delle conoscenze sulla Flora della Sardegna ed i problemi fitogeografici che vi si collegano. Arch. Bot. XI, fasc. 1, 1935.

Beguinot. Botanica. Cap. VII. Le richerche nel campo delle fitogéographia e dell origine delle flora. Milano, 1938.

Berry L. The Past Climate of the North Polar Region. Smithsonian Misc. Coll., v. 82, n° 6, 1930.

Bonnet E. Géographie botanique de la Tunisie. Journ. bot., IX, 1895; X, 1896.

Borszczow E. Die Aralo-Caspischen Calligoneen. Mém. Ac. Sci. Petersb., VII ser., t. III, № 1, 1860.

Braun-Blanquet J. Histoire du peuplement de la Corse. Les Phanérogames. Soc. biogéogr. Paris, 1926.

Braun-Blanquet J. L'origine et le développement des flores dans le massif central de France. Paris, 1923.

Braun-Blanquet J. Études sur la végétation méditerranéenne. Bull. Soc. bot. France, v. 71, 1926.

Braun-Blanquet J. u. Walter H. Zur Oekologie der Mediterranpflanzen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 74, H. 4/5, 1931.

Braun-Blanquet J. La Chênaie d'Jeuse méditerranéenne (Quercianilicis). Stat. Intern. Méditerr. Montpellier, Commun. n° 45, 1936.
Braun-Blanquet J. Sur l'origine des éléments de la flore méditerranéenne. Stat. Intern. Géob. Montpel. Contrib. n° 56, 1937.
Briquet J. Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines. Ann. Conserv. et Jard. bot. Génève, 1901.
Bunge A. Die russische Expedition nach Chorassan in den Jahren 1858 u. 1859. Peterm. Mitt., VI, 1860.
Bunge A. Anabasearum revisio. Mém. Acad. Sci. St.-Petersb., VII ser., IV, n° 11, 1862.
Bunge A. Die Gattung Acantholimon Boiss. Mém. Acad. Sci. St.-Petersb., VII ser., t. 18, n° 2, 1872.
Bunge A. Pflanzen-geographische Betrachtungen über die Familie der Chenopodiaceen. Mém. Acad. Sci. St. Petersb., VII ser., t. 27, n° 8, 1880.
Buscalioni L. e Muscatello G. Endemismi ed esodemismi nella Flora Italiana. Malpigia, v. 24—26, 1914.
Camus A. Quercus ilex L. et espèces asiatiques avec lesquelles il a été confondu. 71-me congrès des Sociétés savantes, 1938.
Cernjavski P. Ein Beitrag zur Kenntnis der Gehölzflora des Kalktuffes (travertins) von Plevlje und Psijepolje. Bull. Inst. Jard. bot. Univ. Beogr. I, n°2, 1929.
Cernjavski P. Ueber die Flora einiger Tuffablagerungen in Südserbien. Bull. Inst. Jard. bot. Univ. Beogr., I, n° 3, 1930.
Cernjavski P. 1. Fossile Koniferen in pliozänen Mergelablagerungen bei Kacanik in Südserbien. 2. Ueber die Flora einiger Tuffablagerungen in Südserbien. Bull. Inst. et Jarb. bot. Univ. Beogr., I, n° 3, 1930.
Cernjavski P. Beitrag zur postglazialen Geschichte des Blace-«Sees» in Serbien. Bull. Inst. Jarb. bot. Univ. Beograd, II, n° 1—2, 1931—32.
Cernjavski P. Das Vorkommen von Fagus orientalis Lipsky in Südserbien. Bull. Inst. Jard. bot. Univ. Beograd, II, n° 1—2, 1931—32.
Cernjavski P. Beitrag sur Kenntnis der fossilen Flora bei Blaca in Serbien. Bull. Serv. Géol. Jougoslavie, Beograd, t. 1/2 1932.
Cernjavski P. Zweiter Beitrag zur Kenntnis der fossilen Flora in der Umgebung von Kragujevac. Bull. Serv. Géol. Jougoslavie, Beograd, t. 1/2, 1932.
Cernjavski P. Beitrag sur Kenntnis der Pliozänenflora in der Umgebung von Glogovac in Kroatien. Bull. Serv. Géol. Jugoslavie, II, 1933.
Cernjavski P. Beiträge zur Kenntnis der tertiären Flora in Jugoslavien. Ann. Geol. Penins. Balkanique, XI, fasc. 2, 1933.
Cernjavski P. Pollenanalytische Untersuchungen in den Balkangewässern. Verh. Intern. Vereinig. Limnolog., VII, 1935.
Cernjavski P. Pollenanalytische Untersuchungen der Gebirgsseen in Jugoslavien. Verh. Intern. Vereinig. Limnolog., VIII, 1936.
Cernjavski P. Pollenanalytische Untersuchungen der Sedimente des Vlasinamoores in Serbien. Beih. Bot. Cbl., Bd. 56, Abt. B, 1937.
Chevalier A. Les îles du Cap Vert. Rev. bot. appl., v. 15, n° 170—171, 1935.
Chodat R. Une excursion botanique à Majorque. Génève, 1905.
Chodat R. Excursions botaniques en Espagne et Portugal. Génève, 1909.
Chodat R. Voyage d'études géobotaniques au Portugal. Le Globe. Génève, t. 52, 1913.
Chodat R. L'endemisme alpin et les réimmigrations postglaciaires. Verh. d. Naturf. Ges. in Basel (Christ-Festschrift), Bd. 35, T. I, 1923.
Chodat Lucie. Contributions à la géobotanique de Majorque. Génève, 1924.
Christ H. La flore de la Suisse et ses origines. Bâle, 1883.
Christ H. Ueber afrikanische Bestandteile in der Schweizer Flora. Ber. d. Schweiz. bot. Ges., V, 1895.
Cosson E. Considérations générales sur l'Algérie. Bull. Soc. bot. France, IX, 1862.
Cosson E. Note sur la géographie botanique de Maroc. Bull. Soc. bot. France, XIX, 1873.
Cosson E. Compendium Florae Atlanticae. I. Note sur la division de l'Algérie en régions naturelles. Paris, 1881.
Catrecases I. Die Verbreitung von Fagus sicratica auf der Iberischen Halbinsel *in*: «Die Buchenwälder Europas». Veröffentl. Geol. Inst. Rübel, Zürich, H. 3,. 1932.
Dansereau P. M. Monographie du genre Cistus. Boissiera, fasc. 4, 1939.
Daveau J. Géographie botanique du Portugal. Bol. Soc. Broteriana, XIX, 1902.
Depape G. Recherches sur la flore pliocène de la vallée du Rhône. Ann. sci. nat. bot., 10 sér., IV, 1922.
Depape G. Le monde des plantes à l'apparition de l'homme en Europe occidentale. Ann. Soc. sci. Bruxelles, sér. B, t. 48, 1928.
Depape G. Note sur quelques plantes fossiles de la Catalogne. Bull. Inst. Cat. Hist. Nat., v. 31, n° 7, 1931.

Dickinson O. Les espèces survivantes tertiaires du Bas-Languedoc. Stat. Intern. Géol. Mediterr. Montpellier. Communic. n° 31, 1934.
Dickinson O. Relict Species of Bas-Languedoc. Journ. Ecology, v. 24, 1936.
Diels L. Menispermaceae *in*: Englers, Pflanzenreich, IV, 94, 1910.
Diels L. Beiträge zur Flora der Zentral-Sahara und ihrer Pflanzengeographie. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 54, Beibl. 120, 1917.
Diels L. Die Epharmose der Vegetationsorgane bei Rhus L. Gerontogeae Engl. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 24, 1898.
Domin. Eine neue Varietät des Rhododendron ponticum L. von der Balkanhalbinsel. Fedde's Repert. spec. nov., p. 13, 1914.
Doumet-Adanson. Préface au Catalogue raisonné des plantes vasculaires de la Tunisie par E. Bonnet et Barratte G. Paris, 1896.
Drude O. Florenreiche der Erde. Peterm. Mitteil., 1884.
Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie, 1890.
Eig A. Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. Fedde's Repert. spec. nov. Beihefte, p. 63., 1931. Text et tableaux analytiques.
Eig A. Quelques faits de la phytogéographie palestinienne. Bull. Soc. bot. France, v. 78, 1931.
Eig A. A. Historical-phytosociological Essay on Palestinian Forest of Quercus aegilops L. ssp. ithaburensis (Desc.) in Past and Present. Beih. Bot. Cbl., Bd. 51, Abt. 2, H. I, 1933.
Eig A. Ecological and Phytogéographical Observations on Palestine Plants. Beih. Bot. Cbl., Bd. 50, Abt. 2, 1933.
Eig A. On the Phytogeographical Subdivision of Palestine. Palest. Journ. Bot. Jerusal., ser. 1, I, n°. 1, 1938.
Emberger L. La végétation de la région mediterranéenne. Rev. gén. bot., v. 42, 1930.
Emberger L. Recherches botaniques dans le Grand-Atlas oriental. Mém. Soc. sci. nat. Maroc., 33, 1932.
Engelhardt H. Tertiärpflanzen von Kleinasien. Beih. z. Paläontol. und Geol. Oest. Ung. u. d. Orients, XV, H. 2—3, 1903.
Engelhardt H. u. Kinkelin F. Oberpliocäne Flora und Fauna des Untermaintales. Abh. Senck. Naturf. Ges., Bd. 29, H. 3, 1908.
Engler A. Ueber die morphologischen Verhältnisse und die geographische Verbreitung der Gattung Rhus, wie der mit ihr verwandten lebenden und ausgestorbenen Anacardiaceae. Engl. Bot. Jahrb., I, 1881.
Engler A. Ueber die geographische Verbreitung der Zygophyllaceen im Verhältniss zu ihrer systematischen Gliederung. Abh. Preuss. Akad. Wiss., Berlin, 1896.
Engler A. Die Pflanzenwelt Afrikas, I, 1910.
Engler A. Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 36, Beibl. 81, 1905.
Engler A. Pflanzengeographie in Kultur der Gegenwart, III. 1914.
Fiori A. Prodromo di una geografia botanica dell'Italia (Estr. della Flora analitica d'Italia die Fiori e Pasletti). Padova, 1908.
Firbas F. Beiträge zur Geschichte der Moorbildungen und Gebirgswälder Korsikas. Beih. Bot. Cbl., Bd. 44, 1927.
Firbas F. Ueber die Waldgeschichte der Süd-Sevenen und über die Bedeutung der Einwanderungszeit für nacheiszeitliche Waldentwicklung der Auvergne. Planta, Bd. 13, 1931.
Firbas F. Contribution à l'histoire post-glaciaire des forêts des cevennes méridionales. Stat. Géol. Mediterr. Montpellier, Commun. n° 15, 1932.
Flahault Ch. La distribution géographique des végétaux dans la Région méditerranéenne française. Paris, 1937.
Forsyth-Major C. J. Ancora la Tyrrhenis. Atti Soc. Toscana di sci. nat. Proc. verb., IV, 1883.
Forsyth-Major C. J. Die Tyrrhenis. Studien über geographische Verbreitung von Tieren und Pflanzen im westlichen Mittelmeergebiet. Kosmos, Stuttgart, Jahrb. VII, Bd. 13, 1883.
Frei M. Die Gliederung der sizilianischen Flora und Vegetation und ihre Stellung im Mittelmeergebiet. Zürich, 1938.
Fuchs Th. Die Mediterranflora in ihrer Abhängigkeit von der Bodenunterlage. Sitzber. d. math.-naturw. Cl. Akad. Wien, Bd. 76, Abt. 1, 1877.
Gams H. Zur Geschichte, klimatische Begränzung und Gliederung der immergrünen Mittelmeerstufe. Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, H. 12, 1934.
Gaussen H. Étude de quelques stations de végétaux méridionaux dans les Pyrénés. Bull. Soc. hist. nat. Toulouse, t. 49, 1921.
Gaussen H. Étages et zones de végétation. C. R. Soc. biogéogr., n° 71, 1932.
Gaussen H. Géographie des plantes. 1933.
Giacobbe A. Ricerche geografiche ed ecologiche sul Laurus nobilis L. Arch. bot., v. 15, 1939.
Gilliat-Smith B. and Turill W. On to our Knowledge of the Flora

of the Nearer East. VI. A. Contribution to our Knowledge of the Flora of Azerbaidjan, N. Persia. Bull. Misc. Inf. Bot. Gard. Kew., n° 7, 1930.

Grosser W. Cistaceae *in* Engler's Pflanzenreich. Leipzig, IV, H. 14, 1903.

Grossheim A. A. Vegetation und Flora des Talysch-Gebietes. Beih. z. Bot. Cbl., Bd. 43, Abt. 2, 1926.

Hagen H. Geographische Studien über die floristischen Beziehungen des mediterranen und orientalischen Gebietes zu Afrika, Asien und Amerika. Mitt. Geogr. Ges. München, IX, H. 1, 1914.

Handel-Mazzetti H. Kurdistan *in*: Karsten u. Schenck. Vegetationsbilder, Reihe 10, H. 6, 1913.

Hauri H. Anabasis aretioides. Beih. Bot. Cbl., Abt. I, Bd. 28, 1912.

Hauri H. Eine Polstarpflanze der algerischen Sahara. Beih. Bot. Cbl., Abt. I, Bd. 28, 1912.

Hayek A. Allgemeine Pflanzengeographie. 1926.

Hayek A. Ein Beitrag zur Kenntnis der Vegetation und der Flora des thessalischen Olymp. Beih. z. Bot. Cbl., Bd. 45, 1929.

Heer O. Ueber die fossile Flora von Portugal. Engl. Bot. Jahrb., II, 1882.

Hegi G. Mediterrane Einstrahlungen in Bayern. Verh. d. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, Bd. 46, 1—60, 1904.

Herzog Th. Ueber die Vegetationsverhältnisse Sardiniens. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 42, 1909.

Hofmann E., Kühnelt W. u. Pia I. Immergrüne Eichen im Alluvium Niederösterreichs, Sitzber. Akad. Wien, Bd. 143, 1934.

Holdhaus K. Das Tyrrhenisproblem. Ann. d. Naturhist. Mus. Wien, Bd. 37, 1924.

Holmboe J. Studies on the Vegetation of Cyprus. Bergen, 1914.

Horvat J. Die Verbreitung und Geschichte der mediterranen, illyrischen und pontischen Florenelemente in Nordkroatien und Slovenien. Acta Bot. Zagreb, IV, 1929.

Humbert H. Végétation du Grand Atlas marocain oriental. Bull. Soc. Hist. Natur. Afr. du Nord, 15, 1924.

Huma Craig. The Glacial Period and Climatic Change in North-East Africa. Repert. Brit. Ass., 1911 (цит. по Maire, 1934).

Keller P. Die postglaziale Entwicklungsgeschichte der Wälder von Norditalien Veröfentl. Geob. Inst. Rübel in Zürich, H. 9, 1931.

Kerner A. Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck, 1863.

Knoche H. Flora Balerica. Montpellier, I—IV, 1921—1924 (1923, v. III, Études phytogéographiques sur les îles Baléares).

Koch M. Beiträge zur Kenntnis der Hohengrenzen der Vegetation im Mittelmeergebiete. Halle, 1910.

Kosanin. Die Verbreitung von Forsythia europaea Deg. et Bald. in Nordalbanien. Mag. Bot. Lap., Bd. 62, 1912.

Kotschy Th. Reise in den cilicischen Taurus. Gotha, 1858.

Kotschy Th. Der westliche Elbrus bei Teheran in Nord-Persien, Wien, 1861.

Krause K. Die botanische Literatur über die Türkei. Berlin-Dahlem., 1928.

Krause K. Die floristischen Bezeichnungen des Ararat-Gebietes. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 52, Beibl. 115, 1915.

Krause K. Ueber die Flora des Gebietes von Kayseri und des Erciyas dagh in Anatolien. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 71.

Krause K. Ueber die Vegetationsverhältnisse des westlichen und mittleren Kleinasiens. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 53, 1915.

Krause K. Ankaranin Floru. Ankara, 1934.

Kulczynski. Das boreale und arctisch-alpine Element in der mitteleuropäischen Flora. Bull. Acad. Polon. sci. et lettres, ser. B, 1924.

Lanzoni F. La Coriaria myrtifolia L. nel Parmense. Arch. Bot., v. 15, 1939.

Laurent L. Flore pliocène des cinérites du Pas-de-la-Mougudo et de Saint-Vincent — la Sabie (Cantal). Ann. du Mus. hist. natur., Marseille, IX, 1904—1905.

Laurent L. Flore plaisancienne des argiles cenérétiques de Niac (Cantal). Ann. Mus. hist. nat. Marseille (Géol.), XII, 1908.

Laurent L. Flore fossile des chistes de Menat (Puy-de-Dôme). Ann. du Mus. hist. natur. Marseille (Géol.), XIV, 1912.

Laurent L. et Marty P. Flore foliaire des argiles de Reuver et des gisements synchroniques voisins (Limburg hollandais). Meded. van's Rijks Geol. Dienst., ser. B, n° 1 (Leiden, 1923).

Laurent L. et Marty P. Flore pliocène des cinérites des Hautes Vallées de la Petite-Rhue et de la Veronne (Cantal). Marseille, 1927.

Lukovic M. F. u. Cernjavski P. Einige Beiträge zur Kenntnis der prähistorischen Vegetation von Smederevska Palanka. Serv. Geol. Jougoslav. Beograd. T. 1/1, 1932.

Maire R. Études sur la végétation et la flore du Grand Atlas et du Moyen Atlas marocains. Mém. Soc. nat. Maroc., 7, 1924.

Maire R. Tableau phytogéographique du Maroc. Mém. Soc. nat. Maroc., 38, 1934.

Maire R. Études sur la flore et la végétation du Sahara Central. P. III, 8 (9. Origine de la flore de Sahara Central). Mém. Soc. hist. nat. de l'Afrique du Nord, n° 3, 1940.

Maleyeff W. Pinus pityusa Stev. und Pinus eldarica Medw., zwei Relikt-Kiefern der taurisch-kaukasischen Flora. Mitt. Dtsch. Dendr. Ges., 41, 1929.

Markgraf F. An den Grenzen des Mittelmeergebietes. Fedde's Repert. spec. nov. Beih., Bd. 45, 1927.

Markgraf F. Forsythia europaea und die Forsythien Asiens. Mitt. Dtsch. Dendr. Ges., Bd. 42, 1930.

Markgraf F. Pflanzengeographie von Albanien. Bibl. Bot., H. 105, 1932.

Mattfeld J. Aus Wald und Moechie in Griechenland. Mitt. Dtsch. dendr. Ges., 78, 1927.

Mattfeld J. Die pflanzengeographische Stellung Ost-Thrakiens. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, Bd. 71, 1929.

Muschler R. Manual Flora of Egypt. II, 1912. Annend. Phytogeography and Geology.

Negri G. Il componente atlantico della Flora piemontese. Atti Acad. Sci. di Torino, v. 63, 1928.

Negri G. Il componente atlantico della Flora piemontese. Atti Acad. Sci. di Torino, v. 73, 1929.

Negri G. Per lo studio dell'origine della Flora neisistewi montoosi. Atti della Soc. Ital. per il pragr. della sci., II, 1931.

Nicotra L. Elementi statistici della Flora siciliana. I — III. N. giorn. bot. Ital. n. s., v. XVI—XXIV, 1884—1896.

Nicotra L. Disgiunzioni floristiche mediterranee. N. Giorn. bot. ital., v. 19, 1912.

Nicotra L. Superstiti della paleoflora mediterranea. Malpigia, v. 26, 1913; 27, 1914—15.

Palibin J. Ueber die Flora der sarmatischen Ablagerungen der Krim und des Kaukasus. Verh. Russ. min. Ges., Petersb., Bd. 43, Lief. I, 1906.

Pampanini R. La Flora del Caracorum in spedizione italiana de Filippi nell Himalaia, Caracor et Turcest. Cinese, ser. II, v. 10, 1930.

Paulsen O. Studies on the Vegetation of the Transcaspian Lawlands. The second Danish Pamir Expedition. Copenhagen, 1912.

Pax E. Acer. Pflanzenareale., I Reihe, Jena, 1926.

Philippson A. Kleinasien. Handb. d. Reg. geol. Heidelberg, V, 2, 1918,.

Principi P. Synopsis della Flora fossile oligocenica di sta Giustina e Sassello in Ligoria. Genova, 1915.

Principi P. Synopsis della Flora oligocenica di Chiavon e Salsedo. Atti della Soc. Ligust. di sci. natur. et geogr., 31, n° 3, 1921.

Prinicipi P. Flora miocenica di cozzuolo pressa Vittorio Veneto. Arch. Bot., v. 8, fasc. 2, 1932.

Radde G. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern, *in*: Engler u. Drude. Veget. d. Erde, Leipzig, III, 1899.

Reid C. a. Reid E. The Pliocene Floras of the Dutch-Prussian Border. Meded. van de Rijksopsporing van Delfstoffen, n° 6, Hague, 1915.

Reid E. On two Preglacial Floras from Castle Eden. Quart. Journ. Geol. Soc., 76, n° 302, 1920.

Reid E. A Comparative Review of Pliocene Floras, based on the Study of Fossil Seeds. Quart. Journ. Geol. Soc., v. 76, n° 302, 1920.

Reid E. a. Chandler M. The London Clay Flora. London, 1933.

Rickli M. Lebenbedingungen und Vegetationsverhältnisse der Mittelmeerländer und der atlantischen Inseln. Jena, 1912.

Rikli M. Natur und Kulturbilder aus den Kaukasusländern und Hocharmenien. Zürich, 1914.

Rikli M. u. Rübel E. Ueber Flora und Vegetation von Kreta und Griechenland. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 68, 1920.

Rikli M. u. Rübel E. Zur Kenntnis von Flora und Vegetationsverhältnisse der Libyschen Wüste. Vierteljahrsschrift Naturf. Ges. Zürich, 78, 1928.

Roi J. Sur quelques colonies d'espèces eurasiatiques reliques à l'étage de Quercus ilex L., region mediterranienne occidentale, C. R. Acad. Sci. Paris, v. 206, n° 15, p. 1191—1192, 1936.

Schmid E. Beiträge zur Flora der Insel Sardinien. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 78, 1933.

Schweinfurth G. Pflanzengeographische Skizze des gesamten Nilgebiets und der Uferländer des Rothen Meeres. Peterm. Mitteil., 1868.
Shigelu M. On the Change of Flora of Japan since the upper Pliocene and the Floristic Composition at the Present. Jap. Journ. Bot., IX, n° 2, 1938.
Sommier S. Cennisulla flora di Pianosa. Bull. Soc. bot. ital., 1901.
Sommier S. La flora dell'Archipelago Toscano. Nuovo Giorn. Bot. Ital. Firenze. IX, n° 3, 1902, n; X, n° 2, 1903.
Sommier S. L'iisola di Pianosa nel Mor Tirreno e la sua flora. Firenze, 1909/10.
Sommier S. Ulteriore contributo alla flora del Monte Argentaro. N. Giorn. bot. Ital., v. 19, 1912.
Stefanoff B. Die Waldformationen im nordlichen Teile des Strandjagebirges Südostbulgarien. Jahrb. Univ. Sofia Agron. Fak., XX, 1924.
Stefanoff B. Die posttertiären Veränderungen in der Vegetation der Ebene von Sofia. Magyar Botan. Lapok, H. 1/12, 1926.
Stefanoff B. Monographie der Gattung Colchicum L. Sofia, 1926.
Stefanoff B. Herkunft und Entwicklung der Vegetationstypen in den Rhodopen. Sofia, 1927.
Stefanoff B. Ueber einige recente und fossile Eichenarten in Bulgarien. Mitt. Bulg. bot. Ges., Sofia, 11, 1928.
Stefanoff B. Un reste fossile de Pseudotsuga spec. dans les couches pliocènes près du village de Kurilo. Ztschr. Bulg. geol. Ges., II, H. 2, 1930.
Stefanoff B. u. Georgieff T. Beitrag zur Begrenzung der Arten der Gattung Centaurea L. von der Sect. Cyanus DC. Sofia, 1931.
Stefanoff B. Remarks upon the Causes determining the Relict Distribution Plants. Sofia, 1936.
Stefanoff B. u. Jordanoff D. Ueber einen fossilen Rest von Trichomanes sp. in den pliocänen Ablagerungen bei dem Dorfe Podgumer in der Ebene von Sofia Bulgarien). Arb. Bulg. Naturf. Ges. Sofia, Bd. 15—16, 1931/32.
Stefanoff B. u. Jordanoff D. Weitere Materialien zur Kenntnis der fossilen Flora des Pliocäns bei dem Dorfe Kurilo (Bez. Sofia). Iahrb. Univ. Sofia, Landw. u. Forstw. Fakultät, XIII, 1934/35.
Stefanoff B. a. Jordanoff D. Studies upon the Pliocene Flora of the Plain of Sofia (Bulgaria). Sofia, 1935.
Stojanow N. Ueber die Vegatation des Alt-Botusch Gebirges. Jahrb. Univ. Sofia, Bd. 17, 1921.
Stojanow N. u. Stefanow B. Phytogeographische und floristische Charakteristik des Pirin-Gebirges. Iahrb. Univ. Sofia, XVIII, 1922.
Stojanow N. Der Tabak und seine Beziehung zu der Verbreitung der Mittelmeervegetation in Südbulgarien. Sofia, 1922.
Stojanow N. Die Verbreitung der mediterranen Vegetation in Südbulgarien, Engl. Bot. Jahrb., Bd. 60, 1923.
Stojannoff N. On the Xerothermic Plant Element in Bulgaria. Годишн. Софийск. унив.. III, 1925.
Stojanow N. Ueber den Formenkreis von Jasione supina (Sieb.) DC. Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem, IX, n° 87, 1926.
Stojanow N. Ueber die am Küstenlande des Balkangebirges vorkommende Waldvegetation. Iahrb. Univ. Sofia. Landwirtsch. Fac., V, 1927.
Stojanoff N. Versuch einer Analyse des relikten Elements in der Flora der Balkanhalbinsel. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 63, 1930.
Stojanoff N. The Beech Woods of the Balkan-Peninsula *in*: Veröff. Geobot. Inst. Rübel. Zürich, H. 8, 1932.
Stojanoff N. u. Georgieff T. Pollenanalytische Untersuchungen auf dem Vitosa-Gebirge. Spis. Bulg. Ak., 34, 1934.
Stojanoff N. u. Jordanoff D. Botanische Studien auf dem Thessalischen Olymp. Jahrb. Univ. Sofia, 34, H. 3, 1938.
Stojanoff N. u. Stefanoff B. Beitrag zur Kenntnis der Pliozänflora der Ebene von Sofia. Ztschr. Bulg. geol. Ges., II, H. 3, 1929.
Szafer W. Eine pliozäne Flora in Koscienko am Dungec. Bull. Ac. Polon., sér. B, 1938.
Szafer W. The Endocarps of Celtis from the Miocene in Poland. Acta Soc. bot. Polon., XV, n° 1, 1938.
Tangiorgi E. Richerche sulla vegetazione del'Etruria maritime. Nuovo giorn. bot. Ital., N. ser., v. 43, n°. 4, 1936.
Tchichatchef P. Asie Mineure. III. Botanique. Paris, 1860.
Terraciano A. Esiste in Sardegna una flora alpina? Boll. Soc. bot. ital., 1910.
Thompson H. S. The Flora of Cyprus. Journ. Bot., v. 44, 1906.
Trotter. Gli elementi balearico-orientali della flora italiana e l'ipotesi dell'«Adriatide». Atti Inst. Incoraggiamento Napoli. 6 ser., v. 64, 1913 (цит. по Markgraf, 1. c., 1932).

Turrill W. B. The Plant-Life of the Balkan Peninsula. Oxford, 1929.
Turrill W. B. Influence of the Suez Canal on the Marine Phanerogamic Flora of Eastern Mediterranean. Journ. Bot., 1930.
Weiss F. E. The Northward Extension of the Mediterranean Flora. Proc. Linn. Soc. London, p. III, 1934 (по авторефер. Fedde's Repert. spec. nov., Beihefte 81, 1935).
Wettstein R. Ueber die Auffindung von Rhododenron ponticum L. in der Balkanhalbinsel. Oest. bot. Ztschr., Bd. 68, 1918.
Willkomm M. Strand u. Steppengebiete der Iberischen Halbinsel und deren Vegatition. Leipzig, 1852.
Willkomm M. Ueber die atlantische Flora, ihre Zusammensetzung und Begrenzung. Lotos, V, 1884.
Willkomm M. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der Iberischen Halbinsel. Veget. der Erde, Leipzig, I, 1896.
Zohary M. Die Phytogeographishe Gliederung der Flora der Halbinsel Sinai, Beih. Bot., Cbl., Abt. B., Bd. 52, 1935.
Zohary M. Geobotanical analysis of the Syrian Desert. Palestine Journ. of Botany, Jerusalem Series, II, 1940.

ГЛАВА VII

ИСТОРИЯ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ ОБЛАСТИ

Следуя Энглеру и Дильсу, под восточноазиатской флористической областью мы будем понимать умеренную часть Восточной Азии, а именно: западный и восточный Тибет, Гималаи, Китай (за исключением южной, тропической части), Японию, Корею, южную часть Хабаровского края и Приморский край, Сахалин и Курильские о-ва.

Как показывают палеоботанические данные, область этой флоры в доледниковое время простиралась значительно дальше на север и, весьма вероятно, достигала современной арктической зоны С.-В. Азии. Поэтому, говоря в дальнейшем о происхождении восточноазиатских элементов, мы будем понимать восточноазиатскую флористическую область не в современных ее границах, а в ее третичном объеме. Современная же восточноазиатская флора представляет собой реликт этой третичной флоры В. Азии.

Общий обзор

Основную часть В. Азии образует Китай с его непосредственным продолжением — Манчжурией. Центральная Азия является плоскогорьем, замкнутым со всех сторон поясом горных хребтов, которое не имеет рек, стекающих к морю. В. Азия, в частности Китай, по своему рельефу представляет собой постепенное понижение от отрогов центральных хребтов Азии, спускающееся террасами к Тихому океану. Мощные реки, берущие начало у края горных массивов на ее западной окраине, на высоте более 5000 м н. у. м. прорезают на своем пути к океану глубокие долины и русла.

Хребтом Цин-линь-шань, являющимся продолжением Кунь-луня и поднимающимся до высоты 3700 м, Китай подразделяется на северную, равнинную и южную, горную, части. К своей восточной оконечности Цин-лин-шань снижается, давая возможность соприкосновения северного и южного Китая у устья Янь-цзы.

Наиболее характерным в рельефе северного Китая является сбросовое плато провинции Шаньси, покрытое мощным слоем лёсса и круто обрывающееся на восток. Несмотря на свой равнинный характер, северный Китай достигает в горах Наньшаня (провинция Ганьсу) высоты 3490 м. Прибрежная зона представляет собой аллювиальную низменность, доходящую до впадения Янь-цзы в Желтое море. На северо-востоке, до слияния Сунгари с Амуром, Хинган отделяет В. Азию от Сибири. В противоположность этому южный Китай весь изрезан складчатыми хребтами, редко превышающими 2000 м, но покрывающими всю страну, оставляя низменные территории лишь кое-где на дне долин. С запада южный Китай (Сычуань, Юньнань) ограничен высочайшими горными цепями, вершины которых поднимаются до 5000—7800 м.

Тихоокеанское побережье В. Азии представляет собой серию дуг, обращенных своей выпуклой частью в сторону океана. Такие же дуги образуют гирлянды прилегающих островов: Курильские, Японские, Рю-Ко, обращенных своей вогнутой стороной к материку и составляющих часть В. Азии, находившуюся некогда с ней в непосредственном соединении. Сильно изрезанная береговая полоса В. Азии образует ряд полуостровов, из которых наиболее крупным является Корея. Последняя представляет собой горную страну, разделенную главным корейским хребтом, тянущимся вдоль восточного берега полуострова, на две части — более широкую, западную, и узкую, восточную, круто обрывающуюся к морю.

Восточная, как и бо́льшая часть всей С. Азии, представляет собой древнюю сушу, называемую Ангаридой, или Ангарским материком. Согласно В. А. Обручеву, горообразовательные движения в конце эозоя увеличили область Прибайкалья, Забайкалья,

Саян, Ханхая и Кэнтэй, называемую Зюссом «древним теменем Азии», складчатыми системами, прилегающими к нему с севера и с юга. Окончательное формирование Северной и Восточной Азии закончилось в верхнекарбоновую эпоху, и с тех пор эта суша затоплялась морем лишь по окраинам.

В среднеюрскую эпоху внутри страны, в том числе и в Китае, образовались многочисленные и обширные озера, с которыми связано образование богатых залежей угля.

В третичном периоде море заливало только Анадырскую область и Сахалин, между тем как на западе оно покрыло всю западную Сибирь, превратив Киргизскую степь в архипелаг островов, отделенный от Урала широким Тургайским проливом.

В четвертичном периоде имело место небольшое наступление моря в Уссурийской области и на Сахалине. В Центральной Азии и северном Китае исчезновение озер в результате изменения климата в сторону большей его засушливости, разрушение горных пород и развевание их ветрами привело к образованию мощных отложений лёсса, покрывшего северный Китай и в меньшей степени окраины пустынь Монголии и Средней Азии.

В В. Азии последние горообразовательные движения произошли в конце третичного и начале четвертичного периодов и подняли горы Китая, омолодив их рельеф и усилив процессы размывания.

В климатическом отношении В. Азия характеризуется господством муссонов, дующих зимой с материка на море, летом же — с моря на материк. Поэтому лето является периодом дождей, нередко выпадающих даже в юго-восточной Монголии. Смена ветров происходит в апреле и сентябре. Зимние муссоны устанавливают в Китае и Манчжурии исключительно низкие для их широты минимумы температуры: не только в субтропическом, но и в тропическом Китае температура падает ниже 0°. Даже в Кантоне, лежащем на 23° с. ш., выпадает иногда снег, лежащий часами. Вследствие этого средние месячные температуры В. Азии снижаются. Так, средняя температура января в Кантоне равна +12°, не имея себе равной на той же параллели 23° ни в северном, ни в южном полушарии. Бейпин на 39° 54′ с. ш., лежащий на 2° южнее Батуми, имеет среднюю январскую температуру —4.6°, тогда как в Батуми она равна +6.3 .

В климатическом отношении В. Азию можно разделить на 4 района: 1) субтропический и тропический Китай к югу от хребта Наньлин и к востоку от Юньнани и Гуйчжоу с средней годовой 20° и средней самого холодного месяца 13.3°; период дождей начинается в апреле и заканчивается в октябре; 2) собственно Центральный Китай (провинции Сычуань, Юньнань, западная часть Хубэя и Гуйчжоу) с теплым и мягким климатом: январские средние 9.2°, минимумы ниже 0° очень редки, годовая средняя 19.1°; наибольшее количество осадков выпадает в августе; 3) восточный Китай со средними зимними температурами от 0° до 10°, с довольно частыми минимумами, с заморозками, случающимися даже в апреле (Нанкин); весна наступает рано, осадки летом выпадают сравнительно более равномерно; лето знойное, осень влажная и теплая; наиболее сухой месяц в году февраль; 4) северный Китай, лежащий к северу от хребта Цин-лин-шань, с постепенно возрастающей от берегов океана в глубь страны суровостью зим: январская средняя в Бэйпине —4.6°, в Тайюане —6.2°; лето знойное, так же, как и весна, дождливое; 5) Манчжурия со средней годовой температурой, изменяющейся от +10.2°в Дайрене до —2.6° в Хайларе. Годовое количество осадков, достигающее 657 мм в Мукдене, постепенно снижается в глубь страны: минимальное количество в Хайларе — 306 мм; в летний период, от мая до сентября, выпадает около 80% осадков; зима суровая: средняя январская температура в Мукдене —13°, в Хайларе —28.6°.

Эти климатические условия свидетельствуют о том, что сохранение богатства флоры и растительности и их разнообразие, столь характерные, как мы увидим ниже, для В. Азии, обусловливаются главным образом не столько температурными условиями, как количеством и распределением осадков и влажностью атмосферы.

Палеоботанические данные

Нарисовать палеоботаническую картину эволюции флоры В. Азии, а также и Сибири в настоящее время вполне возможно, главным образом благодаря многолетней и неустанной работе А. Н. Криштофовича по сбору и определению палеоботанических коллекций и расшифрованию их на основе исторических этапов развития флоры умеренной Азии.

При рассмотрении флоры южного Китая мы уже видели, что в северных его районах к тропическим элементам начинают примешиваться умеренные виды, в дальнейшем к северу делающиеся господствующими. Это обусловливается тем, что между областью тропической и субтропической флоры Китая и областью его умеренной флоры имеется постепенный переход, выражающийся в убывании количества выпадающих осадков и смене океанического климата континентальным.

Только внутри страны между южным Китаем, находящимся под воздействием влажных муссонов, и лежащей к северу его областью господства лёссовых почв существует резкая климатическая разница.

Влияние климатических условий на характер флоры и распределение образующих ее видов является здесь результатом не только современного характера климата. В В. Азии уже с конца мелового периода климатические условия подвергались в значительно меньшей степени таким изменениям. Здесь не было резких и сильных перемен климата, которые повлекли бы за собой полную смену растительности. Между тем, в это время в Европе и З. Азии происходила смена влажного субтропического климата начала третичного периода умеренным, хотя и влажным, а затем холодным климатом ледниковых периодов, и, наконец, современным.

Даже во время господства на севере Азии климатических условий ледникового периода, отразившихся, конечно, и на климате Китая, в особенности верхних поясов его гор, растительность имела достаточные убежища в глубоких долинах, уже и тогда прорезывавших его горные массивы. Отсюда с потеплением климата она восстанавливала территорию своего обитания, которой целиком никогда не покидала. Таким образом, мы можем говорить об относительном постоянстве климатических условий, несмотря на то, что колебания их и существовали, и хотя современный климат значительной части Китая и является более сухим и холодным, чем он был в третичном периоде.

Эта относительная климатическая устойчивость и обусловленное ею значительное флористическое постоянство Китая выявляют хотя и немногочисленные имеющиеся палеоботанические данные. Так, в олигоцене, по данным определения Палибина (06) и Флорина (Florin, 22) отпечатков листьев из каменноугольных копей в Фушуне (Fu-shun) в Манчжурии, близ Мукдена, можно нарисовать следующую картину состава тогдашнего леса. Господствующее значение, повидимому, играли голосеменные, в особенности Sequoia, а Glytostrobus так же, как и в настоящее время, был, повидимому, приурочен к болотистым долинам рек. Среди лиственных деревьев главное место, по всей вероятности, занимал бук. В составе этих лесов имелись также: тополь, ольха, близкий к каштану дриофиллум, дзельква. Кустарники были представлены орешником, грабинником и калиной (Viburnum). По стволам вился папоротник Lygodium, росли папоротник Osmunda и даже пальма Sabal (Endo, 36), не найденная в Уссурийской области.

Здесь обращает на себя внимание, во-первых, большое разнообразие видового состава, характерное и для современных лесов В. Азии, и наличие родов, в настоящее время в Азии уже не встречающихся (Sequoia), во-вторых, очень незначительное количество вечнозеленых форм. Почти все найденные виды относятся к умеренному типу. Папоротники Lygodium и Osmunda не являются растениями только субтропического климата, так как в настоящее время они заходят на север за пределы субтропиков. Таким образом, в олигоцене климат Манчжурии был уже умеренным, но более влажным и менее сезонным, чем в настоящее время, хотя, вероятно, и теплее, так как в Корее и в меньшей степени у нас в области р. Амура произрастали некоторые вечнозеленые растения.

На основании определения ископаемых растений из окрестностей Вэй-чана (Wei Tch'ang), на 44° с. ш. и 117° в. д., в провинции Жэхэ (Jehoe) Депап (Depape, 32) указал на произрастание сосны, по его мнению, близкой к Pinus koraiensis, растущей в Корее, Манчжурии и на Дальнем Востоке СССР; бука, близкого к японскому Fagus Sieboldi; граба, отожествляемого им с современным Carpinus laxiflora из Китая и Японии, а также березы, каштана, тополя, липы, дзельквы,

близкой к Zelkova acuminata из Китая, Японии и Кореи; самшита, близкого к Buxus sempervirens (в Китае встречаются замещающие виды, а в Японии растет в настоящее время близкий вид B. japonica), и водяного ореха (Trapa natans var. minor). Даже если допустить, что из-за недостаточности материала не все видовые определения автора вполне надежны, все же связь этой третичной флоры с современной флорой северного Китая и Манчжурии несомненна.

Исходя из того, что сходная флора известна для олигоцена Сахалина, а Вэй-чан лежит южнее его на 10°, Депап относит определенные им растения к миоцену. Это основание, конечно, совершенно недостаточно и обусловлено недоказанным предположением северного происхождения указанных родов с позднейшим перемещением их на юг.

Южнее в провинции Шаньдун (Shantung), близ дер. Шань-вач в миоценовых отложениях вулканического пепла найдены многочисленные отпечатки растений. По предварительному определению их Чэни (Chaney, 37), они должны быть отнесены к родам Acer, Juglans, Tilia, Ulmus, Carpinus, и в настоящее время растущими в этой же провинции. Но, кроме того, вместе с ними найдены ископаемые листья и родов, теперь здесь не растущих, как Ficus, Lindera, Pueraria, Mallotus, имеющихся лишь южнее в долине р. Янь-цзы и в Японии. Так, склоны горы Фуджи и долины близ Никко покрыты лесом, образованным видами, большая часть которых миллионы лет назад слагала леса в провинции Шаньдун. Здесь также растут дуб, клен, орех, граб вместе с фикусом и лавром.

Флорин (Florin, 20) определил небольшую коллекцию из окрестностей Да-чжэн-чжоу (Ta-Ching-Kou) к северу от Калгана в Монголии, которую он относит к «середине третичного периода», в которой оказались семена сосны, листья комптонии и листья, сходные с грабом. Род Comptonia имел широкое распространение, в том числе и в умеренной Азии, в особенности от эоцена до миоцена. В настоящее время этот род сохранился только в восточной части С. Америки, где представлен лишь одним видом C. asplenifolia. Чени (Chaney, 33) в ископаемых находках из плиоценовых отложений близ Тайгу (Taiku) в провинции Шаньси установил наличие береста с морфологическим строением листьев, наиболее приближающимся к растущему в настоящее время в северном Китае Ulmus parvifolia; крыжовника с листьями, очень схожими с таковыми у Ribes aciculare, входящего в состав современной флоры северного Китая и Монголии; ameланхиера, по листьям очень близкого к Amelanchier asiatica var. sinica, широко распространенному в северном Китае, Корее и Японии; кленов — Acer pliocenicum, близкого к широко распространенному в центральном Китае A. Henryi, и Acer taikuensis, близкого к A. palmatum из юго-восточного Китая и Японии и A. Paxil из Южного Китая.

Все современные эквиваленты ископаемых видов, за исключением Acer Paxii, растут в северном Китае, а многие из них и в пределах самой провинции Шаньси. Что касается Acer Paxii, то он в южном Китае растет в горах на высоте 3000 м, где климатические условия соответствуют таковым на низком уровне в северном Китае.

Тем же автором (Chaney, 35) опубликованы результаты определений плиоценовых отпечатков листьев из трех местонахождений: из Тоссуннора (Tossun-Nor) в северо-восточном Тибете, из района Дуньхуан (Tun-huang) в провинции Ганьсу (Kansu) и из бассейна реки Тарим в Китайском Туркестане, входящем в состав провинции Синьцзян (Sinkiang). Ископаемую флору из всех этих местонахождений Чэни объединяет под названием «флора Куча».

Несмотря на то, что местонахождения из Синьцзяна, лежащие в

предгорьях Тяньшаня, между 81° и 85° в. д. и примерно на 40° с. ш., отстоят от местонахождения в Ганьсу на 1000 км, ископаемая флора их отличается значительным сходством, что видно из нижеследующей таблицы:

Ископаемый вид	Синьцзян 1-е местонахождение	Синьцзян 2-е местонахождение	Ганьсу	Тибет	Современный эквивалент	Современное географическое распространение
Acer pliocenicum		X	X		A. Henryi	Центральный Китай
Clematis pliocenica			X		C. fusca	Северный Китай
Cyperacites sp.	X		X			
Graminites sp.	X	X	X			
Nuphar Bohlini	X		X		N. minimum	Северное полушарие
Populus Norini	X	X	X		P. euphratica	Центральная Азия до С.-В. Африки
Rosa Hörneri			X		R. acicularis	Северное полушарие
Spiraea sinkianga	X					
Typha latissima	X	X	X	X	T. latifolia	Северное полушарие
Ulmus Hedini			X		U. pumila	Северный и Центральный Китай
Всего видов	6	4	9	1		

При сравнении этих палеоботанических данных с современной флорой Центральной Азии и, в частности, Монголии, можно установить в них много общего. Тополь (Populus euphratica) и берест (Ulmus pumila), соответствующие тополю и бересту, наиболее обильно представленным в ископаемых коллекциях, являются в настоящее время весьма обычными и почти единственными деревьями, растущими вдоль рек, пересыхающих летом в очень засушливой центральной части Ср. Азии. Ulmus pumila растет также и в Монголии, а тополь замещается здесь другим видом P. pilosa, растущим вдоль каньонов до 1600 м н. у. м.

Суммируя указанные данные, Чэни приходит к заключению, что характер растительности и образование отложений в мелких бассейнах говорят за то, что в районе указанных сборов климат уже был сухим, но все же более влажным, чем в настоящее время. Сравнение с современными условиями произрастания Populus euphratica и Ulmus pumila приводит к выводу, что количество осадков в северо-западном Китае в плиоцене, во время произрастания указанной ископаемой флоры составляло 250—300 мм, выпадавших главным образом летом. Температурные условия соответствовали современным в Центральной Азии.

При таком же сопоставлении ископаемой флоры Шаньси можно притти к заключению, что она росла при климатических условиях,

близких к современным северного Китая. Сравнивая размеры ископаемых листьев с листьями тех же растений в более влажных районах, автор приходит к заключению, что в плиоцене климат провинции Шаньси был сходен с современным климатом северного Китая, имея не более 380 мм преимущественно летних осадков в год и среднюю годовую температуру в 10.6°. По данным того же Чэни, в плейстоценовых лёссах, в 200 милях к северо-востоку от Тайку, найдены ископаемые остатки Celtis.

Третичная история флоры Японии по палеоботаническим данным рисуется в следующем виде. Согласно анализу ряда последовательных ископаемых флор из 8 местонахождений, возраст которых распределяется между верхним эоценом и плейстоценом, Эндо (Endo, 35) намечает следующие этапы эволюции японской флоры. Верхнеэоценовая флора песчаников с о. Хоккайдо содержит 48% родов, вымерших и отсутствующих в современной флоре Японии. В составе этой флоры находятся роды Sabal, Grewia, Ficus, Musa, Cinnamomum и др. Олигоценовая флора из Эсторо содержит 35% вымерших родов. В нее входили роды Taxodium, Sequoia, Nelumbium, Liquidambar, Trapa и др. Флора Кита-аики, возможно, также олигоценового возраста, содержит только 29% вымерших родов. В ней обычны Populus, Platanus и Sequoia; нижнемиоценовые флоры Кокуни и Каннонзава содержали 29% и 24% вымерших родов и включали Bauhinia, Cercis, Comptonia, Laurus и др.

В более поздних флорах процент вымерших родов еще более сокращается. Так, верхнеплиоценовая флора, найденная в Моги, содержала всего 3 вымерших рода, а еще более молодая флора из Учияма (самый верх плиоцена) — всего 1 род — Liquidambar, представленный сейчас в Китае, на Формозе, в Передней Азии и Северной и Центральной Америке. Еще более поздние флоры (например, Шиобара) уже совершенно не содержат родов, которые бы отсутствовали в современной флоре.

Несмотря на выпадение значительного процента родов за время эволюции флоры Японии в течение третичного периода, типичным является сохранение флорой в течение всего времени умеренного характера. Этот характер не нарушается наличием некоторых вечнозеленых элементов и даже пальмы сабаль (Kryshtofovich, 18; 20).

Ряд работ, посвященных другим местонахождениям, подтверждает эти данные. Так, тот же автор Эндо (Endo, 38) описал верхнемиоценовую флору из окрестностей г. Сендая в составе 52 видов, из которых 13, относящихся к 7 родам, сохранились на Формозе и в С. Америке, но отсутствуют в Японии. В ее составе находим роды Glyptostrobus, Sequoia, Taxodium, Acer с 7 видами, но также и Cinnamomum camphora, 2 вида Ficus и др. Миоценовую флору в 88 видов описал Шикама (Shikama, 38) из окрестностей г. Кобе. Здесь имеются папоротники — Woodwardia и Osmunda, хвойные — Sequoia и Taxus, 7 видов Acer, 4 вида Cinnamomun, Ficus, Liquidambar formosanum (и в настоящее время растущий на Формозе и в Китае), 6 видов Quercus, Nerium, Diospyros, Salix, Sorbus, Tilia, Ulmus, Zelkova, Alnus, Carpinus, Hedera, Ilex, Magnolia и др.

В отношении плиоценовой флоры еще Натгорстом (Nathorst, 81; 82; 88) были опубликованы результаты определения коллекции ископаемых листьев в хорошей сохранности, привезенных Норденшельдом из Японии. Флора эта была найдена близ Нагасаки в глинистых отложениях на берегу моря, перекрытых мощными вулканическими туфами. Местонахождение находится на 33° с. ш. В этой коллекции характерно отсутствие папоротников и незначительное участие хвойных, представленных только родом Taxites, близким к Taxus или Taxodium (Nat-

horst, 84). Все остальные ископаемые растения относятся к покрытосеменным, причем в числе их имеется значительное количество видов, тождественных современным, произрастающим в Японии, на Формозе или также и в Китае.[1] Из родов мы здесь находим: орех, граб, острию, бук, дуб, дзелькву, берест, линдеру, стиракс, хурму (Diospyros), ликвидамбар, дейцию, рябину, айву, софору, сумах (Rhus), клен, крушину, виноград, магнолию и др.

Обращает на себя внимание отсутствие в это время в составе флоры (так же, как и на той же широте в Китае) тропических и субтропических элементов. Имеется большое количество видов, сходных с современными или тождественных им, но растущих в горах Японии или в северной ее части. Другая же часть видов растет также в С. Америке и в умеренной зоне Гималаев. Нахождение указанной ископаемой флоры на уровне моря может быть объяснено или более холодными климатическими условиями в плиоцене Японии (обычно делаемое предположение), или же более высоким в то время положением этого местонахождения над уровнем моря. Ответ на этот вопрос дает Мики в недавно опубликованной работе (Miki, 38). Автор описывает ископаемые растения из 5 местонахождений на о. Хонсю, расположенных на высоте от 31 до 1000 м н. у. м. и относимых им к верхнему плиоцену, нижнему и верхнему плейстоцену. Таким образом, имеется последовательный ряд ископаемых растений, дающий возможность установить основные этапы в истории флоры Японии от верхнего плиоцена до современного момента.

Верхнеплиоценовое местонахождение на севере острова близ Ганамаки (Hanamaki) характеризуется наличием серого ореха (Juglans cinerea), в настоящее время растущего лишь в С. Америке, но найденного в плиоценовых отложениях многих мест Европы, а также определенного А. Н. Криштофовичем (15) для Алдана и Якутской области и устья р. Оби. Остальные виды в настоящее время распространены главным образом в Японии и Китае,[2] но некоторые из них[3] являются вымершими или растут в восточной части Средиземноморской области (Иран). Автор, руководствуясь главным образом последними видами, считает, что означенные растения росли в условиях засушливого климата.

Второе местонахождение, близ Катада, в центре того же острова, автор относит частично к нижнему плейстоцену, частично к верхнему плиоцену; оно характеризуется наличием большого количества видов,[4] растущих и теперь в Японии и Китае или близких к ним. Эти виды относятся как к хвойным, так и лиственным, включая роды Cephalotaxus, Chamaecyparis, Cryptomeria, Zelkova, Fagus, Camellia и др. Климат этого местонахождения в момент произрастания этой флоры автор считает близким к современному.

Третье местонахождение, близ Иокогамы, определяемое как нижнеплейстоценовое, изобилует большим количеством водяных растений: лотос — Nelumbium nuciferum и Euryale ferox, виды водяного ореха — Trapa, Najas, Sparganium, Potamogeton и др. Но здесь росли, как и в предыдущем местонахождении, те же виды магнолии, глициний

[1] Juglans Sieboldiana, Carpinus, близкий к C. cordata, Ostrya virginica С. Америка (а также Япония), Zelkova Keaki, Lindera sericea, Excoecarya japonica, Styrax obassia и S. japonicum, Liquidambar formosana, Deutzia scabra, Prunus Buergeriana, Rhus Griffithii (Гималаи), Meliosma myriantha, Acer pictum, Vitis labrusca, Xanthoxylum ailanthoides, Dictamnus fraxinella (также Средиземноморская область) и др.

[2] Alnus japonica, Magnolia kobus, Gleditschia japonica, Vitis sp., Styrax obassia.

[3] Paliurus nipponicus, Prunus Hausknechtii, Pirus cf. Wilhelmii.

[4] Cephalotaxus drupacea, Chamaecyparis pisifera, Cryptomeria japonica, Pinus Thunbergii, Quercus gilva, Gleditschia japonica, Wistaria floribunda, Acer crataegifolium, Camellia japonica, Styrax japonicum и др., а также Paliurus nipponicus.

(Wistaria), Acer palmatum и др. В наиболее низко расположенных слоях найдены Paliurus nipponicus, Ilex cornuta, в современной флоре не сохранившиеся.

Следующие два местонахождения, расположенные близ Токио, автор относит к верхнему плейстоцену. В них обильно представлены хвойные и листопадные виды, но совершенно отсутствуют вечнозеленые. Это обстоятельство, а также тот факт, что большинство найденных здесь видов растет и в настоящее время в центральной части Японии, но в горах, на высоте 1500—2500 м н. у. м., говорят о более холодном, чем в настоящее время, климате на той высоте, на которой были ископаемые.

Наконец, в последнем местонахождении, близ Адзучи (Azuti), доминирующую роль играют остатки лиственных растений, но при наличии лишь одного вечнозеленого вида — Quercus glauca. Большинство видов, как, например, Alnus japonica, Frangula (Rhamnus) crenata, Symplocos crataegoides, Styrax japonicum, растут и сейчас по краям болот и по берегам рек в таких же условиях, в каких росли и деревья, дошедшие до нас в виде ископаемых остатков. Автор считает это местонахождение более поздним, чем предыдущее, и считает его моложе неолита Японии.

Несмотря на незначительность материала, на основании этого последовательного ряда данных можно все же сказать, что вымершие виды, не дошедшие до нашего времени, составляли в верхнеплиоценовом местонахождении в среднем 38% определенных автором видов, в нижнем плейстоцене — 27%, а в верхнем плейстоцене уже все ископаемые остатки относятся к видам, входящим в состав флоры Японии и в настоящее время.

Ксерофиты в верхнем плиоценовом местонахождении составляли 32%, в нижнеплейстоценовом — 14%, в верхнеплейстоценовом они отсутствуют, а в послеолитовом появляются опять в количестве 4%. Хвойные в верхнем плиоцене представлены всего 5%, в нижнем плейстоцене — 9%, в верхнем плейстоцене — 33%, в послеолитовом — 4%; водные растения в верхнем плиоцене — 3.5%, в нижнем плейстоцене уже 27%, в верхнем плейстоцене — 24%, а в послеолитовое время — 20%.

Эти данные свидетельствуют о более засушливых условиях климата в плиоцене и увеличении его влажности в плейстоцене. Основанием для второго вывода, который может быть сделан, служит местонахождение в Экода, где на высоте 30 м н. у. м. были найдены ископаемые остатки, среди которых преобладают хвойные с небольшой примесью умеренных видов покрытосеменных. В настоящее время эти виды и в таком сочетании растут на высоте 1500—2000 м н. у. м. в центральной Японии. Следовательно, это позволяет считать, что во время верхнего плейстоцена климат в районе данного местонахождения был значительно холоднее, чем в настоящее время. Допустить, что такое охлаждение климата имело место в отношении всей Японии, нет основания, так как по другим местонахождениям ископаемых растений известна непрерывность произрастания в Японии таких субтропических, вечнозеленых видов, как Quercus gilva, Neolitsea (Tetradenia) aciculata и Camellia japonica.

Мики приходит к заключению, что указанные изменения в составе флоры могут быть объяснены связанностью Японии в плиоцене с материком Азии, чем обусловливались значительно более континентальные и засушливые условия климата. С окончательным превращением Японии в ряд островов климат ее стал влажным, океаническим. Следовательно, это изменение климата не связано с перемещением Японии в отношении широты своего местоположения. Это вполне согласуется

с тем обстоятельством, что в течение всего времени с плиоцена, а отчасти даже и раньше, флора Японии носит преобладающе умеренный характер. Указанное же нахождение хвойных видов в условиях верхнего плейстоцена, не совпадающих с современными климатическими, может быть объяснено неоднократно происходившими в Японии поднятиями и опусканиями суши.

В плиоцене местонахождения, расположенные сейчас в пределах береговой полосы, были подняты на уровень, превышающий современный на 500—1000 м. В нижнем плейстоцене, по мнению автора, произошло опускание, сменившееся в верхнем плейстоцене новым поднятием на 1500—2000 м. К концу верхнего плейстоцена в результате нового опускания описанные местонахождения достигли современной высоты над уровнем моря.

Такой же умеренный характер третичной флоры, как и в Японии, характерен и для Кореи, о чем могут свидетельствовать хотя бы данные Криштофовича (23) и новейшая работа Эндо (Endo, 38), в которой приводится список ископаемых видов, найденных в копях Чусен в провинции Коген-до, включающих роды Acer, Fagus, Trapa и др.

Обращаясь теперь к флоре Сахалина, мы найдем те же этапы ее эволюции. Ископаемая флора, описанная для Сахалина еще Геером, в результате новых находок и их определения (главным образом А. Н. Криштофовичем), оказалась частью не третичной, а верхнемеловой. В настоящее время эти первоначальные данные сильно пополнены, в результате чего мы имеем возможность составить себе представление о меловой и, по всей вероятности, в отношении покрытосеменных исходной флоре В. Азии.

Согласно Криштофовичу (37), флора В. Азии ранней фазы мелового периода включала еще много чисто юрских элементов. К ним постепенно начинают примешиваться, все увеличиваясь в числе, покрытосеменные и одними из первых виды Aralia (Уссурийская обл. и район р. Колымы). Позже появляются Viburnum и Populus, а затем и другие покрытосеменные при наличии еще мезозойских элементов. Так называемая цагаянская флора с Амура по найденной совместно с ней фауне должна быть отнесена к концу мелового периода, но она уже мало отличается от третичной умеренной флоры.

То же самое в еще меньшей степени относится и к более древней меловой флоре Сахалина. В составе ее мы находим роды Trochodendroides (Populus), Platanus, Rhus при наличии очень незначительного количества вечнозеленых представителей, как Hedera, Cinnamomum, Ficus и таких вымерших в Азии, но сохранившихся в Америке родов, как Sequoia, представленную здесь рядом видов.

Эта флора была распространена значительно дальше Сахалина на север, на что указывает нахождение в бассейне р. Колымы очень близкой ископаемой флоры, определенной также Криштофовичем (38). В составе этой флоры мы находим опять секвойю (Sequoia obovata), тополь, платан, плющ, аралию, возможно, орех (Juglans), дуб, а также Zizyphus и Cissus. Если правильность определения этих двух последних родов подтвердится, то это укажет на наличие в этой части Азии в то время теплых условий обитания. Тем не менее здесь ни Cinnamomum, ни Ficus, имеющиеся на Сахалине, пока не найдены.

Меловая флора Охотского побережья и северной Камчатки (Криштофович, 36) содержит из хвойных секвойю, а из лиственных — платан. В находках ископаемых растений вечнозеленые элементы совершенно отсутствуют.

Близкая по составу флора имела, очевидно, широкое распространение по всей С. Азии, так как определенная А. Н. Криштофовичем (33) верхнемеловая флора с северного Урала на р. Лозьве содержала

опять секвойю, тополь, магнолию, фикус, илекс и маклинтокию, т. е. имела в значительной степени умеренный характер.

Согласно А. Н. Криштофовичу (36), верхнемеловые ископаемые флоры Анадыря, с оз. Тастах в Якутии и Новосибирских о-вов содержат также секвойю, фикус и громадные листья тополя — Trochodendroides (Populus) Richardsonii, Liquidambar, но среди них еще нет ни бука, ни каштана, ни граба, ни водяного ореха, с олигоцена, в изобилии появляющихся в В. Азии.

Третичная нижнедуйская флора Сахалина, относимая Криштофовичем (36) к нижнему олигоцену или верхнему эоцену, содержит Sequoia Langsdorfii и S. brevifolia, Taxodium distichum, Glyptostrobus europaeus, тополь, ольху, березу, каштан, фикус, орешник (Corylus), орех (Juglans), магнолию, платан, софору и виноград. Этот состав флоры очень мало отличается от более поздней верхнедуйской флоры, включающей дуб, граб, бук (Fagus Antipofii), острию, секвойю, что указывает еще раз на очень медленную эволюцию восточноазиатской флоры.

В работе Борсук (39) о верхнемиоценовой флоре агневской свиты Сахалина содержатся определения 35 видов, собранных Криштофовичем. Основную роль здесь играют: тополь (3 вида), береза (6 видов), ольха (5 видов), берест (4 вида). Имеется также бук (точно не определенный), липа, рябина (2 вида), боярышник (3 вида). При сравнении с верхнедуйской флорой обнаруживается значительное обеднение, выражающееся в исчезновении родов: Quercus, Glycyrrhiza, Sophora, Acer, Elaeagnus и др. Это обеднение свидетельствует о похолодании климата и некоторой его аридизации, что привело к большому развитию таких родов, как тополь, береза, берест, ольха.

Таким образом, сопоставляя то, что нам известно в отношении ископаемой флоры конца мелового и начала третичного периодов для В. Азии и Сибири, с тем, что показывают палеоботанические данные в отношении Средиземноморской области, З. Европы, а у нас — Украины, Поволжья, вплоть до южной части Урала, мы увидим громадную разницу в видовом составе этих флор вплоть до различия семейств, их образующих. В то время как в Европе до миоцена процветала субтропическая флора, в эоцене мы видим еще большее участие тропических элементов — пальм Nipa и Sabal, лавровых — Cinnamomum, Laurus, Ocotea (Oreodaphne), миртовых и др., иначе говоря, в то время как здесь флора представляла собой непосредственное продолжение тропической флоры, сохранившейся и до настоящего времени в Малезии, в умеренной Азии существовала, как мы видели, совершенно иная флора. Здесь от Стерлитамака на Урале до восточных границ Азии и даже далее в пределах Аляски от эоцена до нижнего миоцена развилась, как это доказано А. И. Криштофовичем, удивительно однообразная флора, называемая им тургайской. Остатки этой флоры хорошо представлены в Канаде и на Аляске, мы их видели в Китае, Японии, в Уссурийской области, в Зайсанской долине, на Сахалине, по Охотскому побережью Азии; они имеются по р. Бухтарме в пределах Алтайско-Саянской возвышенности (Schmalhausen, 89), у Томска и на северном Урале. В составе этой флоры повсюду доминирует Sequoia, Alnus, Carpinus, Fagus, Castanea, Juglans, Acer, Platanus, Populus, Comptonia, Trapa с небольшой примесью более южных элементов, как Liquidambar, Liriodendron и др.

Несомненно, что южные районы области этой тургайской флоры, как, например, Япония, имели большее количество южных и отчасти субтропических элементов, как пальмы (Sabal, а так же, как и в современной флоре — Trachycarpus), но тем не менее и здесь сохраняется общий умеренный характер флористического состава.

Таким образом, с появлением покрытосеменных растений в меловом периоде (а вернее еще с конца юрского периода) создаются как бы два центра формирования будущих флор: один, приуроченный к тропической зоне, захватывавшей, вследствие более северного прохождения экватора в Европе — Африке, как мы это уже видели, современную Средиземноморскую область, вследствие чего субтропический характер флоры господствовал далеко к северу, примерно до 50° с. ш.; второй, вырабатывавшийся в это время в В. Азии, понимая под ней и часть С.-В. Азии, находившейся в то время в более благоприятных климатических условиях. Тропических условий климата там не существовало, так как экваториальная зона в это время проходила южнее, как и в настоящее время.

В результате возникли две основные флористические области: одна область тропической и субтропической флор, охватывавшая Ю. Азию и части Африки и Европы (в пределах СССР и З. Европы называемая Криштофовичем «полтавской»), и другая область флоры, простиравшаяся от С. Америки и В. Азии через всю Сибирь в пределы С. Европы (называемая Криштофовичем «тургайской»).

Несомненно уже и тогда, несмотря на однообразие этих флор, намечались в различных местах их обитания отличительные черты, характеризующие определенные районы и в дальнейшем приведшие к распадению этих областей на флористические провинции.

Начиная с миоцена, надвигавшееся охлаждение и осушение климата привели к вымиранию многих элементов в составе обеих флор, но особенно это сказалось в пределах Европы вследствие смещения экватора к югу. Это вымирание субтропической флоры и ограничение ее распространения к северу пределами Средиземноморской области и дали возможность умеренной флоре двинуться на запад в пределы Европы после осушения моря, покрывавшего западную Сибирь вдоль восточного склона Урала. Мы можем лишь присоединиться к выводу А. Н. Криштофовича (37, стр. 8), вытекавшему из всех его предшествующих работ, что эта флора, характеризующаяся видами с опадающей листвой «эпохи верхнего мела, с датского века и может быть немного ранее (цыгаянский век), существовала в области Амурского бассейна и С.-В. Азии, а затем постепенно, несколько изменяясь в составе, но сохраняя биологический облик, распространялась до Урала и за Урал в Европу, сменяя те вечнозеленые флоры, которые там существовали в начале третичнго периода, в эоцене и олигоцене». В пределы же Средиземноморской области, сохранившей до настоящего времени до известной степени свой третичный характер, как мы уже указывали, эта умеренная флора с палеогена начала проникать по поднимавшимся горным хребтам, заменяя на их верхних поясах вымиравшую и здесь вечнозеленую флору. К этому же времени относится, как мы это уже выше отметили, проникновение умеренных элементов в пределы современной тропической зоны, что осуществлялось благодаря наличию горных связей.

Несомненно, что с миоцена в пределах Европы шло наступание этой умеренной флоры и с севера из Арктики, куда она еще раньше проникла из Азии и Америки. Но прежние представления об отступании растительных зон из области аркто-третичной флоры в свете современных палеоботанических и ботанико-географических данных требуют коренного видоизменения.

В заключение необходимо еще отметить, что в пределах как тропической, так и умеренной (тургайской) флор уже с третичного периода существовали центры развития ксерофитной флоры (например, оз. Ер-ойлан-дуз близ Кушки в Средней Азии). Ксерофитная флора с осушением морских бассейнов, уменьшением влажности климата,

возникновением и расширением пустынных областей получила широкие возможности для развития и вытеснения гигрофитных как умеренных, так и субтропических и тропических элементов.

Китай

Мы начнем рассмотрение В. Азии с Китая, флора которого является, без всякого сомнения, не только основной для флор других районов В. Азии, но и исходной для значительного числа умеренных флористических элементов.

Китай обладает самой богатой умеренной флорой земного шара. О спокойном развитии китайской флоры с давних времен, во всяком случае с появления покрытосеменных растений, а по всей вероятности, и еще значительно раньше, говорит не только численное богатство ее видового состава, достигающее, включая южные тропические провинции Китая, почти 20 000 видов, относящихся к 1956 родам, из которых 69 эндемичны для Китая (Нао, 35), но и качественный характер его флоры. Так, главнейшие роды широколиственных деревьев умеренной зоны северного полушария представлены в Китае почти полностью, за исключением только двух родов — Platanus и Robinia. То же самое относится к родам хвойных той же зоны, из числа которых в Китае отсутствуют Sequoia, Taxodium, Sciadopitys, Cedrus, а также Tetraclinis, Pseudotsuga, Microbiota и др. В общей сложности флора Китая, по данным Вильсона (Wilson, 13, v. II), содержит 260 родов широколиственных деревьев, будучи в этом отношении значительно богаче С. Америки, имеющей только 165 таких родов.

О древности флоры Китая свидетельствует и большое количество реликтовых растений, имевших некогда широкое распространение, а в настоящее время уцелевших здесь, по выражению Дарвина, в качестве «живых ископаемых». Из числа их можно указать на Ginkgo biloba, дикое произрастание которого, хотя вторично и непроверенное, указано интродуктором Департамента земледелия США Мейером (F. N. Meyer, см. Wilson, 16) для провинции Китая Чжэ-цзян (Chekiang), и виды других голосеменных — Cycas, Cephalotaxus, Torreya, Taxus, а также на многие из наиболее древних родов папоротников, как Marattia, Angiopteris, Archangiopteris, Osmunda, Gleichenia.

Об этом говорят и удивительные разрывы ареалов родов китайской флоры, из которых укажем сейчас хотя бы на род Libocedrus, представленный в Китае видом L. macrolepis, тогда как другие его представители растут в Калифорнии, Чили и Н. Зеландии: на род Osteomeles, имеющий в западном Китае вид O. Schwerinae, разбросанный по островам Тихого океана; на род Nertera с китайским видом N. sinensis, представленный другими видами на островах южного полушария. Об исходном характере флоры Китая для окружающих его частей Азии говорят многочисленные факты, к которым мы в дальнейшем еще не раз вернемся. Сейчас же отметим, что многие растения, носящие видовое название japonica,[1] происходят вовсе не из Японии, где многие из них даже не растут в диком состоянии, а имеются лишь в культуре, а из Китая.

Флора Гималаев образовалась, несомненно, в результате распространения на запад видов с более древних хребтов западного Китая и восточного Тибета[2]. Как это отмечено Вильсоном (Wilson, 13),

[1] Например, Iris japonica, Anemone japonica, Lonicera japonica, Kerria japonica, Aucuba japonica, Senecio japonicus, Eriobotrya japonica.

[2] Примерами видов, общих Гималаям и западному Китаю, могут служить: Evonymus grandiflorus, Euptelea pleiosperma, Clematis montana, C. grata, C. Gouriana, Rosa sericea, R. microphylla, Primula sikkimensis и P. involucrata и др.

исследование флоры горных хребтов, лежащих между Бутаном (Bhutan) и западным Китаем, укажет, по всей вероятности, на то, что районы Сиккима являются для многих видов границей их распространения на запад. Многочисленность видов, общих с Центральной Азией, Сибирью и Европой, не оставляет сомнения в роли Китая в образовании лежащих к западу флор. Наличие общих с С. Америкой или замещающих видов говорит о прежней связанности этих флор.

Многочисленными культурными растениями человечество обязано Китаю: достаточно указать на плодовые — цитрусы, персик, абрикос, технические — тунговое дерево, рами, и на многочисленные декоративные.

Основываясь на своих исследованиях флоры Китая, Гандель-Мацетти (Handel-Mazzetti, 31) подразделяет ее на следующие флористические провинции: 1) северокитайская — корейская провинция смешанных лесов, 2) пустынная провинция южного Гоби, 3) центральнокитайско-японская провинция лавровых лесов, 4) провинция тропического Китая, 5) высокогорная провинция Юньнани и западной Сычуани, 6) восточнотибетская горно-степная провинция, 7) провинция верхней Бирмы и западной Юньнани.

Тропические и субтропические провинции южного Китая мы не относим к восточноазиатской области. Их флористические особенности уже рассмотрены вместе с флорой всей тропической Азии (гл. II). На остальных нам надо сейчас остановиться, но вследствие еще очень незначительной изученности флоры Китая это будет возможно сделать только для немногих из его провинций, по которым имеются работы, дающие анализ их флоры.

Мы начнем с центрального Китая, для части которого имеется прекрасная ботанико-географическая сводка Дильса (Diels, 01). Район, охватываемый ею, занимает восточную часть провинции Сычуань. Он представляет собой равнину, со всех сторон окруженную горами. На западе он ограничен высочайшими возвышенностями, расположенными на границе Тибета; на севере хребет Цин-лин-шань (Tsin-ling-shan) ограждает его от более холодных лёссовых областей Китая с пустынными условиями климата; на востоке и юге нет таких крупных возвышенностей, но и здесь имеются горные хребты, прорезываемые течением Янь-цзы (Jangtse).

Этот район составляет часть центрально-китайской флористической провинции (Гандель-Мацетти, Handel-Mazzetti, 31), отличающейся очень ровным климатом. Абсолютные минимумы не бывают ниже —6°, годовые количества осадков колеблются в пределах 1000—1500 мм.

Самый нижний, но и самый сухой субтропический пояс с засушливым периодом в конце лета и осенью поднимается на юге области, ближе к Юньнани, до 1000 м, на севере же — до 500 м н. у. м. Это пояс ксерофитных хвойных — Pinus Massoniana, Cunninghamia и Cupressus fenebris; меньшее значение имеют Liquidambar, камфорное дерево (Cinnamomum camphora), Photinia Davidsoniae, вечнозеленый Castanopsis sclerophylla, дубы вечнозеленый и листопадные (как, например, Quercus serrata), в подлеске — Vaccinium bracteatum, рододендрон (Rhododendron Simsii), берест (Ulmus parvifolia) и др. Во влажные речные ущелья этого пояса доходят виды тропического Китая.[1]

В следующем тепло-умеренном поясе, поднимающемся в среднем до 2000 м, травянистая растительность представлена уже родами, характерными и для умеренной области:[1] среди деревянистой растительности еще представлены Cunninghamia, Pinus Massoniana с примесью Liquidambar formosana, тунг — Aleurites Fordii, но имеются и другие лиственные деревья, как каштан (Castanea Seguinii), конский каштан (Aesculus Wilsonii), черемуха (Prunus sericea), клен (Acer sinense и A. Henryi), дзелькова (Zelkova serrata), гледитчия (Gleditschia sinensis); в подлеске: камелия (Camellia oleifera), мушмула (Eriobotrya japonica), рододендрон (Rhododendron ovatum), кизил (Cornus capitata), папоротники, в том числе Woodwardia radicans и Osmunda regalis; по стволам вьются и ползут плющ (Hedera himalaica), бересклет (Evonymus aculeatus), глициния (Wistaria chinensis) и другие лианы. А верхняя часть этого пояса занята уже главным образом буковыми лесами. Еще выше, до 2400—3000 м н. у. м., идет умеренный пояс с лесами из листопадных деревьев с примесью хвойных. Наконец, холодно-умеренный пояс, имеющийся только на самых высоких горах, расположенных на границе провинции Юньнань, покрыт пихтовыми лесами.

До самой северной границы этой области доходят бамбук, веерная пальма (Trachycarpus excelsus) и культура риса, а вместе с последней и ряд тропических сорняков.

Этот характер смены растительности еще больше подчеркивается Дильсом при описании изученного им района. Богатство деревянисто-кустарниковой растительности, представленной многочисленными родами и видами, и преобладание ее над травянистой, обычное в тропической зоне, но характерное и для всей В. Азии, — конечно, в тех местах, где леса еще не уничтожены человеком, — здесь особенно ясно, усиливаясь с поразительной быстротой по направлению к югу. Это особенно выявляется в количестве лиан: их много уже в Японии, здесь же количество семейств с вьющимися и лазящими представителями значительно больше. Многообразие лазящих видов таких родов, как Smilax, Rubus, Clematis, Celastrus, Aconitum и др., чрезвычайно велико.

Растительность внутреннего Китая нигде не выявляет какого-либо резкого нарушения спокойного развития ее с очень давних пор, не считая новейшего воздействия на нее человека. Это видно из того удивительного для европейца сочетания видов, в котором входят в соприкосновение и растут совместно в тех же фитоценозах роды и виды, которые мы обычно привыкли видеть в различных удаленных флористических областях: виды Rubus переплетаются с бамбуком, давая тень видам Primula и Pedicularis, в лесу, у подножья дубов распускаются цветы паразитных видов Balanophora, тропические орхидеи живут эпифитно на ветвях ясеней и берез.

Эта картина перехода тропической и субтропической флор в умеренную зону нигде так не выявлена, как во флоре центрального Китая, так что, знакомясь с ней, становится вполне ясной неудачность и неприменимость термина «бореальные» для обозначения элементов умеренной, листопадной флоры.

Дильс различает 6 групп элементов в составе рассматривавшейся им флоры. Первую из них образуют тропические элементы флоры Малезии и Индо-Китая, проникающие, как мы видели, с юга в пределы центрального Китая и постепенно достигающие здесь пределов своего северного распространения. Большее значение имеют виды горных поясов тропической Азии — от верхней Бирмы до гор Кхасиа.

Вторую группу составляют субтропические элементы, которые Дильс подразделяет на общемуссонные, гималайские и японские эле-

[1] Asplenium nidus, Salix Mesnyi, Castanopsis fissa, Ficus parvifolia и hirta, Crinum latifolium, Musa sp., Alocasia odora и др., а по берегам рек — Pterocarya stenoptera, Viburnum odoratissimum, Adina racemosa и др.

[1] Imperata, Ischaemum, Dactylis, Bromus, Poa, Festuca, Carex cruciata, Eupatorium Lindleyanum, Pteridium aquilinum.

менты. К первым он причисляет виды, имеющие ареалы, простирающиеся от восточных Гималаев и северной части Индо-Китая через центральный Китай до Японии. В Китае эти элементы во многих случаях достигают максимального богатства форм. Под так называемыми «гималайскими» элементами следует понимать группу видов, общих возвышенностям Китая и Гималаям. Но если предшествующие тропические и субтропические элементы распространялись на северо-восток в пределы Китая из тропиков Азии, где находится центр их происхождения, то общие с Гималаями виды, как раз наоборот, возникли на значительно более древних горных хребтах Китая и восточного Тибета и отсюда после поднятия Гималаев распространились в их пределы. Таким образом, мы здесь по существу имеем китайские элементы Гималаев, а не наоборот. Сюда относятся многочисленные умеренные элементы, как виды Betula, Cotoneaster, Quercus и др., многие из которых до последнего времени считались специфичными для Гималаев и гор Кхасиа, но сейчас найдены в восточном Тибете. Высокогорная флора Китая еще очень мало изучена, но несомненно, что в ней таится разгадка происхождения не только флоры Гималаев, но и умеренной флоры Азии и Европы, что будет видно из приводимых ниже данных.

То же самое надо сказать и о «японских» элементах, т. е. видах, распространенных как в Китае, так и Японии. Число их измеряется сотнями и не оставляет никакого сомнения в том, что Япония в ботаническом отношении составляла еще не так давно единое целое с Китаем, о чем и свидетельствует ее флора. Это обилие тождественных видов и форм заставляет путешественника забывать, находится ли он в Японии или Китае. Многие из общих Китаю, и вообще В. Азии, и Японии родов считались прежде эндемичными для японской флоры. Исследования флоры Китая все более и более проливают свет на происхождение этих родов. Процент эндемизма флоры Японии, принимавшийся во времена Гризебаха, должен быть в настоящее время снижен больше чем на половину. Гандель-Мацтетти вследствие этого сходства флор и включает в свою центрально-китайскую флористическую область японские острова: Хонсю, Сикоку и Кю-Сю.

Третью группу элементов образуют роды, общие с флорой С. Америки. На этой связи флор В. Азии и Америки мы ниже подробно остановимся, здесь же лишь отметим, что в числе этих родов имеются такие, которые достигают пределов своего распространения: 1) в Малезии, 2) в Гималаях и 3) в В. Азии — только в центральном Китае и Японии, 4) только в центральном Китае.

Четвертую и пятую группы элементов образуют роды умеренной флоры, из которых первые, называемые Дильсом по принятому шаблону, без всякого учета их происхождения, «бореальными», представлены в умеренной области как Старого, так и Нового Света, вторые же — евразиатские элементы относятся к родам или секциям родов, в Новом Свете отсутствующим.

Эти роды умеренной флоры достигают наибольшего своего морфологического развития в В. Азии, преимущественно в центральном и западном Китае. В качестве примера можно указать на семейство Betulaceae, отличающееся в центральном Китае поразительным разнообразием типов, частью совершенно самостоятельного характера, частью переходного к типам других областей. Исключительное значение для понимания истории умеренной флоры имеет то обстоятельство, что в В. Азии, в частности, в центральном Китае и прилегающих к нему областях, сосредоточены все основные морфологические типы родов Carpinus, Corylus и Betula, а также родов Ostrya и Ostryopsis, имеющих здесь также центр своего происхождения. Род Carpinus представлен 9 видами, Corylus — 3 видами и 5 разновидностями, Betula — 7 видами. Никакого сомнения в восточноазиатском происхождении не оставляет род Fagus, представленный здесь пятью видами (Liou, 35),[1] тесно связанными, с одной стороны, с японскими F. Sieboldi и F. japonica, а с другой с восточно-средиземноморским — F. orientalis. Каштан — род Castanea, имеющий такой же характер ареала, как и бук (Европа, З. Азия, В. Азия и С. Америка), имеет здесь в Китае несомненный центр многообразия.

Дуб — род Quercus, характеризуемый в центральном Китае многочисленными, одни рядом с другими растущими типами, будучи представлен свыше чем 30 видами, имеет здесь, несомненно, один из центров своего происхождения. Особенно большое значение имеет произрастание здесь такого характерного для Средиземноморской области вида, как каменный дуб (Quercus ilex). Этот вид связан с частью его ареала в Средиземноморской области через Q. baloot, рассматриваемый как подвид Q. ilex; Q. baloot распространен в Афганистане и Гималаях. Очень важно и то обстоятельство, что в центральном Китае имеются виды, чрезвычайно близкие к каменному дубу, даже рассматриваемые некоторыми авторами как его разновидности, как Q. phillyraeoides и Q. acrodonta. Аналогичный характер распространения имеет и ряд других типично средиземноморских родов, как Cotinus, Pistacia, Zizyphus и Paliurus.

Сосредоточие многообразия форм в В. Азии имеет место и у травянистых родов. Так, роды семейства Liliaceae, в части своих секций, характерных для флоры умеренной области, как, например, Polygonateae, Convallarineae, Parideae и др., нигде не достигают такого морфологического многообразия, как в центральном Китае. Несомненно, что здесь, особенно в горах восточного Тибета, лежит один из центров их развития. То же самое можно сказать о родах Primula, Androsace и др.

К числу аналогичных евразиатских элементов относятся роды лютиковых — Aconitum, Anemone, Hepatica, Clematis, Atragene, Adonis, Consolida, зонтичных — например, Aegopodium, колокольчиковых — Adenophora, бурачниковых — Omphalodes и Onosma, губоцветных — Dracocephalum и Phlomis. Значение В. Азии как центра развития этих родов выявляется, например, в том, что два последних рода губоцветных представлены к юго-востоку от восточного Тибета лесными омброфильными и гигрофильными видами. Но здесь же, в этих же горах, имеются и ксерофитные формы, которые дальше к западу при все увеличивающейся полиморфности делаются единственно господствующими (см., например, Попов, 26). Этот же процесс ксерофитизации при распространении на запад характерен и для многих луковичных лилейных.

Все эти, несомненно древние, представители флоры В. Азии дают нам чрезвычайно важные указания на одни из путей заселения более молодых, пустынных областей Центральной и Западной Азии, многие из которых в третичном периоде были еще дном моря или озер или же утратили свою предшествующую флору вследствие осушения климата. В работе, посвященной географии плодовых растений подсемейства Pomoideae, Н. В. Ковалев (40) показал, что роды Malus, Pirus, Crataegus, Sorbus, происходящие из лесов В. Азии, распространяясь на запад, постепенно утратили свои первоначальные гигрофитные черты. Это дало им возможность расселиться в лесостепных, затем степных и, наконец, полупустынных областях.

Биологические и морфологические изменения, которые претерпели эти роды, хорошо иллюстрируются яблоней и грушей. Оба эти рода — Malus и Pirus — имеют сходное происхождение и сходные ареалы.

[1] Fagus lucida, F. Chenii, F. Engleriana, F. longipetiolata, F. tientaiensis.

При своем распространении из В. Азии они создавали параллельные экологические группы форм. Виды этих родов в В. Азии, вследствие равномерного и влажного климата, рано цветут, не имеют периода покоя, рано вступают в плодоношение и развивают плоды на однолетних побегах. Корневая система у них поверхностная, надземный рост быстрый. Листья у них крупные, зазубренные, большей частью голые. Ксерофитные же виды З. Азии и Европы характеризуются поздним вступлением в плодоношение, устойчивым периодом покоя, образованием плодов на двухлетних побегах, глубокой корневой системой, медленным развитием надземной части, более мелкими, менее зубчатыми, часто густовойлочно опушенными листьями.

Последнюю группу элементов образуют центральнокитайские эндемики. Число их точно — не только в отношении видов, но даже и родов — установить нет возможности за отсутствием достаточных данных по флоре остальных частей Китая. Дильс приводит 27 эндемичных родов и две секции еще двух других родов, до выхода его работы, кроме центрального Китая, еще нигде не найденных.

В результате дальнейшей обработки гербарных материалов с горных хребтов Юньнани и из восточного Тибета Дильс (Diels, 13) смог еще точнее обосновать значение западного Китая для истории флоры В. Азии и Гималаев.

Возвышенности Юньнани слагаются из высокогорного плато и возвышающихся над ним цепей горных хребтов. Плато Юньнани, лежащее примерно на высоте 1800—2400 м, отличается сильной засушливостью. Годовое количество осадков едва превышает 100 мм, и выпадают они преимущественно летом. Зима здесь относительно теплая, благодаря чему в долинах, до 1500 м высоты, подымаются еще из пределов Индо-Китая термофиты, как Calamus, Altingia и др. Сюда же, там, где условия полива это допускают, доходят и такие тропические культуры, как, например, культура риса. Культивируются здесь также кукуруза, пшеница, зерновые, бобовые и опийный мак. На более высоких местах с менее благоприятными климатическими условиями возделывают картофель и гречиху.

В флористическом отношении это горное плато характеризуется многочисленностью своих умеренных элементов, распространению которых способствует уничтожение человеком имевшихся здесь лесов. При этом важно отметить, что многие из них имеются и на прилегающих с юга возвышенностях Сиама,[1] на высоте 1200 м н. у. м., под 22—19° с. ш. На плато Юньнани к этим растениям на высоте 1800—2100 м присоединяется еще и ряд других аналогичных элементов.[2]

Горный хребет Юньнани снижается по направлению с севера на юг. Под 30° с. ш. имеются вершины, достигающие 7500 м высоты; долины лежат на высоте 2500 м, под 27.5° высота хребта колеблется около 5000 м, а долины снижаются до 1500 м. Соответственно этому мы имеем с юга на север смену дубовых лесов смешанными, которые затем переходят в пихтовые леса, образованные Abies Fargesii и другими хвойными с примесью Acer, Prunus, с подлеском из рододендрона, жимолости и др.

Дальше к северу, на безлесных местах доминируют кустарники: Berberis, Hypericum, Lonicera, Spiraea, Cotoneaster, Potentilla, Rhododendron; среди травянистой растительности — Aconitum, Lilium, орхидеи, зонтичные, сложноцветные и др. По краям долин этой кустарни-

[1] Таковы, например, Thalictrum, Anemone, Delphinium, Silene, Stellaria, Hypericum, Impatiens, Agrimonia, Poterium, Epilobium, Oenanthe, Galium, Primula, Fraxinus, Pedicularis, Ajuga, Mentha.

[2] Corydalis, Cardamine, Lathyrus, Pimpinella, Leontopodium, Lysimachia, Gentiana, Onosma, Adenophora, Oxyria.

ковой зоны имеются еще остатки уничтожаемого человеком леса, образованного елью, пихтой, можжевельником, тополем, рябиной.

За этой зоной идет уже высокогорная степь с угнетенной кустарниковой растительностью и альпийской травянистой растительностью, еще дальше к северу и северо-западу переходящая в пустыню.

О связи флоры центрального Китая с этими западнокитайскими возвышенностями мы уже говорили; излагаемые дополнительные данные только подтверждают эту связь, свидетельствуя о том, что западный и центральный Китай флористически составляет единое целое. Только альпийский пояс западного Китая, в связи с большой высотой его над уровнем моря, отличается большим числом флористических элементов, отсутствующих в центральном Китае, но, наоборот, становящихся обычными дальше на запад. Это делает описываемые возвышенности как бы переходной областью между флорой В. Азии и лежащими на запад районами. Это выявляется с полной очевидностью при сопоставлении флоры этих западнокитайских возвышенностей с флорой Гималаев. Мы находим здесь многочисленные флористические связи, хотя имеется и ряд родов западного Китая, отсутствующих в умеренном поясе Гималаев. Это будут роды, ограниченные в своем распространении В. Азией,[1] но также и роды, широко распространенные[2] во многих случаях на запад до Европы включительно. Объяснить отсутствие многих из этих родов климатическими причинами нет основания и, пока флора Гималаев еще так недостаточно исследована, надо воздержаться от каких-либо предположений.

Но в противоположность этому имеется не только ряд родов, но и видов, общих западному Китаю и всему хребту Гималаев, как в их умеренном,[3] так и в альпийском[4] (свыше 3000 м) поясах. Нижеследующая таблица дает несколько примеров числа видов для родов, общих западному Китаю и Гималаям. Этот цифровой материал не может считаться, конечно, окончательным, но нам важны соотношения, которые, по всей вероятности, и при дальнейших исследованиях этих флор сохранят свое значение.

Род	Число видов			Род	Число видов		
	Западный Китай	только Гималаи	общие		Западный Китай	только Гималаи	общие
Lilium	18	2	3	Trollius	—	1	1
Fritillaria	4	4	3	Corydalis	43	21	4
Paris	5	—	1	Saxifraga sect. Hirculis	39	25	9
Cypripedium	8	4	1	Acer	23	7	6
Betula	3	—	2	Rhododendron	76	34	3
Alnus	1	1	1	Primula	105	50	9
Corylus	1	—	2	Gentiana	66	28	13
Polygonum	14	33	30	Salvia	15	8	3
Rheum	7	5	2	Lonicera	58	16	6
Clematis	28	6	7	Leontopodium	14	4	2

Но этим флористические связи с западным Китаем не исчерпываются, так как, помимо этих элементов, общих всему хребту Гималаев,

[1] Cryptomeria, Cunninghamia, Cephalotaxus, Platycarya, Ostryopsis, Koelreuteria, Idesia, Paulownia.

[2] Thuja, Libocedrus, Scilla, Veratrum, Pterocarya, Fagus, Castanea, Zelkova, Helleborus, Mercurialis, Ailanthus, Tilia, Lythrum, Lisimachia, Catalpa, Petasites.

[3] Salix Wallichiana, Alnus nepalensis, Quercus semecarpifolia, Coriaria nepalensis, Primula petielaris, Perilla ocymoides, Viburnum sect. Solenotinus.

[4] Carex parva и другие виды, Juncus himalensis, Salix Lindleyana, Saxifraga diversifolia, Bergenia purpurascens, Potentilla eriocarpa, Primula denticulata.

имеются еще и такие, которые распространены только в восточных или только в западных Гималаях. Связь с непосредственно прилегающими восточными Гималаями является вполне понятной. В материале, обработанном Дильсом, имелось 80 таких родов. Отсутствие этих родов в западной части Гималаев объясняется климатической разницей между

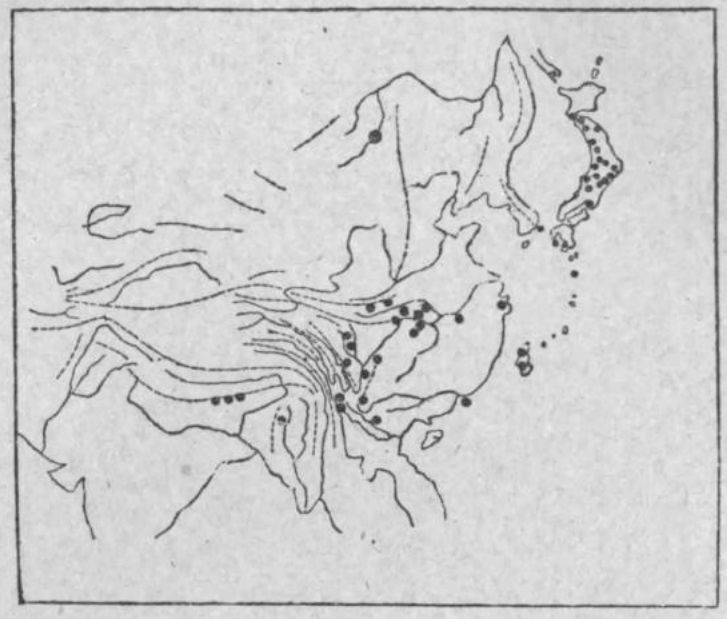


Рис. 20. Местонахождения рода Stachyurus в Восточной Азии и Восточных Гималаях; отсутствует в Западных Гималаях (Diels, 1913)

ними и восточными Гималаями, установленной Гукером, о чем мы выше уже писали.

Многие из этих родов в Китае представлены наибольшим количеством видов и форм, убывающих при их распространении на запад. Часть родов или их секций присуща только западному Китаю и вос-

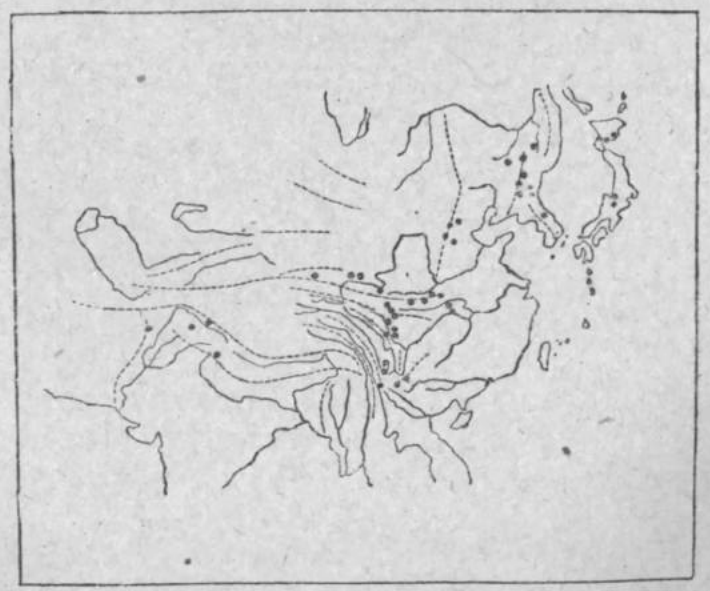


Рис. 21. Разрыв ареала рода Syringa в Гималаях (Diels, 1913)

точным Гималаям.[1] Другие являются китайско-японскими[2] или широко распространенными в умеренной области[3] родами. Среди родов, общих западному Китаю и западным Гималаям, минуя восточные, имеются роды с центром наибольшего своего разнообразия в Азии в умеренной зоне (Eremurus, Goldbachia) или выше 3000 м (Megacarpaea, Circaeaster). Другие роды[4] и виды[5] имеют более обширные ареалы с центрами развития и вне Азии. Дальнейшие исследования Гималаев, весьма вероятно, сгладят эти противоречия между восточной и западной их частя-

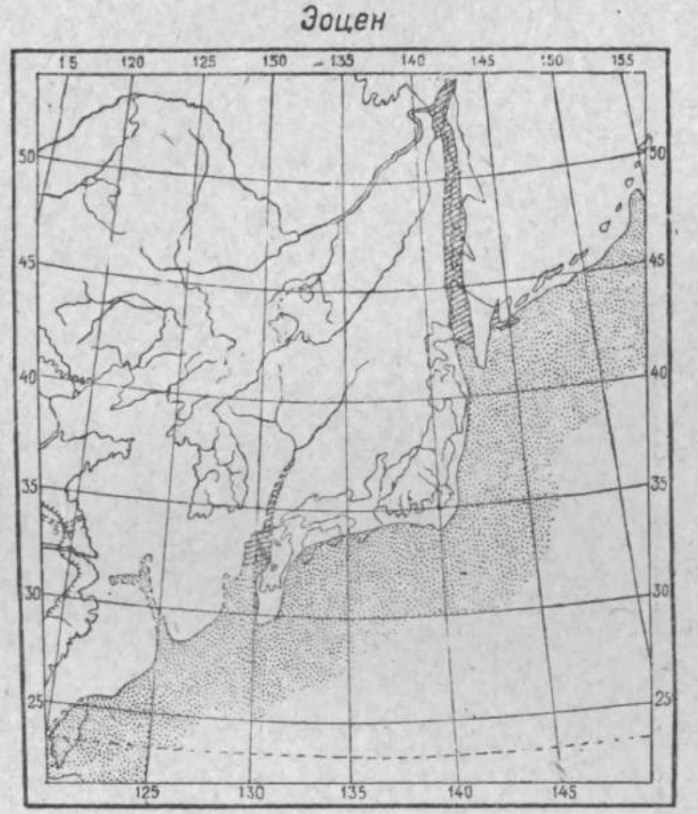


Рис. 22. Палеогеографическая карта Японии: эоцен (белое — суша, штриховка и пунктир — море) (Kyukichi, 1938)

ми. Возможно, конечно, также, что какое-либо климатическое изменение в умеренной зоне Гималаев явилось причиной ранее сплошного распространения видов, вследствие чего в восточных Гималаях образовался указанный разрыв в их ареале. Эти предположения тем более вероятны, что в альпийском поясе Гималаев эти противоречия в значительной степени сглаживаются и флора приобретает сходный характер на всем протяжении от Ян-цзы до Инда.

Все изложенное заставляет нас присоединиться к выводу Комаро-

[1] Anisadenia, Primula sect. Omphalogramma et sect. Cankrienia, Gentiana sect. Stylophora.

[2] Aucuba, Edgeworthia, Calorrabdos.

[3] Larix, Asarum, Mandragora, Scopolia.

[4] Aquilegia, Paeonia, Alchimilla, Sophora, Colutea, Linum, Dictamnus, Cotinus, Pistacia, Staphylea, Osmorrhiza, Seseli, Statice, Syringa, Nerium, Lithospermum, Lamium, Marrubium, Abellia.

[5] Dactylis glomerata, Silene tenuis, Arabis alpina, Poterium sanguisorba, Lotus corniculatus, Lathyrus pratensis, Lycopus europaeus, Achillea millefolium.

ва и Дильса, что В. Азия является центром возникновения и распространения умеренной флоры, что, как мы видели, подтверждается и палеоботаническими данными. Гималаи являются для этого чересчур молодой горной системой, вследствие чего восточные Гималаи никогда не были центром развития какой-либо флоры. В противоположность этому Китай, представляющий с верхнего триаса или юры непрерывно существовавшую сушу, является древним центром развития флоры Азии, а вместе с тем и флоры умеренной области северного полушария, что с еще большей очевидностью выявилось в результате монографических исследований В. Л. Комарова, на которых мы еще подробно остановимся.

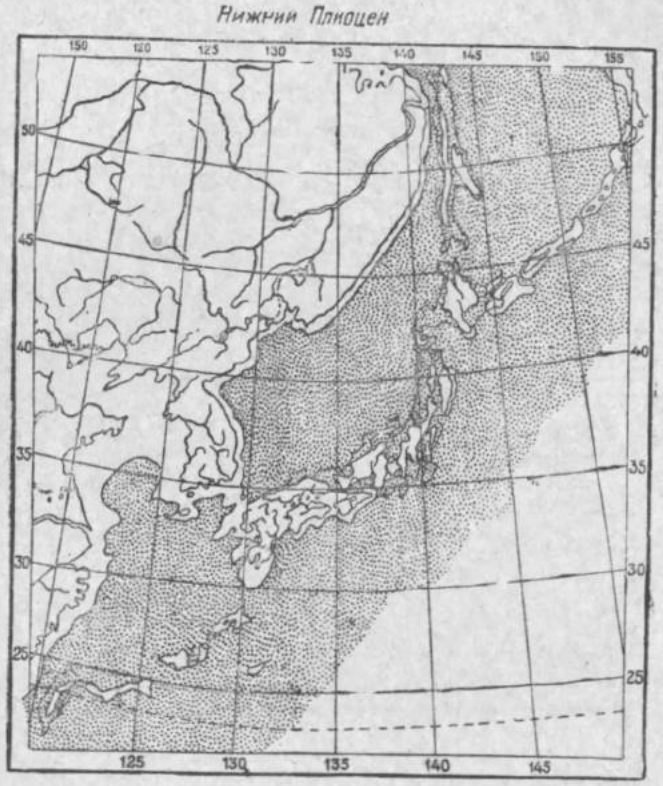


Рис. 23. Палеогеографическая карта Японии: нижний плиоцен (белое — суша, пунктир — море) (Kyukichi, 1938)

Обращаясь теперь к северо-восточному пределу центрального Китая, образованному, как мы видели, хребтом Цин-лин-шань, мы можем охарактеризовать его флору также на основе работы Дильса (Diels, 05). Этот хребет, достигающий свыше 3000 м высоты, образует чрезвычайно важную физико-географическую границу в пределах Китая, разделяя его на две различные географические, а также и флористические части. Он представляет собой, как мы уже указывали, восточную оконечность системы Кунь-луня и является геологически одной из наиболее древних частей всей В. Азии. К северу от него простирается область типичного лёссового ландшафта, к югу от него, наоборот, лежит центральный Китай с его субтропическим обликом.

В то время как к югу от Цин-лин-шаня жаркое, богатое осадками лето сменяется теплой, влажной и туманной зимой, а температурные условия незначительно колеблются, — к северу климат характеризуется

резкими сменами крайних температур, ясными, сухими и холодными зимами. Вследствие этого и флора к югу от этой стены Цин-лин-шаня отличается богатством и разнообразием видового состава, тогда как к северу от нее она является однотонной, бедной степной или полупустынной флорой.

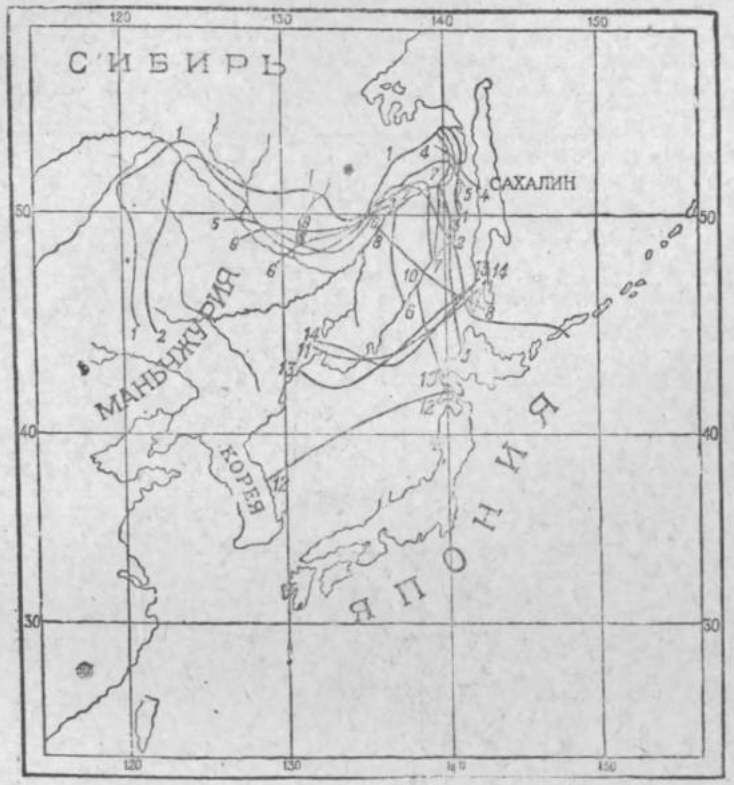


Рис. 24. Границы распространения в Восточной Азии видов: *1* — Quercus mongolica, *2* — Tilia cordata, *3* — Berberis vulgaris (var.), *4* — Actinidia kolomikta, *5* — Maackia amurensis, *6* — Juglans mandshurica, *7* — Vitis amurensis, *8* — Evonymus alata, *9* — Phellodendron amurense, *10* — Carpinus cordata, *11* — Actinidia arguta, *12*— Ilex integra, *13* — Celastrus articulata, *14* — Kalopanax ricinifolia (Максимович, 1883)

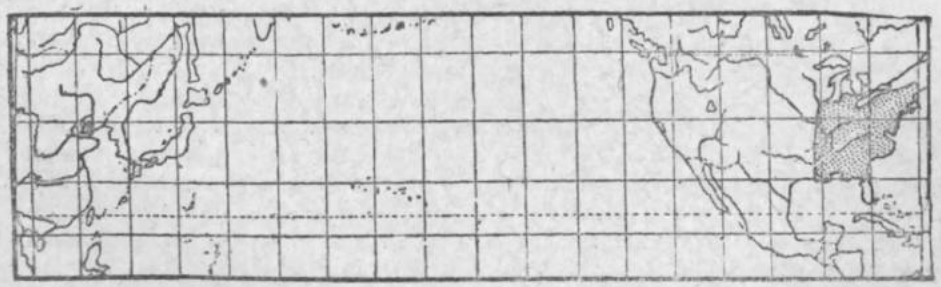


Рис. 25. Ареалы Liriodendron tulipifera (Америка) и L. chinensis (Китай) (Fernald, 1929).

На склонах Цин-лин-шаня, как это вытекает из результатов обработки ботанических сборов Дильсом, в каждом его поясе происходит шаг за шагом смена субтропического вечнозеленого, влажного типа леса лесом, образованным умеренными, листопадными элементами. Эта смена тропической флоры умеренной, начавшаяся уже на границе

южного и среднего Китая, все усиливаясь, достигает здесь своего завершения.

Уже известным исследователем флоры Китая Давидом (David; по Дильсу, 1. c.) было отмечено, что вечнозеленый дуб, который он называет Quercus ilicioides и который, по данным Франшэ (Franchet), представляет собой лишь форму Q. ilex, в южных частях Цин-лин-шаня сохраняет зимою листья, тогда как в северных его частях теряет их на зиму, превращаясь, таким образом, в листопадное растение. Гризебах, не допускавший эволюции видов, высказал сомнение в идентичности

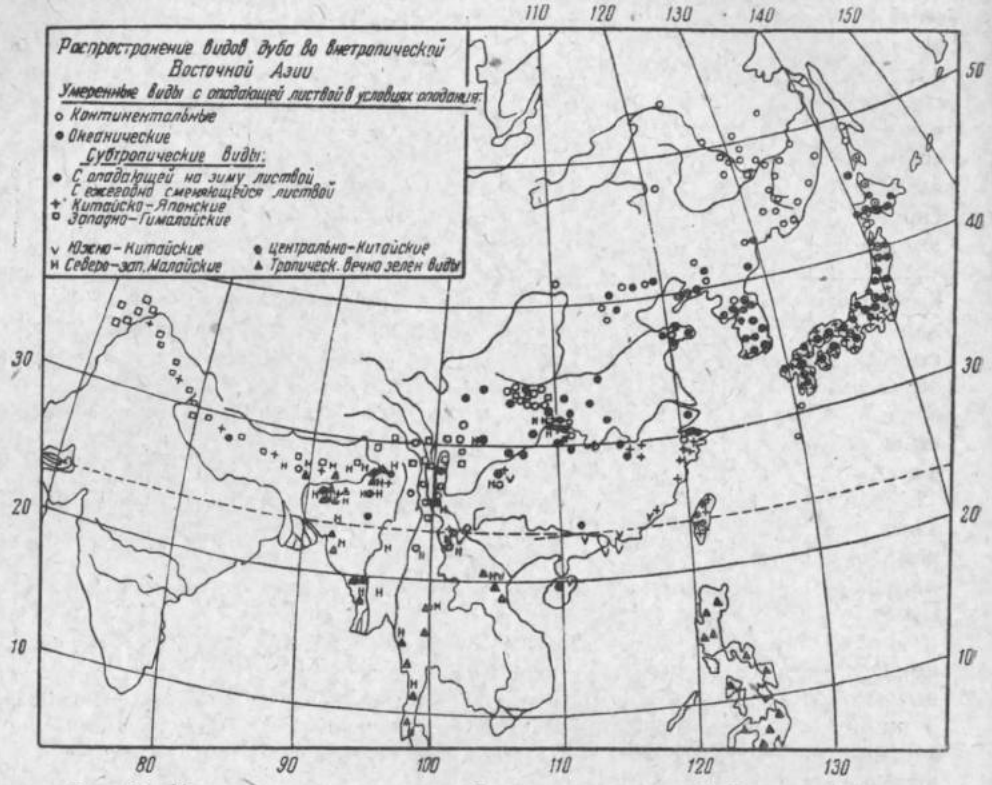


Рис. 26. Местонахождение видов дуба во внетропической Восточной Азии (Schottky, 1912)

этих деревьев, но сомнений в правильности этих данных не может быть, так как они доказываются и другими аналогичными фактами. В частности, это подтверждается наличием у ряда родов в составе флоры Цин-лин-шаня видов как вечнозеленых, так и теряющих на зиму листья.[1] При этом соотношение вечнозеленых видов к листопадным равняется 7 : 9. Таким образом, здесь уже имеется перевес листопадных видов над вечнозелеными, тогда как в юго-восточной части центрального Китая это соотношение начинает принимать обратный характер, а дальше к югу уже преобладают вечнозеленые виды. Тропическое происхождение рода Evonymus находится вне всякого сомнения, так что отмеченная эволюция его видов стоит в несомненной связи с климатическими условиями, что подтверждается еще существованием таких видов, как например, E. lanceifolius, являющегося, в зависимости

[1] Например, род Evonymus во флоре центрального Цин-лин-шаня имеет вечнозеленые виды: E. nanus, E. grandiflorus, E. japonicus, E. chinensis, E. venosus, E. cornutus, E. acanthocarpus, но также и листопадные виды: E. Bungeanus, E. Hamiltonianus, E. verrucosus, E. verrucosoides, E. phellomanus, E. striatus, E. sanguineus, E. Giraldii, E. fimbriatus.

от условий обитаний, вечнозеленым или листопадным (Loesener, 900), подобно каменному дубу (Quercus ilex) в северной части Цин-лин-шаня.

У рода Celastrus отношение вечнозеленых к листопадным видам в составе рассматриваемой флоры равняется 1 : 3. То же самое наблюдается и у других родов: Elaeagnus представлен вечнозеленым видом E. lanceolata и типично листопадными — E. umbellatus и E. mollis; Berberis и Mahonia имеют вечнозеленые виды наравне с многочисленными листопадными. То же самое относится и к роду Smilax.

Но гораздо чаще на Цин-лин-шане это равновесие в отношении вечнозеленых и листопадных форм нарушается в пользу последних, причем вечнозеленые уже совсем отсутствуют. Это имеет место у родов, вообще бедных вечнозелеными представителями, как роды семейства Juglandaceae и Betulaceae, Lonicera и др., или же в более благоприятных условиях представленных вечнозелеными видами. Так, крыжовник (Grossularia) уже в соседних районах центрального Китая имеет виды с неопадающими листьями, другие же, как слива (Prunus), сирень (Syringa), на юге в Юньнани представлены еще вечнозелеными видами.

Семейство лавровых (Lauraceae), в южной части центрального Китая поражающее многообразием и богатством своих представителей, дало лишь небольшое число листопадных видов, вследствие чего в составе флоры Цин-лин-шаня играет лишь ничтожную роль. Оно образует как бы переход к семействам, лишенным более выносливых представителей, распространение которых к северу приостанавливается еще до достижения ими Цин-лин-шаня, вследствие чего они в его флоре уже совершенно отсутствуют.

Мы уже неоднократно указывали, что наши дубы не сразу сбрасывают свою листву, которая сохраняется на дереве до самой весны, что ясно указывает на их происхождение от вечнозеленых видов. Это же явление наблюдается у многих Oleaceae и у видов Elaeagnus флоры Цин-лин-шаня.

Этот же процесс превращения субтропических форм в умеренные проявляется здесь, по данным Дильса, также и в характере защитных почек молодых побегов. При этом тут защитные покровы в виде чешуй и прочего носят еще примитивный характер, свидетельствуя о том, что формирование умеренной флоры находится в status nascendi. Так, например, у рода Buckleya нераспустившиеся молодые побеги прикрыты несколькими, один на другом лежащими рядами молодых листьев. Свободные окончания этих листьев, открытые для действия внешней среды, имеют чешуевидный характер и коричневую окраску. Таким образом, получается впечатление обычной почки. Между тем части этих же листьев, находящиеся под вышележащим листом, продолжают сохранять свою нормальную нежную консистенцию. При вытягивании побега листья раздвигаются и быстро достигают своих нормальных размеров, сохраняя в течение всего своего существования коричневую окраску кончика. Такого рода почки присущи многим растениям Цин-лин-шаня.

Тот же переход от субтропического леса к умеренному сказывается и в обеднении числа лиан и эпифитов. Тропические лианы здесь почти отсутствуют, но вьющиеся и лазящие виды родов Clematis, Rosa, Rubus, Vicia, Rubia, Smilax еще представлены, хотя далеко не в таком разнообразии, как южнее, в пределах центрального Китая.

То же самое можно сказать и в отношении эпифитов. В центральном Китае, южнее Цин-лин-шаня, эпифиты представлены еще в довольно большом числе, хотя они уже не играют такой роли, как в тропической флоре. На Цин-лин-шане не установлено ни одного покрытосеменного эпифита. Эпифитно растут лишь папоротники, мхи

и низшие растения. Очень большой интерес представляет то, что эти папоротники редко живут эпифитно, а обычно произрастают в расщелинах скал, между камнями и пр. Так, например, род Niphobolus, играющий в палеотропической флоре заметную роль, на Цин-лин-шане приобретает уже ксерофитный облик, а на границе своего ареала имеет редуцированные размеры (например, N. angustissimus). Такое же изменение в биологии происходит и у другого эпифитного палеотропического папоротника — Drynaria. Описанный Дильсом вид D. Baronii превратился в ксерофита, ведущего наземный образ жизни. Таким образом, и здесь мы имеем явную эволюцию тропической флоры в умеренную.

Эта ксерофитизация флоры выражается и в появлении защитных приспособлений, как, например, опушенность, отсутствующая у типичных форм тех же видов в пределах центрального Китая. Так, кирказон (Aristolochia setchuensis) представлен на Цин-лин-шане сильно волосистой разновидностью — holotricha, такую же разновидность — vestita дает идезия (Idesia polycarpa). То же самое имеется у видов Cotoneaster, Viburnum, Gesneraceae, у Chelonopsis Giraldii — единственного ксерофильного представителя омброфильного рода. Ксерофитизация выражается также в уменьшении листовой поверхности, например, у Syringa microphylla — наиболее обычной на Цин-лин-шане сирени. Все эти растения лесного происхождения, изменившие свою биологию и внешний облик в результате приспособления к условиям обитания, переходным от субтропических к умеренным.

Смена тропической флоры умеренной может быть также иллюстрирована убыванием тропических элементов и обеднением состава семейств. Например, согласно Chien (33), семейство Verbenaceae в Малезии представлено 25 родами, включающими около 200 видов, в южных провинциях Китая в его состав входит уже 14 родов и 50 видов, тогда как в северных провинциях имеется всего 2 рода и только 2 вида.

Обращаясь к флористическим элементам Цин-лин-шаня, мы можем констатировать уже почти полное отсутствие тропических элементов, еще довольно многочисленных в составе флоры центрального Китая. К их числу относятся изменившиеся представители упомянутых папоротников Niphobolus и Drynaria. Для большей же части тропических элементов Цин-лин-шань представляет собой уже непреодолимую преграду. Здесь отсутствуют лазящие Araceae, Scitamineae и эпифитные орхидеи. Тропические секции рода Quercus тут уже не предоставлены. Многообразие рода Ficus, наблюдаемое в южной части Китая, сводится здесь всего к одному виду — F. heteromorpha. Такое же обеднение наблюдается и в семействе Lauraceae, представленном на Цин-лин-шане сбрасывающими листья видами. Lindera chinensis, обычное дерево в Ичане (Ichang), на Цин-лин-шане уже исчезает, а вместе с ним и ряд других южных видов, как Phaseoleae, Begonia, вечнозеленые миртовые.

Исчезают даже тропические сорняки, далеко проникающие в глубь центрального Китая. Только папоротник Marsilia, термофильные Cyperaceae и немногие другие сопровождают еще культуру риса в долинах, у подножья северного склона Цин-лин-шаня

Зато субтропические элементы здесь представлены в значительно большем числе, физиономически придавая флоре Цин-лин-шаня южный облик. Здесь, так же как и в отношении западного Китая, Дильс подразделяет субтропические элементы на три группы: общие всей муссонной области Азии, восточно-тибетские и китайско-японские. Первая из этих групп еще хорошо представлена, но совершенно ясно ослабление формообразовательной способности родов, очевидно, в связи с неблагоприятными условиями обитания. Так, например, полиморфизм родов

Stachyurus и Helwingia центрального Китая здесь совсем исчезает; род Ilex на Цин-лин-шане представлен лишь одним видом — J. Pernyi, тогда как на юго-востоке имеется не менее 17 видов этого рода.

Восточнотибетские элементы имеют гораздо бо́льшие возможности проникновения на Цин-лин-шань, чем виды предыдущей группы, вследствие непосредственной связи его с восточной частью тибетского горного хребта. Это особенно ясно сказывается в высокогорной флоре Цин-лин-шаня, которая уже целиком носит тибетский характер. Как показал это Дильс в своей другой работе, посвященной альпийской флоре В. Азии (Diels, 04), эти флористические связи Цин-лин-шаня значительно более выражены в отношении северо-восточной части восточного Тибета, чем юго-западной, т. е. обращенной в сторону Гималаев. Тем не менее последние имеют в своем составе элементы, общие с Цин-лин-шанем. Таким образом, принадлежность восточного Тибета и Цин-лин-шаня к одной и той же горной системе Кунь-луня выявляется и в составе их флор.

Указанная выше близость лесных флор центрального Китая и Японии проявляется в менее значительной степени и в отношении Цин-лин-шаня. Уменьшение здесь китайско-японских элементов объясняется, несмотря на широту Цин-лин-шаня, соответствующую южной Японии, отсутствием пояса влажного климата. Но отсутствие здесь многих влаголюбивых, типичных для Японии видов компенсируется наличием видов манчжурско-японских.[1] Они распространены в горных районах северо-восточного Китая, в Корее, в области Амура, а также и в Японии. Сюда примыкает группа аналогичных, умеренных видов, но отсутствующих в Манчжурии, как например, дзельквы — Zelkova.

Вторая группа включает виды, распространенные в умеренной области северного полушария,[2] в том числе и Европы. Они обычны и в Японии, но их нет, повидимому, в центральном Китае к югу от Цин-лин-шаня.

Но вместе с тем в высокогорной флоре Цин-лин-шаня и Японии можно констатировать ряд пробелов. Так, в Японии отсутствуют типично тибетские горные элементы[3] и, наоборот, во флоре Цин-лин-шаня и вообще системы восточного Тибета нет ряда видов,[4] обычных в горах центрального Китая. Вместе с тем японские и тибетские горные системы имеют ряд общих видов уже определенно северного происхождения.[5] Эти обстоятельства указывают на то, что горы Японии и сино-тибетской системы были разъединены с более раннего времени, чем лесные области Китая и Японии, и что обогащение японских возвышенностей настоящими бореальными элементами шло не с запада, а с севера (Diels, 04).

Эти обе группы видов уже ясно указывают на переход восточноазиатской флоры к флоре умеренной области Евразии и, повидимому, и на те пути, откуда пошло ее распространение.

Восточноазиатские — североамериканские элементы представлены на Цин-лин-шане, по данным Дильса, по сравнению с имеющимися видами этой группы элементов во всем центральном Китае, в количестве 75%. Эта цифра выше процента китайско-японских элементов. По

---

[1] Например, Menispermum dauricum, Cladrastis amurensis, Atractylis ovata, Panax Ginseng.

[2] Например, Gagea lutea, Convallaria majalis, Majanthemum bifolium, Herminium monorchis, Microstylis monophyllos, Humulus lupulus.

[3] Trollius pumilus, Meconopsis, Eutrema Edwardsii, Saxifraga hirculus, Sweertia bifolia, Codonopsis viridiflora и др.

[4] Epimedium diphilum, Dicentra pusilla, Geum dryadoides, Empetrum nigrum, Loiseleuria procumbens, Vaccinium uliginosum, V. vitis idaea и др.

[5] Phleum alpinum, Polygonum viviparum, Oxyria digyna, Sibbaldia procumbens, Pinguicula vulgaris.

всей вероятности, это обусловливается континентальностью условий климата Цин-лин-шаня.

Указанная выше группа умеренно-евразиатских видов, общих с Японией, тесно связана с группой более континентальных евразиатских видов, широко распространенных также и в Западной и Северной Азии, но в Японии или очень слабо представленных или совсем отсутствующих. В центральном Китае, к югу от Цин-лин-шаня, они пока не найдены. Их можно подразделить на мезофильные виды,[1] обычные на лугах и в горах Сибири, и более многочисленную группу ксерофильных видов. Последние могут быть обозначены как китайско-монгольские элементы. Сюда относятся многочисленные бобовые, как, например, Caragana, представленная в провинции Ху-бэй (Hu-peh) всего одним видом, на Цин-лин-шане же 4 видами, и др.[2] К их числу относятся и многие виды, являющиеся на западе сорными, как например, мать-мачеха (Tussilago farfara), имеющая здесь, на Цин-лин-шане, самое восточное свое местонахождение.

Все эти виды приурочены почти исключительно к сухим северным, нижним склонам и отрогам Цин-лин-шаня, с которых начинается лёссовая область системы Вэй-хэ.

Таким образом, подводя итоги изложенному выше, можно сказать, что Цин-лин-шань в основных чертах своей флоры несет еще вполне восточноазиатские черты, но здесь влаголюбивые южнолесные элементы находятся уже в стадии перехода к флоре умеренных, листопадных лесов. На северных его склонах берет уже начало центральноазиатская флора.

Если эту границу, образованную Цин-лин-шанем, продолжить далее на восток, то можно констатировать, что возвышенности Цаочжоу (Kiaochow), лежащие на самом востоке провинции Шаньдун (Shantung), вблизи океана, представляют собой такой же предел распространения субтропической флоры на север. В отношении осадков область Цао-чжоу находится в очень благоприятных условиях, так как ветры, дующие летом с океана, приносят большое количество влаги, задерживающееся возвышенностями, ограничивающими область с севера. В зимние месяцы ветры имеют обратное направление, вследствие чего количество осадков значительно сокращается. Тем не менее здесь в составе флоры (Loesener, 20) еще имеется значительное количество субтропических, особенно общих с Японией,[3] а также и тропических элементов,[4] число которых в прежнее время, до уничтожения покрывавших горные склоны лесов, было, несомненно, значительно выше. Эти субтропические, а тем более тропические элементы в результате уничтожения лесов все более и более вытесняются видами, распространяющимися из северного Китая и Манчжурии,[5] играющими уже преобладающую роль во флоре Цао-чжоу.

Лежащая к северо-востоку от этой границы лёссовая область северного Китая характеризуется уже бедной, однообразной флорой. Это обусловливается прежде всего геологической молодостью этой области; образование лёсса началось лишь на границе между плиоценом и плейстоценом и продолжается и в настоящее время. Значительную роль играют и климатические условия, в первую очередь осадки, количество которых достигает 338—472 мм в год.

[1] Alchimilla, Geranium pratense, Dictamnus, Cortusa, Polemonium, Myosotis и др.
[2] Astragalus, Oxytropis, Glycyrrhiza, а также Ephedra equisetina, Agriophyllum, ряд Silene, Gypsophila, Ranunculus, Hesperis, Tamarix, Echinospermum, Cymbaria и др.
[3] Crotalaria sessiliflora, Aeshynomene indica, Perilla ocymoides, Asteromoea indica.
[4] Polygonum (Persicaria) senticosum, P. Thunbergii, Aconitum japonicum, Gleditschia, Pueraria, Evonymus japonicus, Petasites japonicus.
[5] Polygonum bistorta и P. (Persicaria) sibiricum, Clematis fusca, Thalictrum aquilegifolium, виды Lespedeza, Gladrastis amurensis, Celastrus orbiculatus, Ajuga genevensis, Brunella vulgaris, Leontopodium sibiricum, Ligularia sibirica.

Малое разнообразие видов, характерное для таких недавно заселенных областей, компенсируется большим количеством экземпляров тех же видов, в результате чего растительность приобретает характер низкорослой степи, очень сходный с такими же степями Центральной Азии.

Как указал Гандель-Маццетти (Handel-Mazzetti, 31), северный Китай имеет большое число общих близких или тождественных видов с центральноазиатской флорой.[1] Эндемизм северокитайской флоры очень беден.[2]

Южная часть провинции Жехэ (Jehol), входившая раньше во внутреннюю Монголию, а теперь отторгнутая японцами, включившими ее в состав Манчжуко, характеризуется еще наличием ряда лесных видов, поскольку они не были уничтожены человеком (Takahasi, 36). По имеющимся историческим данным, северокитайская лесная флора 800—900 лет назад доходила до Унтань-чжэн (Wu-tan-cheng) и реки Си-ла-му-люн (Hsi-la-mu-liin-ho), находящихся на самом севере этой провинции. Позже, лет 230—240 назад, она достигала уже только Чжи-фынь (Chih-fêng). Знаменитые леса Вэй-чан (Wei-ch'ang) в центральной части провинции, процветавшие еще 50—60 лет назад, в настоящее время, вследствие вырубания их и изменения климатических условий, сократились до небольшого оазиса среди безлесной местности. Соответственно этому место уничтоженной северокитайской флоры заняла наступающая на юг монгольская флора.

Для южной части провинции указанный автор приводит для гор Сиа-дао-эр-лин, У-лин-шань и Чан-шань-юй (Hsia-tao-êrling, Wu-ling-shan и Chang-shan-yii) ряд древесных и кустарниковых видов умеренной флоры[3] с опадающей листвой, но также и хвойные, как Biota orientalis, Larix Principis-Ruprechtii, Picea Schrenkiana, Pinus Fokunagai, P. tubulaeformis, и даже такие растения, как Dioscorea Giraldii, Nelumbium nuciferum.

Область р. Амура

Далее к северу Манчжурия и область р. Амура нашего Хабаровского края имеют опять флору, носящую по богатству и разнообразию своего видового состава черты древней флоры. Вместе с тем совершенно очевидны как связи ее с восточноазиатской флорой, так и общее направление эволюции. Для этой флоры мы имеем исчерпывающие и блестящие труды К. И. Максимовича и В. Л. Комарова, которыми мы можем гордиться.

Максимович в своей «Флоре Амура» (58) дает весьма ценный ее анализ, который, несмотря на давность его опубликования, сохранил еще все свое значение.

Амурская флора характеризуется еще большим количеством древесных растений. Согласно Максимовичу, отношение древесных растений к травянистым составляет здесь 1 : 5.9. В восточной Сибири это

[1] Tragus racemosus, Populus euphratica, Stellaria dichotoma, Arenaria holosteoides, Gypsophila acutifolia, Clematis orientalis, Chorispora tenella, Sisymbrium heteromallum, Lepidium latifolium, Nitraria Schoberi, Elaeagnus angustifolia, Apocynum venetum.
[2] Macleya (Bocconia) microcarpa, Gueldenstaedtia diversifolia, Statice bicolor, Nothoscordum neriniflorum, Stipa Bungeana и др.
[3] Prunus ansu, P. Davidiana, Celastrus jeholensis, Rhamnus arguta, Acer truncatum, Spiraea dasyantha, Corylus heterophylla и C. mandshurica, Populus Maximoviczii, Betula mandshurica, Quercus mongolica.

отношение, по его же данным, равняется 1 : 6, в Забайкалье — 1 : 7.7, в Монголии 1 : 8; между тем для флоры Бейпина (Пекина), по тогдашним, весьма неполным, данным, она составляла 1 : 4.

Область Амура, ограниченная с севера Становым хребтом, а на западе пустынями Монголии, представляет собой для многих древесных видов северную и западную границы их распространения, которые в то же время характеризуют и пределы самой флоры, например, для дуба (Quercus mongolica), липы (Tilia cordata, по Максимовичу), березы (Betula davurica), клена (Acer spicatum var. ukurunduense), маакии [Cladrastis (Maackia) amurensis], ореха (Juglans mandshurica), груши (Pirus ussuriensis), орешника (Corylus heterophylla), бересклета (Evonymus Maackii), феллодендрона (Phellodendron amurense).

Характерное для древних флор богатство видового, в частности, древесного состава имеется и здесь. Древесная флора области Амура, по данным Максимовича, включает 131 вид деревянистых растений, среди них 42 вида деревьев. Амурская флора имеет 34 вида вьющихся растений, из которых 2 являются деревянистыми.

Несколько субтропических и тропических видов Азии[1] доходит до области Амура, где и находят свою предельную границу распространения.

Взаимоотношения флоры Манчжурии лучше всего рассмотреть по «Флоре Манчжурии» В. Л. Комарова (01—07), охватывающей естественную Манчжурскую физико-географическую область. Последняя доходит на востоке до Тихого океана, на западе ограничивается Манчжурским грабеном (долинами рек Лао-хо, среднего течения Сунгари и низовий Нонни), на севере р. Амур, от впадения в нее р. Буреи до устья р. Горина и морского побережья, южнее залива Ходжи, на юге она немного не доходит до Мукдена.

К сожалению, сам автор не осуществил своего намерения опубликовать четвертый том означенной флоры, посвященный теоретическим выводам из результатов проделанной им огромной систематической работы. Эти выводы, ввиду важности манчжурской флоры для понимания флоры всей В. Азии и отсутствия какой-либо флоры для других ее частей, представили бы собой выдающийся ботанико-географический интерес. Правда, автор восполнил отчасти этот пробел своим «Введением во флоры Китая и Монголии», к которому мы еще перейдем, но тем не менее нельзя не пожалеть об отсутствии теоретического тома «Флоры Манчжурии».

Поэтому нам оставалось лишь подсчитать количества видов, приводимых в географических таблицах для отдельных семейств и порядков, причем мы получили следующее распределение видов: субтропических и тропических — 128, общих с Японией — 865, с Китаем и Монголией — 953 (эта цифра, по всей вероятности, окажется в дальнейшем еще выше), с Забайкальем (Даурией) — 788, с Арктической областью — 565, с охотской флорой — 562, с Европой — 540, с С. Америкой — 341, космополитных видов — 38 и эндемичных для В. Азии (причем автор включает сюда также и Даурию и Охотский район) — 121.

Отсюда вытекает, что проникновение тропических и субтропических видов в пределах Манчжурии окончательно угасает и что отсюда начинается полное господство умеренной флоры, виды которой проникают далеко на запад и на север.

---

[1] Centipeda (Myriogyne) minuta, Mazus rugosus, Siphonostegia chinensis, Perilla ocymoides, Chylocalyx perfoliatus, Dioscorea quinqueloba, Commelina communis.

Япония

Цепь принадлежащих Японии островов образует три дуги: между материком и каждой из них находятся моря — Охотское, Японское и Китайское. Главная из этих дуг образована четырьмя наиболее крупными островами, являющимися собственно японскими: Хонсю (Honschu), Шихоку (Zchikoku), Кю-шю (Kyuschu) и Хоккайдо, или Иезо (Hokkaido или Ezo). Лежащую к северу дугу образуют Курильские о-ва, а к югу Рю-кю (Ryu-kyu). Еще дальше на юг от последней лежит о. Формоза, или Тай-ван (Tai-wan).

Рельеф островов сильно гористый, низменности занимают небольшие территории преимущественно по побережьям морей и в устьях рек. Горы, значительная часть которых имеет вулканическое происхождение, достигают 3000 м и даже более.

Японские о-ва неоднократно подвергались поднятиям и опусканиям. Третичные морские отложения часто расположены высоко над уровнем моря, иногда даже выше 1000 м. Весь этот архипелаг островов возник в результате складчатых горообразовательных процессов, происходивших в третичном периоде вокруг Тихого океана.

Палеография Японий в меловом и третичном периоде, согласно новейшим данным (Kyukichi, 38), была такова. В течение мелового периода, а также и в палеоцене большая часть Японских о-вов составляла непосредственное продолжение на восток материка Азии. В эоцене и олигоцене эпиконтинентальное море покрыло остров Кю-сю (Kyu-syu) и, вероятно, захватило юго-западный край Хонсю. Палеогеновые отложения угля, простирающиеся от западного Сахалина до центрального Хоккайдо (Hokkaido), образовались, повидимому, в узком и длинном эстуарии.

В миоцене произошло отделение Японии от материка. В начале миоцена северная Япония была покрыта морем, в среднем миоцене трансгрессия моря еще усилилась. В плиоцене море начало сокращаться. В начале плиоцена южная часть Японии соединилась с материком. Эта связь в конце плиоцена была вновь нарушена.

Японские о-ва простираются с севера на юг на протяжении 30° широты, что является причиной сильной климатической разницы между северными и южными из них.

Климат Японии определяется в первую очередь действием муссонов. Зимой господствует холодный муссон с материка, дующий в северо-западном направлении. На обращенных к материку частях островов зимой ясные, солнечные дни являются исключением. На юге на о. Рю-кю и в северной части Формозы зимой, большей частью, каждый день идет дождь. В Японии же собственно, особенно в ее северной части, выпадает снег, покров которого достигает в горных районах нескольких метров толщины. Наоборот, на тихоокеанском побережье в это время преобладает ясная погода.

Летом дующий с материка муссон оказывает мало влияния на климат Японии, что выражается в незначительной разнице климата восточных и западных побережий ее островов. Погода большей частью хорошая и ясная, за исключением дождливого периода, продолжающегося с середины июня до второй половины июля.

Несмотря на островное положение Японии, температура ее зимой ниже, чем на той же широте в Манчжурии, а летом выше, что определяется холодными течениями воздуха с материка и жаркими — с Тихого океана. В центральной части Хоккайдо наблюдались минимумы до —41°. Этим объясняется то обстоятельство, отмеченное еще Максимовичем (83), что границы северных пределов распространения ряда древесных видов, общих северной Японии и Манчжурии, в пределах последней лежат дальше на север, чем в Японии; в точности повторяя прохождение соответствующих изотерм.

Южнее такого падения температуры не бывает, но все же обычны минимумы на несколько градусов ниже нуля. Так, в Нагасаки абсолютный минимум достигает —5°. В южной Японии средние температуры на 2 градуса выше, чем на о. Кю-сю. На о-вах Рю-кю средние зимние температуры равняются 15°, а на юге Формозы 20°, вследствие чего климат носит субтропический характер.

Японские о-ва характеризуются большим количеством осадков: в северной части Японии они достигают 1000—1500 мм в год, на юге же — 1500—2500 мм.

Вследствие такого разнообразия климатических условий и растительность отличается большой неоднородностью (Hayata, 26). На севере леса образованы хвойными и широколиственными, листопадными деревьями. К югу от Хоккайдо растительность принимает все более и более южный характер: появляются вечнозеленые широколиственные леса и бамбуковые заросли.

В южной части о. Кю-сю растительность несет субтропический характер: появляются пальмы, Cycas и ряд тропических элементов. Все усиливаясь к югу, субтропические черты достигают своего апогея

на Формозе, где увеличивается число пальм, растут древовидные папоротники, а горы покрыты лесами из Chamaecyparis obtusa. На самом юге вулканические острова Бонин (Bonin) имеют растительность островного типа, включающую, вследствие изоляции, ряд эндемичных видов (Hattori, 08). В работе, посвященной флоре этих островов и сопоставлению ее с флорой Марианнских о-вов (Marianne), образующих северную группу о-вов Микронезии, Хосокава (Hosokawa, 34) пришел к выводу, что флора островов Бонин двоякого происхождения: одна ее часть имеет восточноазиатское происхождение и представляет собой крайний южный предел произрастания этой умеренной флоры, вторая же часть имеет тропическое малезийское происхождение; она проникла на острова Бонин двумя путями: 1) через острова Микронезии и 2) через Формозу и архипелаг Луху (Luchu).

Марианнские о-ва резко отличаются по составу своей флоры, так как в ней совершенно отсутствуют умеренные восточноазиатские элементы. Они являются крайним северным пунктом обитания малезийской флоры. Флористическая разница между островами Бонин и Марианнскими такого же характера, как и между Формозой и Филиппинами (см. ниже). Это заставляет предположить, что утверждение Гаттори о сплошь заносном характере флоры этих островов лишь частично является правильным.

Как мы уж видели, Япония, за исключением ее северной части, должна быть отнесена к провинции китайско-японской флоры вследствие большого сходства и общего происхождения многих элементов их флор. Тем не менее флора Японии включает много эндемичных видов и даже эндемичных монотипных родов. [1]

Значительное количество видов является общим с флорой С. Америки; ряд видов, родственных близким видам флоры тропической Азии и Гималаев, свидетельствует о прежних связях [2] Японии с материком Азии, а через посредство ее и с Америкой.

Общего анализа флоры Японии, за исключением очень хорошей, но устаревшей работы Микеля (Miquel, 67—68), не существует. Масамуне сделал интересные подсчеты относительно географического распространения входящих в ее состав родов. К сожалению, работа его, относящаяся к голо- и покрытосеменным (Masamune, 31), не могла быть использована за отсутствием ее в СССР. Поэтому мы можем привести лишь данные, относящиеся к папоротникообразным (Masamune, 33).

Последние представлены во флоре Японии (включая Курильские о-ва и Формозу) 89 родами, из которых 77, или 87%, являются общими с Китаем, 41, или 46%, — с Кореей, 24, или 27%, — с Манчжурией, 21, или 24%, — с Сахалином, 14, или 16%, — с Камчаткой. К югу от Японских о-вов имеется 75 родов, или 84% общего числа.

Интересным примером связи флоры Японии с материковой флорой В. Азии может еще служить паразитный род Phacellanthus (Orobanchaceae). До последнего времени был известен лишь один вид этого рода — Ph. tubiflorus из Японии. В настоящее время В. Л. Комаровым (30) описан второй Ph. continentalis, найденный близ Владивостока.

Из этих данных общность флоры Японии и Китая совершенно оче-

[1] Chamaecyparis obtusa, кроме Японии, только на Формозе, Sciadopitys verticillata, Cryptomeria japonica, Chinographis japonica, Anemonopsis macrophylla, Glaucidium palmatum, Ranzania japonica, Fatsia japonica (очень близок к эндемичному на Формозе Diplofatsia).

[2] Protolirion Miyoshia-Sakuraii (второй викарный род на Малайском п-ове), Croomia pauciflora (помимо Японии, только во Флориде), Stigmatodactylis shikokiana и Yoania japonica (вторые викарные виды в Гималаях), Platycarya strobilacea (второй викарный вид в Китае) и Schizophragma hydrangioides (имеет два викарных вида: один на Формозе, другой в Китае), Lachysandra terminalis (второй викарный вид в Китае).

видна. Она подтверждается и данными изучения хвойных (Coniferae), выполненного Вильсоном (Wilson, 16).

Флора Японии представляет собой интегральную часть флоры южной Кореи, центром развития которой является Китай. Эта флора распространена на запад вдоль краевых горных хребтов Тибета и далее по Гималаям до Непала.

Накай (Nakai, 28) произвел анализ деревянистых видов флоры двух островов — Цусима (Tsusima)и Квельпэрт (Quelpaert), из которых первый расположен у восточной, а второй у западной оконечности Цусимского пролива. Этот анализ имел целью получение ботанического подтверждения связи Кореи и Японии в третичном периоде, что геологически было ранее установлено.

Климатические условия обоих островов очень сходны и флора их одинаково богата, включая около 1000 видов на каждом из них. Между тем, в составе их флор имеется интересная разница. Флора о. Цусима, включающая 152 рода и 231 вид древесных растений, помимо общих видов с о. Квельпэрт, имеет 60 видов, на последнем не встречающихся; из них 41 являются чисто японскими, а только 2 — корейскими. При этом в отношении японских видов, к которым относятся, например, виды бамбуков, Citrus, Aleurites, аборигенный характер не подлежит сомнению, в отношении же корейских видов (Celtis и Philadelphus) можно предположить, что семена их были занесены ветром.

Это сходство флоры о. Цусима с японской флорой, несмотря на то, что он ближе расположен к Корее, с которой имеет общие экологические условия, чем к Японии, свидетельствует о том, что он отделился от Кореи раньше, чем от Японии.

В составе древесной флоры о. Квельпэрт большинство видов — общие с флорами Японии и Кореи, при этом 90 видов отсутствуют на о. Цусима, в том числе 23 вида японского происхождения и 17 видов корейского. Автор делает отсюда вывод, что о. Квельпэрт входил в состав той части материковой связи между Кореей и Японией, которая, в противоположность о. Цусиме, отделилась сначала от Японии, оставаясь соединенной с Кореей, и только позже превратилась в остров. Об этом говорит также нахождение на горах о. Квельпэрт ряда видов Камчатки и Сахалина, ниже которых растут леса с вечнозелеными видами, как камелии, дубы, циннамомумы и др. Это обстоятельство указывает на то, что эти виды могли проникнуть на указанные возвышенности лишь во время охлаждения климата, и, следовательно, не раньше конца третичного периода.

Таким же несомненным остатком этого материкового соединения Японии с Кореей и его древней флоры является небольшой гористый остров Дагелэ (Dagelet) (Nakai, 28). Он также расположен в Цусимском проливе в 55 морских милях к востоку от средней Кореи. Его поверхность равняется всего 8 кв. милям. Небольшая равнина в центре острова окружена кольцом гор, наиболее высокая вершина которых достигает 900 м. В прошлом остров был покрыт девственными лесами. Его флора состоит из 58 семейств, 249 родов и всего 372 видов, что уже свидетельствует о ее реликтовом характере. Из этих видов 34 являются эндемичными. Климат острова очень мягкий, что обусловливается близко от него проходящим теплым течением.

Деревянистая растительность представлена 89 видами, из которых 14 эндемичных. Южная часть острова богата вечнозелеными растениями, к числу которых относятся: Camellia japonica, Machilus Thunbergii, Aucuba japonica, Evonymus japonicus, Ilex integra. В северной части растут эндемичные виды: Fagus multinervis, Acer Okamotoanum, Phellodendron insulare, Tilia insularis.

Район	Число видов общих с о. Хоккайдо	Процентное отношение ко всему количеству видов о. Хоккайдо	Район	Число видов общих с о. Хоккайдо	Процентное отношение ко всему количеству видов о. Хоккайдо
Остров Гонсю	1298	79.68	З. Азия	244	14.98
Корея	757	45.24	Гималаи и Тибет . . .	221	13.57
Манчжурия, область Амура и Уссурийская область	711	43.65	Охотск- Аян	160	9.82
Шикоку и Кю-су . . .	654	40.15	Индия	142	8.72
Китай	643	39.47	Аляска, включая Алеутские о-ва	122	7.49
Сахалин	625	38.37			
Сибирь	532	32.66	Африка	118	7.24
Европа	454	27.87	Океания	97	5.95
С. Америка.	435	26.70	Малайский архипелаг .	11	4.36
Камчатка	307	18.83	Ю. Америка	57	3.50
Сев. Курильские о-ва	291	17.86	Индо-Китай	38	2.33
Рю-ку и Формоза . .	258	15.84	Центральная Азия . . .	22	1.35

Из древесных эндемичных видов наибольший интерес представляет указанный вид бука, несомненный третичный реликт, а также Cotoneaster Wilsonii, очень близкий к C. racemiflora из южного Китая, и Paulownia tomentosa. Эндемичный клен — Acer Okamotoanum — является, согласно Накаи, также палеоэндемиком, близким к описанному Натгорстом третичному виду — A. cf. pictum.

Из неэндемичных растений два вида — Pinus parviflora и Tsuga Sieboldii — в Корее отсутствуют, но растут в Японии, и наоборот, Berberis amurensis var. latifolia, Spiraea obtusa, Acer takesimense, Syringa Palibiniana, Viburnum Carlesii и Aster Oharai в Корее не растут, но имеются в Японии. Все остальные виды являются общими с Японией и Кореей.

В северной части островов Хонсю и на Хоккайдо имеется много элементов континентальной флоры С.-В. Азии, доходящих на запад до Байкала. Имеются также родственные связи с флорой С. Америки, но они значительно слабее, чем с флорой центрального Китая. В отношении Coniferae флористические связи Китая с западной частью Японии значительно сильнее, чем с восточной.

Данные анализа флоры имеются по следующим отдельным островам. Кудо (Kudo, 27) в результате своих многолетних исследований приходит к выводу, что флора о. Хоккайдо (Иезо), южного Сахалина и южной части Курильских о-вов, носит японский характер. В противоположность этому северный Сахалин и северная часть Курильских о-вов имеют преимущественно субарктичекий характер. Граница между этими двумя частями китайско-японской флоры является в то же время и границей между восточной и северо-восточной субарктической Азией; на Сахалине эту разграничительную линию называют линией Шмидта. Это видно из опубликованных им же подсчетов (Kudo, 25). Всего на о. Хоккайдо имеется 1629 папоротникообразных и семенных видов, из них 256 видов деревянистых. Приведенная выше таблица показывает количество общих видов флоры Хоккайдо и прилегающих флор.

Формоза

До середины прошлого столетия о. Формоза был в ботаническом отношении совершенно неизвестен. Первые, очень незначительные сведения о его флоре доставил Фортун (Fortune) в 1854 г., за которыми последовал ряд других. После присоединения Формозы к Японии флора Формозы подверглась подробному изучению. Ботанико-географические выводы из данных, полученных в отношении древесных видов, сделал Канехира (Kanehira, 33), которыми мы и воспользуемся.

Формоза представляет собой очень гористый остров, вытянутый в направлении с севера на юг, с вершинами, в среднем достигающими 2500—3000 м; наибольшая возвышенность — г. Моррисон, лежащая на широте тропика Рака, примерно в центре острова, достигает 3985 м высоты. Благодаря сильной влажности и субтропическим условиям климата, флора Формозы чрезвычайно богата, что выражается и в большом количестве образующих ее видов. По данным Сасаки (Sasaki), флора Формозы включает 3265 видов высших растений. Растительность может быть подразделена на мангровые леса, береговые леса, культурную зону, широколиственные и, наконец, хвойные леса. Первые две формации представлены очень бедно и для истории флоры мало показательны, так как многие виды носят заносный характер.

Для понимания современной флоры Формозы наибольший интерес представляет растительность широколиственных и хвойных лесов, наименее подвергшихся воздействию человека. В широколиственных лесах преобладают семейства Lauraceae, Fagaceae и Betulaceae,[1] представленные также и вечнозелеными видами. Среди них растут представители голосеменных[2] — кетелеерия, сосны, либоцедрус, подокарпус, псевдоцуга, а также древовидные папоротники[3] и лианы.[4]

Верхний пояс растительности образуют хвойные леса, начинающиеся на высоте 1800 м. Нижнюю часть этого пояса занимают Chamaecyparis obtusa и C. formosensis. Выше пояса хамеципариса леса образованы пихтой (Abies Kawakamii) с примесью ели (Picea morinda). Самые высокие местонахождения на горах Формозы заняты можжевельником (Juniperus squamata), рододендроном (Rhododendron pseudochrysanthum) и барбарисом (Berberis Morrisonensis).

Сопоставление флоры Формозы с окружающими флорами дает совершенно ясные указания относительно ее истории. Наибольшие связи у флоры Формозы имеются с флорой Китая, что вполне понятно, так как до конца плиоцена они были соединены — Формоза являлась частью В. Азии. Эти связи очень хорошо выявляются в результате анализа флористических элементов. Так, из 15 родов хвойных, обитающих и на Формозе и в Китае, 4 рода и 10 видов свойственны исключительно только им.[5] Из древесных покрытосеменных 5 родов распространены только в Китае и на Формозе,[6] а видов и разновидностей имеется здесь по подсчету Канехира 73.

Но имеются роды, растущие в Китае и Японии и отсутствующие на Формозе,[7] и наоборот, растущие на Формозе и в Японии, но не представленные в Китае.[8] Помимо этого, имеется ряд родов, общих Китаю и Формозе, но не растущих в Японии.[9]

---

[1] Из числа видов наиболее характерны Cinnamomum camphora, Alnus formosana, Quercus gilva и Q. glauca.

[2] Keteleeria Davidiana, Libocedrus formosana, Pinus Massoniana и P. formosana, Pseudotsuga Nilsoniana, Podocarpus Nakaii.

[3] Alsophila formosana и A. podophylla, Cyathea taiwaniana.

[4] Mucuna ferruginea, Entada physeoloides и E. formosana, Calamus Margaritae, Ficus Awkeotsang, Hydrangea integra.

[5] Роды: Taiwania, Keteleeria, Cunninghamia, виды: Tsuga chinensis, Juniperus formosa и J. squamata, Pinus Armandi, P. formosana, P. Massoniana, Pseudotsuga Wilsoniana, Taiwania cryptomerioides, Keteleeria Davidiana.

[6] Alniphyllum, Eurycorymbus, Paulownia, Eustigma и Tetrapanax.

[7] Из хвойных — Larix, Torreya; из покрытосеменных — Aesculus, Populus, Orixa, Tilia, Syringa, Euptelea, Hovenia, Ostrya, Castanea.

[8] Chamaecyparis, Trochodendron.

[9] Liquidambar, Sassafras, Sloanea, Reevesia, Engelhardtia, Perrottetia, Pistacia, Gordonia и др.

Эти несомненные флористические связи приурочены преимущественно к центральному и западному Китаю. Они еще сильнее выявляются, если рассматривать флору Формозы совместно с флорой Китая, включая флору области Амура и Сахалина и Японии, как составлявших некогда единую восточноазиатскую флору. Эти флоры имеют 12 родов[1] и 66 видов, эндемичных для них; часть из них, распространившись на запад, вошла в состав флоры Гималаев. Вследствие этого понятна незначительность связей непосредственно между Японией и Формозой. Мы видели, что им свойственны из древесных 2 рода, видов же Канехира насчитывает всего 19.

Также слабы связи флор Формозы и островов Лучоо (Luchoo), лежащих между Формозой и Японскими о-вами. Только им свойствен один лишь род губоцветных — Suzukia и 17 видов. Род Tashiroa, свойственный этим островам и Китаю, отсутствует на Формозе.

Неэндемичные виды (Masamune, 36) высокогорной флоры о. Якушима (Jakusuma — северная часть архипелага Рю-кю) в основной своей массе распространены на лежащих к северу островах Японии или же встречаются как на них, так и на расположенных южнее островах архипелага Рю-кю и Формозе. Высокогорных видов, растущих на этих последних, но отсутствующих на основных Японских о-вах, всего два.

Отсюда вытекает, что Формоза должна была отделиться от Китая после того как она разъединилась с Японией.

Флора Филиппин, лежащих к югу от Формозы, значительно отличается от флоры последней, несмотря на незначительное расстояние между ними: самый северный остров Филиппин в ясную погоду виден с Формозы. Как мы уже указывали (см. гл. I), Меррилл (Merrill) установил, что из 1185 родов, входящих в состав флоры Формозы, 265 не растут на Филиппинах и, наоборот, из 1305 родов флоры Филиппин 660 родов отсутствуют на Формозе. Нет ни одного рода, принадлежащего только флорам Формозы и Филиппин. Как уже отмечено, характерное для тропиков Азии семейство Dipterocagraceae не имеет на Формозе ни одного представителя, тогда как на Филиппинах имеется еще 9 относящихся к нему родов. Это свидетельствует о том, что Формоза отделилась от Филиппин, в частности, от о. Лусон, до плиоцена, так как ископаемые остатки диптерокарповых, найденные на этом острове, указывают на то, что в плиоцене диптерокарповые уже были представлены на Филиппинах.

Род	Число видов	
	на Филиппинах	на Формозе
Pandanus	46	1
Freycinetia	44	1
Calamus	36	2
Schefflera	54	1

Если сопоставить флору не только Формозы, но и Китая, вместе взятых, с флорой Филиппин, то и в этом случае обнаружатся очень слабые и второстепенного характера связи. Эти флоры не имеют ни одного эндемичного только для них рода. Все 14 приводимых Канехира видов,[2] общих этим флорам, относятся к широко распространенным родам. Некоторые из них растут и в Японии и свидетельствуют о существовавшей связи Филиппин с Китаем, но не дают никаких указаний на какое-либо позднее соединение Формозы и Филиппин.

Связи флоры Формозы с тропической флорой Азии, в частности

[1] Actinidia, Aucuba, Corylopsis, Bredia, Distylium, Idesia, Phellodendron, Platycarya, Raphiolepis, Skimmia, Thysanospermum, Tripterygium.

[2] Taxus chinensis, Acanthopanax trifoliatus (также Япония), Boehmeria densiflora Япония), Photinia serrulata, Pistacia chinensis, Viburnum odoratissimum.

Малезии, очень незначительны, во всяком случае значительно слабее, чем флоры Филиппин. Это видно, например, по количеству видов, присущих одинаковым родам на Филиппинах и Формозе.

Согласно Мерриллу, эти одиночные малезийские виды достигли Формозы через Индо-Китай и южный Китай в то время, когда Формоза составляла часть азиатского материка, что, согласно геологическим данным, должно было иметь место еще в начале четвертичного периода. Помимо этих малезийских элементов, флора Формозы включает ряд других тропических видов, относящихся часто к широко распространенным палеотропическим родам. Многие из них приурочены к мангровым лесам. Эти виды были значительно позже занесены морскими течениями или перенесены сюда человеком.

Наиболее слабо представлен во флоре Формозы австралийский элемент и совсем не представлен африканский.

Эндемизм флоры Формозы выражается в наличии 1605 видов голосеменных и покрытосеменных, что составляет около 42% общего количества видов, и 9 родов, из которых один древовидный. Между тем флора Филиппин, как мы видели (см. гл. I), имеет 76,5% эндемичных видов и 35 эндемичных родов, что указывает на изоляцию Филиппин, происшедшую значительно раньше, чем Формоза отделилась от азиатского материка.

Таким образом, все эти данные дают совершенно ясные указания, что флора Формозы, как и флора Японских о-вов, представляет собой часть флоры Китая. Наличие нескольких родов с сильно дизъюнктивными ареалами указывает на более древние связи этих флор. Так, например, род Oreopanax растет, кроме Формозы, только в Ю. Америке, Hugeria (Oxycoccus) — в С. Америке и Японии, Blastus — в южном Китае и на Борнео, Anneslea — в Индии и на Малайском п-ове, Coriaria — в Гималаях, Японии, в Филиппинах, Мексике, Чили и Новой Зеландии, Perrottetia — и в Мексике, Колумбии, на Гавайских о-вах, Австралии, Молукках, Яве, Суматре, Борнео, Филиппинах и в Китае.

Сахалин

Сахалин лежит между 46° и 54° с. ш.

Через весь остров, имеющий 8° протяжения в длину при незначительной ширине — максимальной около 160 км и минимальной — 32 км — с севера на юг, тянутся два главных горных хребта — Западный и Восточный, достигающие местами 1000 м высоты. В центральной части северного Сахалина хребты разбиваются на ряд одна за другой следующих возвышенностей, идущих в том же направлении. На севере, на п-ове Шмидта оба хребта появляются вновь. Помимо этих двух главных хребтов имеются хребты и меньшего протяжения, расположенные параллельно предыдущим.

Несмотря на свое южное положение, Сахалин имеет субарктический климат, только в его юго-западной части приближающийся к климату северной Японии. Январская изотерма —12—16°, проходящая на западе между Шпицбергеном и Кольским п-овом, обусловливается здесь холодными течениями Охотского моря. Средняя годовая температура колеблется между +0.4 и +4.5° (Хонто). Абсолютные минимумы в северной части острова достигают —40°, а максимумы +38.5°. Вегетационный период короткий: для Александровска — 157 дней, для Охи — 97 дней. С восточной части побережья Сахалина, в море можно наблюдать в первой половине лета (июнь, половина июля) плавающие льды Охотского моря, значительно охлаждающие температуру воздуха.

На Охотском побережье даже летом температура в течение недель не поднимается выше 8°, зимой же берега Сахалина почти на всем протяжении покрыты льдом.

Воздух очень влажный, даже в июле имеется обычно 20 туманных дней. Средний годовой процент относительной влажности 77—89. В наиболее сухой месяц — май—влажность равна 15—16%, с июля же она начинает увеличиваться.

Годовое количество осадков, в зависимости от места, колеблется в пределах 300—800 мм. Минимальное количество осадков выпадает в феврале, а максимальное — в сентябре. Благодаря достаточной влажности, несмотря на низкую температуру и короткий вегетационный период, растительность Сахалина, там, где она защищена от западных ветров, имеет пышный характер.

В флористическом отношении советская часть Сахалина может быть разбита на 5 районов (Кабанов, 40). Первые два из них охватывают Западный и Восточный горные хребты, характеризующиеся елово-пихтовыми лесами (Picea jezoensis и Abies sachalinensis), доходящими до 800 м н. у. м. Выше их сменяют леса из каменной березы (Betula Ermani), которым на смену приходят уже субальпийские стелющиеся деревья и кустарники, например, кедровый сланец (Pinus pumila), рододендрон (Rhododendron chrysanthum) и др. В западном районе имеются заросли курильского бамбука — Sasa (Arundinaria) kurilensis.

Второй район образует возвышенное плато, лежащее между означенными хребтами, которое так же, как и третий — средний равнинно-террасный район, является местом наибольшего распространения лиственничных лесов (Larix dahurica). В пределах равнинно-террасного района в состав лесов входят береза Миддендорфа (Betula Middendorffii), кедровый сланец и другие полутундровые растения.

Последний, горный район п-ова Шмидта характеризуется распространением еловых лесов (пихта сюда не доходит) с включением в горах зарослей кедрового сланца, каменной березы, а на пониженных местах лиственничных лесов.

Западная окраина западного побережья Сахалина занята лиственными лесами[1] с примесью указанных хвойных, а местами также и тисса (Taxus cuspidata). Верхний пояс лиственного леса образует береза (Betula Ermani) с Sasa (Arundinaria) Kurilensis в подлеске. Верхнюю границу леса образует Pinus pumila.

Если попасть на Сахалин с юга, из Японии, то можно констатировать значительное видовое сходство с флорой о. Хоккайдо, которое по направлению к северу будет постепенно убывать, заменяясь северными, восточносибирскими и камчатскими растениями.

По словам Ф. Шмидта (Schmidt, 68), сходство флоры Манчжурии с противолежащим о. Хоккайдо (Иезо) больше, чем с Сахалином. Это указывает на более позднюю связь Сахалина с Японскими о-вами, чем с материком.[2] Прежние материковые связи выражаются еще и в том, что некоторые из японских растений[3] растут на Курильских о-вах и Камчатке, но отсутствуют на противолежащем побережье Азии.

На более поздний характер связи с Японией указывает тождество ряда видов южного Сахалина с видами северной Японии, между тем в Манчжурии они замещены другими, викарными видами или же представлены другими разновидностями.[4]

Флора Сахалина обнаруживает, как и вообще флора В. Азии, родственные связи с флорой С. Америки, в особенности ее северо-западного побережья.

Вышеуказанные палеоботанические данные и приведенные сведения относительно современного северояпонского характера флоры южного Сахалина говорят о значительно большем (быть может, до самых пределов С.-В. Азии) продвижении на север восточноазиатской флоры в третичном периоде. Об этом говорит между прочим и то обстоятельство, что в составе флоры северного Сахалина, носящей в настоящее время субарктический характер, А. Н. Криштофовичем (30) был най-

---

[1] Prunus kurilensis и P. Davidiana, Acer sachalinensis и A. ukurunduense, Fraxinus mandshurica, Phellodendron amurense, Quercus mongolica (доходит на север до Александровска; Кабанов, 35) и Q. grosseserrata, Ulmus campestris, U. japonica, U. laciniata (вместе с другими берестами растет и на советской части Сахалина; Кабанов, 35), Alnus Maximoviczii, Betula Ermani и B. japonica, Populus Maximoviczii. В подлеске Sorbus japonica, Viburnum opulus v. Wrightii, Actinidia kolomikta, Evonymus macranthera и E. sachalinensis, Ilex rugosa, Schizandra chinensis, Daphne kamtschatica, Vaccinium Smallii (Takahaskii, 37).

[2] На Сахалине отсутствуют типичные амурские растения: Lespedeza bicolor, Rhododendron dahuricum, Bupleurum longeradiatum. В Манчжурии, наоборот, отсутствуют общие с северной Японией, например, следующие виды, растущие на Сахалине: Diphylleia Grayi, Prunus Ssiori и P. pseudocerasus, Skimmia japonica, Angelophyllum ursinum, Bupleurum sachalinense, Ligustrum ibota, Polygonum sachalinense, Arundinaria kurilensis.

[3] Sasa (Arundinaria) kurilensis, Orchis aristata и O. kamtschatica, Angelophyllum ursinum.

[4] На Сахалине — Anemone flaccida, Bupleurum sachalinense, в Манчжурии — A. baicalensis, Bupleurum longeradiatum.

ден по западному побережью острова папоротник — Hymenophyllum Wrightii. Семейство Hymenophyllaceae, к которому относится этот вид, имея в своем составе 250 видов, распространено главным образом в тропических и субтропических странах. Только 3 вида встречаются в Европе и 2 в С. Америке. В Азии севернее других идет указанный вид, доходящий в Японии до о. Хоккайдо. Он был также найден в верховьях р. Сучан в Уссурийской области (Воробьев, 33). Местонахождение этого папоротника в северной части Сахалина отодвигает его предел распространения еще дальше к северу; он является, возможно, реликтовым остатком верхнемеловой и палеогеновой флор Сахалина, пережившим здесь ледниковый период (Krystofovich, 35). Впрочем, существует и другая точка зрения, согласно которой эти северные местонахождения относятся уже к четвертичному периоду (Copeland, 39).

Курильские острова

Цепь вулканических островов, лежащая между 44° и 51° с. ш., между о. Хоккайдо и южной оконечностью Камчатки, объединяется под названием Курильских о-вов. Их флора, согласно новейшему исследованию Гультена (Hulten, 33), включает 768 видов.

Из этого числа почти треть — 257 видов — имеет наибольший центр своего развития в Японии, представляя собой, очевидно, основное ядро флоры этих островов, отражающее тот момент, когда они были связаны с Японскими о-вами в единое целое и были, как и они, связаны с материком Азии. На это указывает то обстоятельство, что 57 из этих видов растут также и в Китае, откуда они распространились до восточных Гималаев.

Северная связь Курильских о-вов значительно слабее: она представлена всего 45 видами, из них 27 через Камчатку и Алеутские о-ва заходят на тихоокеанское побережье Америки, а 18 не идут дальше Берингова пролива. Но имеются и виды, растущие в Америке, а также и по ее атлантическому побережью. Помимо этих локализованных видов, отражающих историческое прошлое флоры островов, имеется большое количество широко распространенных: циркумполярные, в том числе аркто-альпийские, и евразийские. Часть циркумполярных видов имеет бо́льшую часть своего ареала в Старом Свете, другая, меньшая, — наоборот, в Америке. Эндемичных видов Гультен насчитывает 14.

Процентные отношения видового состава выражаются в следующих цифрах: восточноазиатских 38%, из них 5% северо-восточных, 26% циркумполярных, из них 7% имеют наибольшую часть ареала в Америке, 14% евразийских, меньше 2% составляют эндемичные виды, остальные же 20% падают на заносные виды. Для 250 видов Курильские о-ва являются северным пределом их распространения, а для 75 — наоборот, южным.

Тибет

Обращаясь теперь на запад, нам необходимо установить, как далеко простирается влияние восточноазиатской флоры в пределах Центральной Азии и, в частности, Тибета.

Тибет, в особенности его восточная часть, так же как и Гималаи, в эоцене был еще покрыт водами Тетиса, вследствие этого его флора не имеет древнего характера. Она сложилась в результате проникновения на новую территорию элементов флор более древних горных систем — западного Китая, Индии и Индо-Китая. Громадная высота,

превышающая 4000 м (отдельные вершины достигают 7000 м), обусловливает альпийский характер флоры на значительной части протяжения Тибета, а небольшое количество осадков при суровых климатических условиях является причиной значительной ее бедности.

Тибет представляет собой высокогорное плато, окруженное еще более высокими горными хребтами — на севере — Кунь-лунем, отгораживающим его от понижения Центральной Азии, на юге — Гималаями.

Известный исследователь Тибета Уорд (Ward, 35; 36), давший новейший ботанический его очерк, подразделяет Тибет на три части, обозначаемые им как большое, или внутреннее, плато, лежащее на севере (Great plateau Ghang Tang), внешнее плато (Quter plateau) и область речных ущелий (River gorge country).

Большое плато в своей западной части имеет равнинный рельеф и характеризуется очень суровым пустынным климатом (количество осадков от 0 до 250 мм). Реки его, большей частью очень небольшие, впадают в соленые озера. В отношении растительности плато в западной, исследованной Уордом части представляет пустыню, вследствие чего здесь отсутствуют какие-либо поселения.

Согласно Уорду, флора этой части большого плато состоит всего из 53 видов цветковых растений. Из них 11, в том числе 5 злаков, широко распространены в северной части умеренной области, произрастая также и в Центральной Азии к северу от Тибета.

Общими с внешним плато являются 38 видов, из них 5 видов распространены и в пределах области речных ущелий. Остальные 15 видов пока неизвестны для других частей Тибета; 10 же из них должны считаться эндемичными. Дальнейшие исследования уменьшат число этих эндемичных видов и еще больше сгладят флористическую разницу между частями Тибета.

На восточной части большого плато, особенно в области восточного Нан-шаня, были произведены ботанические сборы нашим знаменитым путешественником Пржевальским. Эти сборы с добавлением растений, привезенных из этого же района другими ботаниками, были обработаны Максимовичем и опубликованы под названием «Тангутская флора» (89).

В климатическом отношении северо-восточная часть большого плато отличается от западной значительно бо́льшим количеством осадков, приносимых в летний период китайским и индийским муссонами. Только лежащий к югу Цайдам и его пограничные с Монголией цепи не имеют этих обильных осадков, так как они отгорожены от влияния муссонов стеной Среднего Кунь-луня.

В хребтах, пограничных с китайским Туркестаном и Монголией, лесов совершенно не имеется. Немногочисленные кустарники — Tamarix Pallasii, Myricaria germanica, Caragana pygmaea, Hedysarum, Nitraria, Lycium turcomannicum — попадаются лишь на дне ущелий. Небольшие рощицы имеются в восточном Наньшане. При спуске с Алтын-дага, по северному его склону, на высоте 2700—2100 м были найдены Tamarix laxa и Populus diversifolia. В горных ущельях имеются рощи из Populus Prezewalskii, можжевельника (Juniperus pseudosabina) и ряда кустарников. При приближении на восток к Китаю, согласно наблюдениям Потанина, количество древесных пород сильно увеличивается — начинается переходная зона к собственно китайской флоре.

По лежащему к югу внешнему плато протекает довольно много рек, берущих свое начало еще в пределах большого плато и впадающих вне пределов Тибета в море. По мере увеличения размеров рек страна становится плодороднее, чему способствует и менее суровый климат. Количество выпадающих здесь в течение года осадков составляет 250—500 мм. Вследствие этого и растительность здесь богаче, хотя и состоит преимущественно из травянистых, альпийских видов.

Деревянистая растительность представлена кустарниковым можжевельником (Juniperus incurva), тополем (Populus alba и P. ciliata), ивой (Salix amygdalina и S. oraca), берестом (Ulmus pumila), облепихой (Hippophae rhamnoides). К востоку от Лхассы растут кустарники: Berberis, Sophora Moorcroftiana, Buddleia tsetangensis, Caragana jubata и Potentilla fruticosa.

Эта полупустынная и альпийская флора при переходе к области речных ущелий постепенно сменяется лесной растительностью, в составе которой мы находим Pinus tabulaeformis и Quercus ilex (s. l.). До настоящего времени в составе флоры этого плато найден всего 541 вид, что, по всей вероятности, значительно меньше действительного видового состава этой флоры.

Наконец, область речных ущелий, лежащая еще дальше к югу и граничащая с Бирмой и Ассамом, имеет более влажный климат. Количество осадков достигает от 500 до 750 мм, климат менее суров, что создает возможность произрастания и более богатой флоре. Значительная часть этой области, расположенная южнее и лежащая на меньшей высоте, покрыта лесами; к востоку она переходит уже в так называемый Китайский Тибет с количеством осадков, превышающим 750 мм, на богатой флоре которого мы останавливались уже выше.

Смена поясов растительности в этой области следующая: до 1500 м леса образованы сосной (Pinus khasya), к которой выше до высоты 2500 м и присоединяется гималайская сосна (P. excelsa), а также клен (Acer caudatum и A. stachyophyllum), дубы (Quercus glauca, Q. Griffithii и др.), Ilex, Magnolia Campbelli, Michelia lanuginosa. Еще выше, до высоты 3000 м, примешивается ель (Picea lichiangensis), тисс, пихта (Abies Pindrow), Magnolia globosa и рододендроны. При дальнейшем повышении господствующую роль приобретает пихта с подлеском из рододендрона. На высоте от 3600 до 4200 м пихта исчезает, а рододендрон образует пояс кустарниковой растительности, чередующейся с альпийскими лугами. Еще выше исчезает уже и рододендрон, и остается лишь одна альпийская растительность.

Состав флоры Тибета определяется двумя моментами в его геологической истории: во-первых, поднятием его со дна моря до высоты величайших горных вершин земного шара и, во-вторых, оледенением во время ледникового периода. Ледяной и снежный покров Тибета и Гималаев изолировал южные полуострова Азии от ее центральной части.

Таким образом, современная флора Тибета и ее распространение в его пределах носят уже послеледниковый характер. Доледниковая растительность была уничтожена, незначительная же уцелевшая часть ее видов была оттиснута ледником к югу. С освобождением плато Тибета от ледяного покрова его растительность восстановилась. Она восстанавливалась за счет распространения видов преимущественно с востока, с Бирмо-Юньнанских, значительно более древних (после каменноугольных, но дотриасовых) возвышенностей. Миграция видов с юга из Индо-Малайской области и с севера из пределов Центральной Азии имела место в значительно меньшей степени.

На основании изложенных данных Уорд приходит к выводу, что обычное присоединение Тибета к центральноазиатской области неправильно; его флора составляет часть сино-гималайской флоры. Центральная Азия характеризуется своим богатством галофитами и особенно видами Chenopodiaceae, Astragalus, Oxytropis, Polygonum, Rheum, Umbelliferae и др. Между тем если для сравнения взять флору центральной части Тибета, пока, как мы указывали, определяемую в 541 вид, то мы увидим, что в ее составе из числа этих видов к Chenopodiaceae и Umbelliferae будет относиться всего по 12 видов, Plumbaginaceae — 1 вид. Роды представлены следующим числом видов: Astragalus, Oxytropis и Polygonum — по 12, Rheum — 1. Таким образом, в составе флоры Тибета имеется 63 типичных центральноазиатских вида, или 11,6% состава его флоры. И, наоборот, в тибетской флоре представлены бо́льшим числом видов роды Ranunculus, Draba, Corydalis, Caragana, Potentilla, Saxifraga, Sedum, Gentiana, Pedicularis, Salix и др. Ни один из этих родов растений не является характерным для собственно Центральной Азии, лежащей на сотни метров ниже, имеющей другую геологическую историю и иной климат. С другой стороны, почти все виды означенных родов входят в состав флоры западного Китая или юго-восточного Китайского Тибета.

Точно так же и флора области озера Кукунор (Нао, 38) представляет собой продолжение сино-гималайской флоры. Наибольший процент ее видов является общим с тибето-гималайской и китайской флорами. Помимо того, многие из довольно многочисленных эндемичных видов, составляющих сейчас 24% ее видового состава, по всей вероятности, будут найдены в пределах Китая и Гималаев. Несмотря на непосредственное соседство Монголии, флоры их совершенно различны.

Значение китайской флоры для формирования флор Гималаев и Тибета может быть иллюстрировано многочисленными примерами, из числа которых мы можем привести сино-гималайский род Cremanthodium, близкий к роду Senecio, из семейства сложноцветных, монографически изученный Гудом (Good, 29). Этот род был выделен Бентамом из состава рода Ligularia, высокогорной географической расой которой он по существу является. Он включает 48 видов, распространение которых представляется в следующем виде.

Ареал рода Cremanthodium образует треугольник, охватывающий три горные системы: 1) Западнокитайскую и Бирмскую, лежащую к

востоку от Тибетского плато и Брамапутры; 2) Гималайскую в части ее, расположенной между Индом и Брамапутрой, и 3) Тибетское плато. Первая является наиболее древней и уже существовала во время возникновения покрытосеменных растений, тогда как остальные две возникли уже позже, в течение первой половины третичного периода; поднятие их, во всяком случае по отношению к Гималаям, продолжается еще и в настоящее время.

Главная часть ареала рода Cremanthodium и бо́льшая часть его видов сосредоточены в горах западного Китая, на границе с Бирмой, где выпадает наибольшее количество осадков по сравнению с остальными частями рассматриваемого района.

Указанные 48 видов распределяются следующим образом: Тибетское плато имеет всего 2 неэндемичных вида, Гималаи — 18 видов, из которых 4 для них эндемичны, западный Китай — 44 вида, из которых 30 эндемичны. Таким образом, Тибет и Гималаи имеют всего 4 вида, отсутствующие в горах западного Китая. Отсюда можно предположить, что род Cremanthodium возник из рода Ligularia в альпийских возвышенностях западного Китая — Юньнани, откуда после поднятия Гималаев он начал распространяться на запад. До настоящего времени 12 видов распространились в Гималаях до Сиккима и только 2 дошли до Тибета. В Гималаях они создали новый видообразовательный центр рода, давший уже 4 эндемичных вида.

Связь с флорой Центральной Азии

Значительная часть флоры Центральной Азии (понимая под нею главным образом нижний ярус центральноазиатского нагорья, занимаемый Монголией) обязана своим происхождением В. Азии.

Поверхность Монголии разбита на 5 впадин, разграниченных горными хребтами. С запада на восток она пересекается низменной полосой пустыни Гоби. Высшие же точки ее горных хребтов сосредоточены в северо-западной части и достигают 4500 м высоты.

Так как Монголия расположена в центре большого материка и отграничена от океана обширными горными, чрезвычайно высокими, особенно на юге, хребтами, то климат ее носит резко выраженный континентальный характер. Обильные осадки выпадают только по ее окраинам. Этим объясняется то обстоятельство, что в то время как центральная часть Монголии представляет собой пустыню, почти лишенную растительности, на северной окраине ее горы покрыты лесами (Палибин, 06).

Покрытие плоскогорий Монголии в прошлом озерами и морем, наличие довольно сильного оледенения ее возвышенностей (Грумм-Гржимайло, 14), послеледниковое возрастание сухости климата — все это не могло благоприятствовать развитию флоры и видообразовательным процессам, чем и объясняется то, что Монголия не была центром формирования флоры, отразившейся на флорах прилегающих областей. Наоборот, ее флора в значительной степени носит относительно недавний миграционный характер. Леса северо-западной Монголии представляют собой продолжение лесов Алтая. Флору Ханхая образуют даурский, алтайский и турано-джунгарский флористические элементы, гималайские же виды представлены в очень незначительном числе (Н. Павлов, 29). Даурские виды заходят в пределы Монголии вдоль Большого Хингана. На альпийских и субальпийских высотах, по-словам Грумм-Гржимайло (14), арктические или викарные виды не встречают себе соперников из альпийских поясов горных хребтов более южных широт. И это, несмотря на то, что горные системы Монголии представляют удобные этапы для переселения на север растений

тибетско-гималайских возвышенностей. Очевидно, во время ледникового периода существовали благоприятные условия для миграции арктических видов на юг вплоть до Гималаев, тогда как условия для обратного движения в послеледниковое время, с изменением климата, оказались неблагоприятными — пояс пустынь создал непреодолимое препятствие между Алтайско-Саянским нагорьем и Тибетом и Гималаями.

Центральная часть и юг Монголии совершенно безлесны. Территория, лежащая между Алтаин-нуру, Танну-ола и Ханхаем, по характеру растительности представляет как бы продолжение Арало-Каспийской низменности, играя по отношению к ней подчиненную роль: многие виды арало-каспийской флоры уже не доходят до Монголии.

По направлению к югу климатические и растительные условия улучшаются, что дает возможность элементам китайской флоры распространяться в пределы южной Монголии.

Согласно данным Максимовича (84), конечно, устарелым и не вполне отражающим современные флористические соотношения Монголии, но тем не менее единственным и потому не утратившим своей ценности, общее количество видов ее флоры равняется 1296. Из них 108, или 8.3%, было эндемичных, 459, или 35.4%, сибирских, к которым надо еще добавить 599 видов, или 46.2%, с широким бореальным распространением; 89, или 6.9% китайских или манчжурских, 8, или 0.6%, японских, и кроме того 15, или 1.3%, южных, более широко распространенных; 16, или 1.2%, тибетских и 2, или 0.1%, распространенных и в Америке.

Виды, считавшиеся эндемичными во времена Максимовича, в главной своей массе, по его словам, имеют южное происхождение. Многие из них, вероятно, являются выходцами китайской флоры, в то время еще почти неизвестной. Это влияние китайской флоры отчетливо сказывается на культурных растениях Центральной Азии (Вавилов, 31).

По всей вероятности, совершенно правильным является заключение В. Л. Комарова (08, стр. 5), что «монгольская флора представляется мало однородной; можно даже сомневаться в допустимости самого термина «монгольская флора», так как растительность, населяющая Монголию, не представляет чего-либо целого, имеющего свой самостоятельный центр развития и свою историю. Скорее это пустынно-степная флора Центральной Азии, составившаяся из ксерофитизованных выходцев различных горных флор».

Точно так же и Попов (31) в результате исследования Кашгарии, или Китайского Туркестана, являющейся частью пустынной Монголии, считает, что «не существует никакой центральноазиатской флористической области, ибо нет никакого флористического комплекса, который мог бы отличить эту область от соседних». Вследствие этого имеется очень мало оснований, или, вернее, их вообще нет, и для того, чтобы включать флору Монголии в число средиземноморских флор, как он это делает.

Связь флор Восточной Азии и Северной Америки

На сходство флор В. Азии и С. Америки указал впервые еще в 1750 г. Гален (Halen), ученик Линнея, в работе, посвященной редким растениям Камчатки (Fernald, 31). В конце XVIII столетия Тунберг (Thunberg) также обратил внимание на связь этих флор. Позже Цуккарини (Zuccarini) в «Флоре Японии» в 1835 г. дал уже точные указания на сходство флор Японии и Азии, а также флор В. Азии и С. Америки, на наличие в их составе не только тождественных видов, но и на приуроченность к ним ряда родов, как Negundo (Acer), Diervilla, Torreya, Pachysandra, Mitchella, Maclura, Liquidambar и др. От его

внимания не ускользнул также тот интересный факт, что это сходство флор выявлено значительно сильнее не на противолежащем тихоокеанском побережье С. Америки, а, наоборот, на ее атлантическом побережье, — обстоятельство, казавшееся в то время загадочным. Оно получило объяснение лишь позже, в результате работ американского ботаника Аза Грея.

Последний уже в 1840 г. (Gray, 40) в реферате о «Флоре Японии» Зибольда привел небольшой список родов и видов, имеющих тождественных или викарных представителей в С. Америке. В дальнейшем он неоднократно возвращался к этому вопросу. Тем не менее, как он сам пишет, до опубликования Линнеевским обществом в Лондоне первого краткого сообщения Дарвина о его теории происхождения видов, объяснение связей этих флор, в особенности в тех случаях, где они представлены не тождественными видами, встречало непреодолимые трудности. Сделавшись горячим поборником идей Дарвина, Аза Грей в 1859 г. (Gray, 59) дал уже вполне обоснованный разбор взаимоотношений флор С. Америки и В. Азии. В том же году Максимович (l. c.) указал на аналогичные связи с амурской флорой.

Проанализировав список 580 видов японской флоры, Грей пришел к заключению, что 444 вида из них растут и на материке Азии, 216 видов представлены тождественными или викарным видами в западной, тихоокеанской части С. Америки, а 356 видов — в восточной, атлантической С. Америке. Из этих видов многие распространены до Европы включительно, но 56 видов ограничены в своем распространении только Азией и С. Америкой. Из них 34 вида растут в тихоокеанской и 41 — в атлантической С. Америке.

Согласно подсчетам Саржента (Sargent *in:* Wilson, 13, I), деревья и кустарники В. Азии и С. Америки относятся к 129 семействам, из которых 92 являются для них общими, 25 представлены в Азии, но отсутствуют в Америке, и, наоборот, 12, имеющихся во флоре Америки, отсутствуют в Азии. Такие же соотношения имеются и в отношении родов: всего родов древесных растений в обеих флорах 692, из них 155 являются общими, 379 не представлены в Америке, 158 не представлены в В. Азии. Из тропических родов 89 достигли юго-восточного Китая и только 76 — южной Флориды.

По данным Hu (35), флора Китая имеет 959 родов деревьев и кустарников, включающих больше 2000 видов, тогда как атлантическая С. Америка имеет только 313 родов и не свыше 700 видов.

Таким образом, флора Китая значительно богаче родами древесных растений, чем флора С. Америки. Это может быть объяснено большей древностью, бо́льшим протяжением и большей высотой гор Китая и их продолжения — Гималаев, чем гор С. Америки. С другой стороны, Китай лишен ряда ксерофитных родов, как Agave, Yucca, Dasylirion и др., полученных С. Америкой из Мексики.

Для сопоставления обеих флор можно взять несколько семейств, приводимых Саржентом, и установить имеющуюся разницу в распространении их родов. Так, из саговниковых род Cycas, распространенный в южном Китае, на востоке С. Америки заменен родом Zamia. Сосна имеет в Китае 9 видов, а в С. Америке — 15, но зато ель в Китае представлена 20 видами, а в С. Америке всего 3. Род Taxodium отсутствует в современной флоре В. Азии, но заменен здесь близкими родами Glyptostrobus и Chamaecyparis; Libocedrus, Cupressus, Cunninghamia, Pseudolarix, Keteleeria, Fokenia не имеют представителей в Америке. Tsuga имеет и там и тут по 2 вида.

Тиссовые, за исключением одного вида Taxus и одного вида Torreya, не представлены в С. Америке: остальные виды Taxus и Torreya в ней отсутствуют. Совершенно не представлены Cephalotaxus,

Ginkgo и Podocarpus. Семейство Gnetaceae имеет в Китае 2 рода — Ephedra и Gnetum, тогда как в С. Америке род Gnetum отсутствует.

Из бамбуков, очень распространенных и хорошо представленных в Китае, в С. Америке имеется всего 2 низкорослых вида рода Arundinaria.

Семейство Juglandaceae представлено в восточной С. Америке 2 родами, тогда как в Китае их 5, из них в Америке нет Pterocarya, Engelhardtia и Platycarya; Juglans же и Carya встречаются в обеих флорах. Род Fagus в С. Америке представлен одним видом, тогда как в В. Азии их 7—8. Castanea имеет больше видов в В. Азии, чем в Америке, но играет меньшую роль в составе лесной растительности, чем C. dentata в Америке. Castanopsis имеет своим главным центром обитания Китай, где он представлен 7 видами, тогда как в Америке имеется 1 вид в Калифорнии, в восточной же части С. Америки нет ни одного вида. Paeonia отсутствует в восточной части С. Америки, тогда как монотипный род Xanthorrhiza произрастает только в Америке на Апалачских горах. Magnolia представлена в Китае двумя группами видов: цветущими до распускания листьев и распускающими листья до цветения; в Америке виды, цветущие до распускания листьев, отсутствуют. Liriodendron имеет по викарному виду в Америке и В. Азии. Lauraceae в Америке представлена 6 родами, в В. Азии — 8, из них 3 рода, общие обеим флорам. Platanus, представленный в С. Америке одним видом и имеющий викарный вид в Средиземноморской области, отсутствует в В. Азии. В. Азия с 64 видами Acer гораздо богаче Америки, имеющей их только 10. Aesculus имеет в Китае 2 вида, тогда как в восточной части С. Америки — 4 древесных и 4 кустарниковых.

Семейство Theaceae в В. Азии представлено 9 родами, из которых в С. Америке растет только 2 — Gordonia и Stewartia. Род Diospyros имеет в Китае 8—9 видов, а в С. Америке всего 2. Семейство Oleaceae имеет 8 родов в В. Азии и только 4 в С. Америке. Из них 3 — Fraxinus, Chionanthus и Osmanthus — являются общими, а четвертый род — Adelia — только американским.

Наиболее ярко проявляется связь флоры В. Азии с флорой восточной (атлантической) Америки, на что, как мы видели, указывали еще Цуккарини и Аза Грей и что подтвердилось дальнейшими исследованиями. Эта связь выражается в наличии большого числа общих семейств и родов, хотя они в Китае преобладают. Роды представлены большей частью меньшим количеством видов в Америке, чем в Китае (см. таблицу по Wilson 13, II). Но имеются роды, представленные только 2 видами, — по одному на каждом из материков, например, Liriodendron, Sassafras, Nelumbium. Идентичных видов очень мало, но они все же имеются: например, Diphylleia cymosa растет в местностях, разделенных 140° долготы, причем морфологической разницы между американскими и азиатскими особями не обнаруживается.

Изложенные флористические взаимоотношения вызывают три вопроса: во-первых, чем обусловливается наличие означенных связей между флорами В. Азии и С. Америки, во-вторых, где лежит первичный центр происхождения этих общих элементов — в Азии или в Америке, и, в-третьих, чем объясняется бо́льшее сходство атлантической флоры С. Америки с флорой В. Азии, чем тихоокеанской.

Ответы на все эти вопросы были даны уже Аза Греем, современные же данные их еще больше уточнили. Наличие ясно выраженных флористических связей не оставляет никакого сомнения в существовании в прошлом связи между материками Азии и С. Америки и наличия более теплых, не арктических условий климата на северных пределах этих материков. Как указывают геологические данные, это соединение не

ограничивалось областью Берингова пролива, а простиралось значительно дальше к югу. Палеогеографические карты Японии для мелового и третичного периодов не оставляют в этом никакого сомнения.

Вместо существования особого материка «Берингии», заполнявшего северную часть Тихого океана, надо допустить наличие этой широкой материковой связи. Опускание этой связывавшей материки Нового и Старого Света суши, окончательное образование Берингова пролива и установление арктических условий на севере Азии и Америки явились причиной прекращения связи их умеренных флор.

Роды, общие Китаю, Японии и атлантической Сев. Америке

Род	Число видов		Род	Число видов	
	в Китае и Японии	в США		в Китае и Японии	в США
Magnolia	19	7	Wistaria	4	2
Schizandra	10	1	Astilbe	10	1
Idea	5	1	Podophyllum . .	6	1
Gardenia	3	2	Illicium	6	2
Hamamelis . . .	2	2	Stewartia	2	2
Shortia	3	1	Berchemia	8	1
Catalpa	5	2	Nyssa	1	4
Negundo (Acer) .	5	1			

Ответить на вопрос, какая из флор — В. Азии или С. Америки — являлась исходной, т. е. в Азии или в Америке находились центры происхождения этих общих обеим флорам родов, сказать в настоящее время очень трудно. Геологические данные не оставляют в настоящее время никакого сомнения в том, что с конца мезозоя и примерно до середины плейстоцена море не служило препятствием распространению растений из Азии в Америку и обратно. За этот промежуток времени материковое соединение в северной части Тихого океана, хотя неоднократно и прерывавшееся, существовало в течение длительных периодов.

Палеоботанические данные свидетельствуют о еще большем сходстве рассматриваемых флор в третичный период, чем в настоящее время. Так, например, согласно Берри (Berry, 34), в состав третичной флоры Британской Колумбии, расположенной в западной части С. Америки, к югу от Аляски, входили Ginkgo и Glyptostrobus, обычные для эоценовой флоры Канады, но сохранившиеся в современной флоре только в В. Азии; ископаемый граб — Carpinus grandis этой флоры сходен с современным C. Seemeniana из центрального Китая; Alnus cremastogynoides очень близок к A. mastogyne из той же части Китая; некоторые формы Corylus Macquarrii очень схожи с китайским родом Ostryopsis, другие же — с азиатскими видами Corylus colurna и C. ferox; ископаемый род Trochodendroides представляет здесь, повидимому, в настоящее время реликтовое азиатское семейство Trochodendraceae.

Тем не менее можно предположить, что в В. Азии находятся исходные центры значительной части родов, в прошлом, а частично и в настоящее время связывавших рассматриваемые флоры. Основанием для такого предположения является очень давнее существование всей восточной части материка Азии, вследствие чего здесь тропическая флора постепенно переходит в умеренную, не имея никаких барьеров, которые служили бы препятствием ее распространению на север. Между тем в Америке такой барьер образуют Мексиканский залив и пустынные области Техаса и северной Мексики. Кроме того, наличие в В. Азии значительно более древних и более высоких гор, чем в С. Америке, говорит также за вероятность азиатского происхождения большинства, если не всех, родов покрытосеменных растений, общих обеим флорам. Что касается центров происхождения голосеменных, то древность последних и почти циркумполярное распространение в прошлом не дают возможности для такого категорического утверждения.

Объяснение, дававшееся некоторыми авторами и заключавшееся в том, что эта общая флора возникла где-то на севере, между Азией и Америкой, в пределах современной Арктики, и оттуда спустилась в лежащие к югу области Азии и Америки, нам представляется по совокупности современных знаний совершенно неприемлемой. Такая гипотеза является сейчас совершенно ненужной, так как можно считать доказанным наличие умеренных условий климата в течение всего третичного и даже в конце мелового периодов во всей Восточноазиатской области, включая сюда и С.-В. Азию.

Большее сходство флоры В. Азии с более удаленной атлантической флорой, чем с ближе лежащей флорой тихоокеанской Америки, повидимому, является результатом существовавшей уже в третичном периоде, хотя и менее выраженной, климатической разницы между ними. Вероятно, большую роль сыграли также условия ледникового периода и более благоприятные моменты возвращения на прежние местообитания третичных реликтов в восточной части С. Америки, чем в западной.

Согласно Чэни (Chaney, 36), эоценовая и миоценовая флоры Азии должны были меньше отличаться от таковых же флор в западной части С. Америки, чем в настоящее время. Это зависит от климатических условий Атлантического океана, изменение которых впоследствии значительно сильнее отразилось на тихоокеанском побережье Америки, чем на более удаленной В. Азии. Вследствие этого в современной флоре В. Азии сохранилось большее количество миоценовых родов, придающее ей более третичный характер, чем в С. Америке. Сохранение в современной флоре атлантической С. Америки общих с В. Азией родов с опадающей листвой преимущественно объясняется бо́льшим сходством их климата, отличающегося богатыми осадками летом и влажной, хотя и холодной зимой. Вымирание же их на тихоокеанском побережье С. Америки и сохранение, наоборот, более ксерофитных вечнозеленых видов, в том числе и хвойных, объясняется условиями климата, характеризующимися дождливой мягкой зимой, но сухим летом. По всей вероятности, эти же климатические особенности обусловили, с одной стороны, сохранение болотного кипариса (Taxodium distichum) во Флориде и восточной Мексике и отсутствие его в Калифорнии, и с другой — наличие в последней двух видов секвои, отсутствующих в атлантической части С. Америки. Необходимость для произрастания секвои сухого лета хорошо выявляется при ее культуре: в Крыму она прекрасно растет, а в западном Закавказье, имеющем более влажный климат, она развивается значительно хуже.

Гультен (Hulten, 28) остановился на разборе взаимоотношений флоры Азии и Америки в границах Берингова моря. Хотя они уже и не относятся к флоре восточноазиатской флористической области, как мы ее выше формулировали, но, чтобы не возвращаться к этому вопросу, мы приведем здесь его выводы.

Помимо видов, широко распространенных в северных широтах Евразии и Америки, имеется ряд видов, ограниченных в своем распространении северными побережьями Тихого океана и Алеутскими о-вами. Многие из них распространены только на Камчатке. При этом часть видов, широко распространенных в С. Америке, имеет в Азии ограниченный ареал, например, только на Командорских о-вах или только на

Камчатке.[1] Общее количество таких видов ничтожно, и можно согласиться с автором, что миграция их происходит в настоящее время в результате переноса случайными агентами с Алеутских о-вов. Таким же образом происходит и обратная миграция камчатских видов на Алеутские о-ва, а оттуда в пределы Америки. Все эти виды еще, повидимому, не завершили своего распространения, и границы их ареалов еще не достигли климатических пределов.

Итоги изучения

Подводя итоги всем вышеизложенным данным, относящимся к истории современной флоры В. Азии, мы можем установить следующие основные ее черты. Прежде всего необходимо отметить древность этой флоры и спокойное ее развитие с мелового периода. Она не подвергалась никаким катастрофическим воздействиям, которые могли бы вызвать гибель растительного покрова или значительной части его, как это имело место в Европе.

Приведенные палеоботанические данные свидетельствуют о том, что с конца мелового периода климат В. Азии носил умеренный характер, переходя постепенно на юге Китая в субтропический, а затем и тропический.

Современный климат всей В. Азии отличается значительной влажностью. Хотя правильное чередование муссонов и подразделяет времена года на влажные и более сухие, тем не менее и в сухое время года растительность в значительной части В. Азии обеспечена достаточным количеством влаги. На юге только это уменьшение количества осадков отличает зиму от лета, но чем дальше на север, тем все сильнее сказываются понижения температур зимой. Хотя, несомненно, к концу третичного и в четвертичном периоде количество выпадающих осадков уменьшилось, тем не менее климат не достиг здесь такой исключительной сухости, как, например, в Средней Азии.

Эти благоприятные условия позволили сохранить древнюю, третичную флору, что проявляется в богатстве и разнообразии ее родового и видового состава, многочисленности древних реликтовых родов и видов, во многих случаях вымерших в других областях земного шара, где они встречаются в виде ископаемых остатков третичного периода.

Этот же реликтовый характер флоры выражается в наличии многочисленных древних типов, явившихся при своем распространении на запад исходными для многих родов и видов умеренной флоры.

В. Азия — единственное место на земном шаре, где тропическая флора на значительной территории может непосредственно переходить в умеренную. На юге В. Азии нет горных хребтов, морей и рек, которые создавали бы преграду для такого перехода, нет пустынной зоны, которая была бы непроходимой для тропических и умеренных гигрофитов. Орографические условия и постепенность перехода климата от тропического к умеренному, но с сохранением значительной его влажности обусловили и постепенность перехода тропической флоры в умеренную. Это тот же самый процесс эволюции тропической флоры, который, как мы уже видели, имеет место при подъеме от нижних поясов возвышенностей тропической зоны к их вершинам.

Эта умеренная флора в третичном периоде распространялась до северных пределов В. Азии, а после ледникового периода, уничтожившего лесную растительность С.-В. Азии, распространилась снова на север, образовав ряд переходов к северной и арктической флорам.

[1] На Командорских о-вах Claytonia sibirica и Platanthera dilatata; на Камчатке Agrostis exarata, Ranunculus Eschscholtzii, Cryptogramma acrostichoides и др.

Распространяясь на запад в первой половине третичного периода в Азии и по горным хребтам в пределы Ю. Европы, а во второй его половине и в Среднюю и Северную Европу, представители этой флоры с началом изменения климата в сторону большей его сухости при выходе из В. Азии постепенно утрачивали свои гигрофитные черты и эволюционировали, образуя элементы современной, более приспособленной к засушливому климату лесной флоры умеренной зоны. При этом в пределах Средней Азии и в ксерофитных местообитаниях Средиземноморской области эти роды создавали вторичные центры видообразования или же беднели видами, сохранив лишь небольшое число видов, приспособившихся к засушливым условиям обитания.

Процесс эволюции восточноазиатской флоры из тропической флоры южного Китая и вообще Ю. Азии под влиянием континентальных условий климата очень наглядно выявлен в ряде монографических исследований. В качестве примера приведем результаты изучения систематики и географии дубов В. Азии Шоттки (Schottky, 12). Как мы уже неоднократно указывали, в роде Quercus очень хорошо выявлен процесс перехода вечнозеленых исходных типов в листопадные умеренные виды. Длительное неопадание отмерших листьев дуба в наших широтах, отпадание листьев Q. ilex в засушливых частях Цин-лин-шаня представляют собой этапы этой эволюции. К этому Шоттки добавляет еще очень интересное указание на наличие ряда видов как рода Quercus, так, в особенности, близкого ему рода Cyclobalanopsis, у которых все листья кожистые, вечнозеленые, весной полностью сбрасываются и заменяются распускающимися вновь.

Таким образом, можно различать виды: «вечнозеленые» с многолетними листьями, постепенно и попеременно сменяемыми, и «вечнозеленые» с листьями однолетними, целиком сменяющимися каждой весной, и, наконец, виды листопадные с отмирающими каждой осенью листьями, только весной заменяемыми новыми.

Шоттки для родов Quercus и Cyclobalanopsis, с одной стороны, и Castanea и Castanopsis, с другой, считает исходным — тип Pasania. Все эти роды известны в ископаемом состоянии уже с мелового периода. В третичных отложениях тропической Азии они, как мы это уже видели в отношении рода Quercus в Индо-Китае, представлены многочисленными видами, что указывает на древность их существования в этой части тропиков. В противоположность этому упомянутые роды в ископаемом состоянии пока не найдены в тропиках Африки и Ю. Америки, что заставляет предположить, что именно тропики Азии являются центром их происхождения. Отсюда они, образовав субтропические и умеренные формы, распространились в умеренных широтах. Так, Quercus и Castanea представлены многими видами в Азии, Европе и С. Америке. Роды Pasania и Castanopsis[1] имеют по 1 виду на тихоокеанском побережье С. Америки.

Ареал распространения видов рода Quercus можно подразделить на три географические области.

В первой из них сосредоточены виды вечнозеленые. К этой области относятся: Индия, Индо-Китай, тропическая, восточная часть Гималаев, южный Китай, включая и северо-западную Юньнань, и острова Гейнан, Формоза, Лю-кю, Хонсю, Шикоку и Кю-сю, а также юго-западная Корея.

Во вторую область входит часть ареала этого рода, в пределах которого растут не только вечнозеленые, но и листопадные виды. Она в пределах В. Азии лежит к северо-востоку от предыдущей и заканчивается южным склоном Цин-лин-шаня и вообще тибетской горной си-

[1] Castanopsis chrysophylla в Калифорнии.

стемой. Имеющиеся здесь вечнозеленые виды [1] доходят до 900 м высоты и представлены низкорослыми, кустистыми видами с мелкими кожистыми листьями. Частью совместно с ними, частью выше их, до высоты 2000 м, обитают виды с крупной опадающей листвой. [2]

Наконец, в третьей области растут виды только с опадающей листвой. Сюда относится северный склон Цин-лин-шаня до 1400 м высоты, вся лёссовая область Китая к северу от р. Вэй-хо (Wei-ho) и Хуан-хэ (Hwang-ho), провинция Шаньдун (Shan-tung), Хэбэй (бывшая Чжили — Tschili), бывшая Мукденская, теперь Шен-цзин (Sheng-king), и к северу от нее до 45° с. ш., Корея от 35° с. ш. до 41° с. ш., о-ва Хонсю до 37—38° с. ш., Хоккайдо (Япония), Курильские, Сахалин до 50° с. ш., область Амура до 54° с. ш.

В южной части этой области имеется еще довольно много разнообразных листопадных видов, [3] постепенно убывающих в северных ее частях, при явной их ксерофитизации. Так, в южной части о. Хоккайдо имеется три вида дуба — Quercus grosseserata, glandulifera и dentata; последний представлен древовидной и кустарниковой формами. Листья у одних форм этих видов крупные, городчатые, у других — мелкие, ланцетные, мелкозубчатые, молодые листья опушены на обеих поверхностях, позже их верхняя поверхность становится голой и блестящей, а нижняя — матовой; у Q. dentata ксерофитные формы имеют звездчатоопушенные нижние поверхности листьев и густо опушенные ветки.

В южной части Сахалина имеется еще, хотя и принимающий кустовидную форму, Q. grosseserata, но в северной его части, а также и вообще в В. Азии к северу от 45° с. ш. растет уже только Q. mongolica, который и является единственным видом, доходящим здесь до предела ареала рода Quercus. Последние два вида очень близки друг к другу и связаны переходными формами, причем весьма вероятно, что ксерофитный Q. mongolica произошел от гигрофитного, растущего преимущественно вдоль морских побережий Q. grosseserata. Этот вид, в свою очередь, очень близок к Q. glandulifera, распространенному от центрального Китая до северной Японии и являющемуся, быть может, для него исходным видом.

Еще более, чем Q. glandulifera, приспособлен к теплоумеренному климату Q. aliena, являющийся, несомненно, третичным видом. Он распространен от Индии и Юньнани до Цин-лин-шаня. На о. Хоккайдо он уже не растет. Этот вид в северной части своего ареала представлен ксерофитной формой var. pekingensis с мелкими, длинночерешковыми листьями.

Каменный дуб — Q. ilex (s. l.), являющийся типичным деревом для пояса вечнозеленых субтропических лесов В. Азии, представлен здесь двумя разновидностями — var. acrodonta и var. phillyreoides, выделяемыми некоторыми авторами в особые виды цикла форм Q. ilex. Цинлин-шан, как мы видели, является восточным пределом распространения этого вида, где он представлен уже ксерофитной формой. Он распространен — и, очевидно, имеет сплошной ареал, идущий на запад, — до пределов Гималаев; в западной, наиболее сухой части последних он образует также ксерофитную разновидность с круглыми, колючими листьями, описанную Гриффичем (Griffits) в качестве самостоятельного вида Q. baloot.

Очевидно, в третичном периоде этот вид был распространен, начиная от тропической Азии, вдоль побережья Тетиса до западных пределов

[1] Quercus acrodonta, Baronii, semecarpifolia v. spinosa.
[2] Quercus dentata, serrata, aliena, Fabri.
[3] Quercus dentata, acutissima, serrata, alena, glandulifera, Fabri, grosseserata, mongolica и др.

Средиземноморской области. С осушением моря в Средней Азии образовался разрыв его ареала между восточной и западной частями. Таким образом, мы имеем перед собой совершенно ясную картину эволюции рода Quercus из его центра происхождения в тропической Азии, причем он распространяется одинаково как на северо-восток, так и на запад до предела его ареала в Европе.

Это значение флоры В. Азии как основного центра формирования умеренной флоры замечательно ясно выявлено в «Введении к флорам Китая и Монголии» В. Л. Комарова. Это сочинение, наметившее основные этапы эволюции этой флоры и опубликованное более 30 лет назад, сохранило до настоящего времени все свое значение и может служить не только введением, но и выводом из всей последующей работы над историей восточноазиатской флоры.

В. Л. Комаров построил свои заключения (08) на основе монографии 5 родов, специально подобранных соответственно их географическому распространению. Эти роды: Clematoclethra, Codonopsis, Epimedium, Nitraria и Caragana. Первый из них — Clematoclethra — является эндемичным для горной, лесной части центрального Китая. Ареал его распространения ограничен 28° и 34° с. ш. и 102—114° в. д. Анализ его видов обнаруживает характерную для флоры Китая генетическую связь с тропической флорой. Эволюция этой флоры шла в направлении приобретения черт умеренной флоры соответственно изменению климатических условий к периферии ареала.

Далее изучение этого рода показало, что корни китайской флоры надо искать не в Гималаях, значительно более молодых, чем возвышенности Китая, а, наоборот, горные области юго-западного Китая и составляющие с ними флористически единое целое возвышенности Индо-Китая являются центром формирования флоры как самого внетропического Китая, так и Гималаев.

Этот вывод подтверждается монографией второго рода Codonopsis, в противоположность предыдущему, вышедшего за пределы своего центра возникновения в Китае и распространившегося как на север и восток в пределы Японии и Манчжурии, так и на запад до Гималаев и Средней Азии. Его ареал имеет форму подковы, выпуклая вершина которой находится в субальпийском поясе Непала, западный же конец — в Средней Азии, а восточный — на берегах Амура. Этот род, по Комарову, включает 20 видов, которые могут быть разбиты на 7 морфологических типов. Основными современными центрами рода являются центрально-китайский и прилегающий к нему юньнанский с 10 видами, среди которых представлены все семь морфологических типов. В Юньнани ареал распространения рода Codonopsis ближе всего соприкасается с ареалом очень близкого, имевшего с ним, очевидно, общих предков рода Campanumoea, заходящего из Малайской области тропической Азии в Гималаи и В. Азию.

После поднятия Гималаев род Codonopsis распространился в пределах их верхних поясов и образовал вторичный центр, включающий сейчас 9 видов, в которых представлено уже только 4 морфологических типа этого рода. Один из этих видов — C. ovata — сошел из альпийского пояса в лесной и дал ряд видов, из которых C. clematidea дошел до крайнего северо-западного предела рода в Средней Азии. Крайний же северо-восточный район распространения рода в области Амура имеет 3 вида, в которых уже представлены всего 2 морфологических типа рода. Таким образом, здесь уже вполне выявляется роль китайского центра в формировании высокогорных и лесных флор Гималаев и Средней Азии, с одной стороны, и Манчжурии, с другой.

Третий род — Epimedium — рисует нам картину еще дальнейшей эволюции восточноазиатского рода при его распространении далеко за

пределы своего центра возникновения. Этот род распространен уже не только в Азии, но и в Европе и С. Африке и представлен викарным родом — Vancouveria в С. Америке. Согласно новейшей монографии этих родов Штирна (Stearn, 38), Epimedium имеет 21 вид, а Vancouveria — 3 вида.

Согласно Комарову, морфологически центральное место в этом роде занимает вид E. diphyllum. Он включает исходные черты видов обоих родов и поэтому приближается к исходному типу, давшему начало ряду

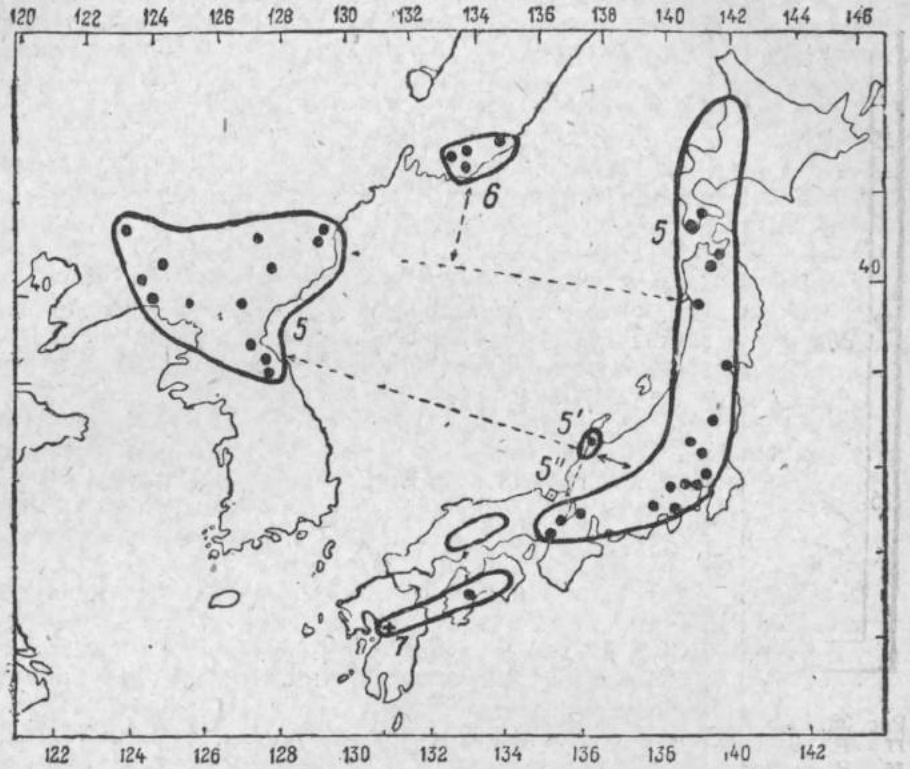


Рис. 27. Распространение рода Epimedium в Вост. Азии: *5* — E. grandiflorum (incl. E. koreanum), *5'* — E. sempervirens, *5''* — E. macranthum v. hypoglaucum, *6* — E. macrosepalum, *7* — E. diphyllum, *8* — E. setosum (Stearn, 1938)

близких травянистых родов, как Jeffersonia, Diphylleia, Caulophyllum и Leontice.

Три вида рода Vancouveria распространены в тихоокеанской части С. Америки: один из них — начиная от штата Вашингтон, другие же два — от Орегона к югу до Средней Калифорнии. Они растут во влажных поясах горных склонов часто в тени секвойи (Sequoia sempervirens), которая в своем распространении также ограничена Калифорнией и южным Орегоном. Ареал же рода Epimedium разбит на две-три далеко отстоящие одна от другой части — восточноазиатскую, северо-западногималайскую и средиземноморскую. Нет ни одного вида с широким ареалом распространения.

Восточноазиатская часть ареала имеет главное сосредоточие видов в центральном Китае. Подсекция Monophyllon, имеющая два вида также и в Средиземноморской области, представлена в В. Азии E. grandiflorum, общим Корее и Японии, и еще двумя близкими видами — E. sempervirens, повидимому, эндемичным Японии, и E. macrosepalum, эндемичным для Приморского края СССР.

Разорванный ареал E. grandiflorum между Кореей и Японией является одним из многочисленных свидетельств связи Японии с материком Азии во второй половине третичного периода. Весь род Epimedium представлен преимущественно лесными, тенелюбивыми видами, распространяющимися благодаря медленному росту корневищ и, как считается, переносу семян муравьями, так что о заносе случайными факторами здесь, как и в отношении распространения других видов, не может быть и речи.

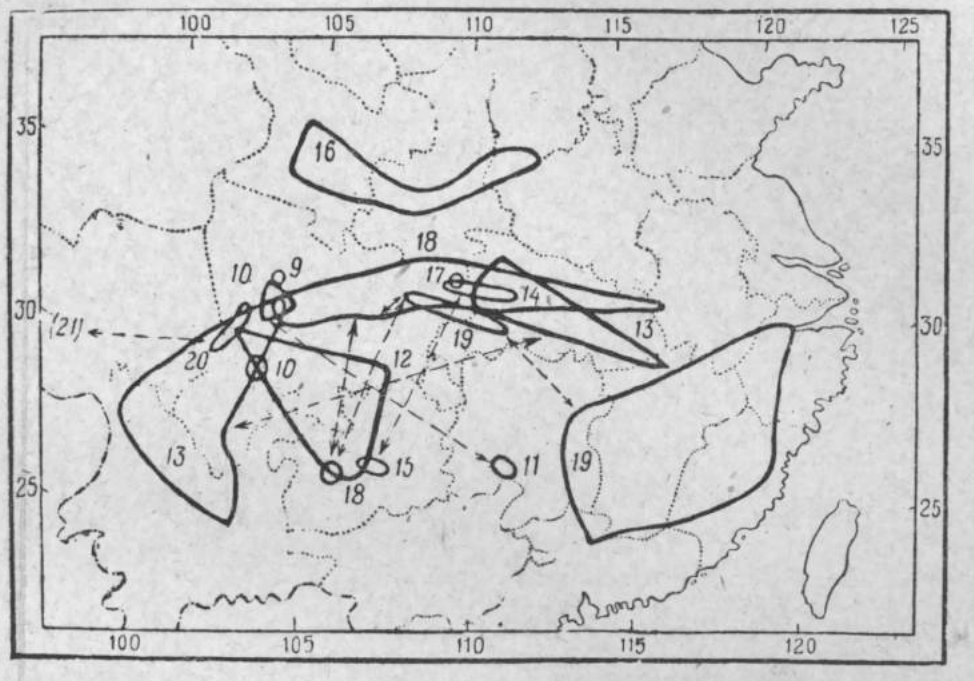


Рис. 28. Распространение рода Epimedium в Китае: *9* — E. platypetalum, *10* — E. Davidi, *11* — E. hunanense, *12* — E. acuminatum, *13* — E. mebranaceum, *14* — E. sutchuenense, *15* — E. leptorrhizum, *16* — E. brevicornum, *17* — E .Fargesii, *18* — E. pubescens, *19* — E. sagittatum, *20* — E. elongatum, *21* — E. elatum (Stearn, 1938)

Подсекция Aceranthus представлена в Японии E. diphyllum и сомнительным видом E. setosum, быть может, являющимся гибридом E. setosum и E. grandiflorum. Третий вид этой секции — E. platypetalum растет только в центральном Китае (Сечуан).

Подсекция Polyphyllon имеет один вид, географически совершенно изолированный — E. elatum в северо-западных Гималаях, в Кашмире, и второй — E. elongatum в центральном Китае: мы уже говорили о ряде восточноазиатских родов, имеющих разрыв ареала в восточных Гималаях. К их числу относится и Epimedium: несомненно, что эти западногималайские виды произошли от восточноазиатских. В центральном Китае, начиная от возвышенностей Юньнани и Сечуана до возвышенностей, лежащих на границе лёссовой области, сосредоточено 12 видов. Они приурочены к умеренным горным лесам и отсутствуют как в сухих и холодных, так и очень влажных, но жарких условиях обитания.

Как мы выше уже указывали, секция Monophyllon, помимо восточноазиатских видов, имеет еще 2 вида в Средиземноморской области. Один из них — E. alpinum растет в горах западной части Балканского п-ова и в северной Италии, на южном склоне Альп. Второй, близкий и ему несомненно викарный вид — E. pubigerum распространен от юго-

восточной части Балканского п-ова, где он растет в лесах из Fagus orientalis, Laurocerasus officinalis, Rhododendron ponticum и др., через всю причерноморскую часть М. Азии до западного Закавказья (Батумский район), где он приурочен к таким же третичным, реликтовым лесам. Два других средиземноморских вида — E. pinnatum и E. Perralderianum относятся к секции Rhizophyllum. Они очень близки один к другому, но занимают в роде обособленное положение.

Штирн подразделяет E. pinnatum на 3 подвида. Первый из них — originarum — произрастает в северо-западном Иране (провинция Гилан) и Талыше как иранском, так и советском; А. А. Гроссгейм относит его к гирканскому элементу флоры Талыша. Второй подвид — colchicum — распространен в западном Закавказье (Абхазия, Мингрелия, Аджария),

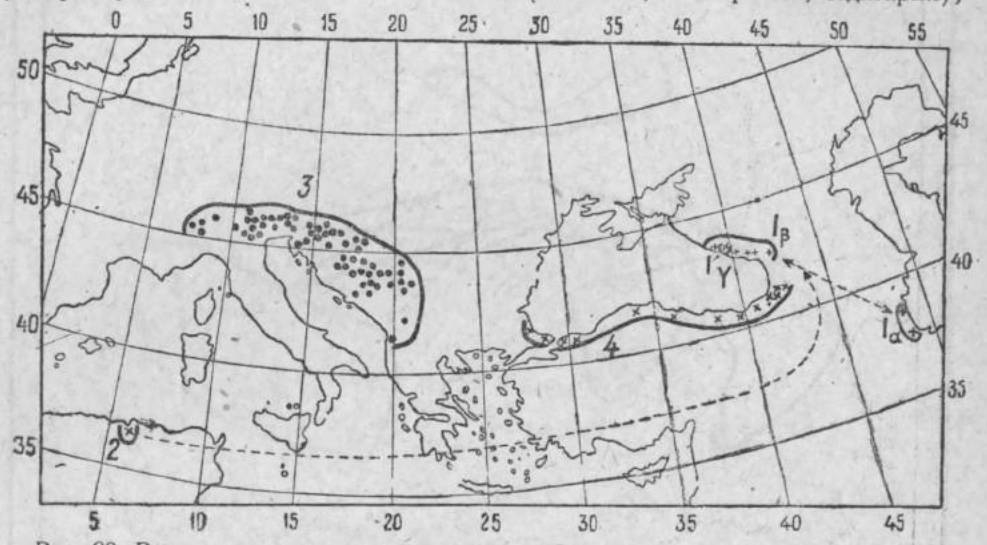


Рис. 29. Распространение рода Epimedium в Средиземноморской обл. и Западной Азии:
1(α) — E. pinnatum f. originarium, *1*(β) — E. pinnatum f. colchicum, *1*γ — E. pinnatum f. circinatum, *2* — E. perralderianum, *3* — E. alpinum, *4* — E. pubigerum (Stearn, 1938)

на север доходит до Сочи, на юге же растет еще и в Лазистане (М. Азия). На Кавказе этот вид имеет такой же разрыв ареала, как Pterocarya и Zelkova. Третий подвид circinatum — был описан Д. И. Сосновским как самостоятельный вид — E. circinnato-cucullatum по экземпляру из Сочи.

Второй вид этой секции — E. Perralderianum — растет в С. Африке, в Алжире, в лесах восточной Кабилии, на высоте 1300—1500 м н. у. м. Это местонахождение удалено на 2000 миль от произрастания предыдущего вида. Несмотря на такое большое расстояние, разделяющее местообитание этого вида, отделенное пустынями от ближайших местонахождений родственного ему E. pinnatum, экологические условия их произрастания очень близки. Климатические условия местообитания E. Perralderianum на горном массиве Барбар, близ г. Константина, самые прохладные и влажные на протяжении всего побережья С. Африки. Зимой в течение нескольких месяцев оно покрыто снегом, осадки, хотя и не в большом количестве, выпадают и летом. Попытки культивировать этот вид на береговой полосе Алжира не привели к благоприятным результатам, тогда как в Англии он прекрасно растет, достигая в тех же условиях, в каких культивируются и другие виды этого рода, совершенно необычных размеров.

Из древесных видов, произрастающих на массиве Барбар, в тени

которых растет E. Perralderianum, наиболее обычны: Quercus afares (очень близкий к Q. castaneifolia, который на Кавказе растет в Талыше, там же, где и E. pinnatum ssp. originarium); Cedrus atlantica, наиболее близкий к C. libani из Передней Азии; Abies numidica, более близкая к A. cilicica из М. Азии, чем к A. pinsapo из Марокко и Испании; Populus tremula, растущий в Африке только на массиве Барбар. Помимо того, здесь растут еще Taxus baccata, Acer campester и Ilex aquifolium. Эти или близкие им виды найдены в ископаемом состоянии в плиоценовых отложениях Балканского п-ова и в других районах Средиземноморской области. Это, несомненно, остатки третичной флоры этой области, на которой мы уже детально останавливались. Здесь мы имеем одно из прекрасных подтверждений заключения Рида (Reid, 15) о связи плиоценовой флоры Средней Европы и В. Азии, о котором мы уже говорили выше.

Появление предка E. Perralderianum в С. Африке должно было произойти в то время, когда в Аравии и в С. Африке существовали влажные условия климата, которые дали возможность проникнуть ему из Передней Азии в современное местообитание. Возникает вопрос: каким образом можно объяснить разрыв между восточноазиатской частью ареала рода Epimedium, где, несомненно, находится центр его возникновения и откуда он проник в С. Америку, и средиземноморской частью ареала? Распространение по Гималаям трудно допустить, так как в Кашмире этот род представлен наиболее молодым в морфологическом отношении видом. Согласно В. Л. Комарову, он распространялся на запад вдоль северного берега Тетиса, по цепи гор, соответствовавшей Саянам и Алтаю, где впоследствии, во время ледникового периода, он вымер. Этот совершенно правильный вывод о распространении в третичном периоде родов восточноазиатской флоры на запад по горным хребтам является поправкой к тем неверным представлениям, которые создались в результате попытки Энглера вывести целиком с севера его «аркто-третичную» флору.

Пример аналогичного распространения представляет собой, по всей вероятности, и бук — Fagus orientalis. Он теснейшим образом связан с японским F. Sieboldii, с которым его некоторые авторы даже объединяют в один вид. Ареал восточного бука в Передней Азии и Средиземноморской области (Балканский п-ов, Крым) связывается с этим восточным центром его вероятного происхождения рядом местонахождений близкого ископаемого вида — F. Antipofii (Сахалин, Корея, Алтайские горы, Казахстан близ г. Тургая, по берегу Аральского моря, в районах Урала, Уфимское плато в Стерлитамакском районе) (Вульф, 35; см. там указанную литературу).

Четвертый род — Caragana, в котором Комаров насчитывает 56 видов, возник в В. Азии. Морфологически наиболее примитивным видом является C. chamlagu — гигрофитный вид, распространенный от Юньнани и центрального Китая на север до Уссурийской области. Отсюда исходные типы мигрировали по горным хребтам, Гималаям и Саяно-Алтайским возвышенностям на запад, постепенно все более и более утрачивая свои гигрофитные черты и все более и более превращаясь в ксерофитов. Такими путями этот род проник в Среднюю и Переднюю Азию, а из их пределов — на Кавказ. С высыханием Ханхая, уменьшением Арало-Каспия и исчезновением Сарматского моря виды Caragana распространились в Монголии и Джунгарии, превратившись в типичные растения пустынь, а также проникли в В. Европу до пределов южной части СССР.

Это продвижение на запад сопровождалось возникновением вторичных видообразовательных центров (Комаров их насчитывает 9), давших ксерофитные виды, которые образуют в настоящее время ос-

новную массу видов в составе этого рода. Часть этих ксерофитов из Монголии распространилась на восток в пределы Китая, являясь, таким образом, вторичным элементом в составе его флоры.

Возрастание сухости климата Китая и надвигание на него пустыни сопровождались миграцией с запада ксерофитных элементов, это подтверждают монографические данные, полученные Комаровым при изучении пятого рода — Nitraria. В противоположность предыдущим этот род не восточноазиатского происхождения.

Nitraria растет в Австралии и Африке, но ее нет на Мадагаскаре, в Ю. Африке и тропической Азии. Согласно предположению Комарова, этот род возник в Африке на солонцах, по морским побережьям, еще раньше, чем сформировались пустыни Азии и Австралии, откуда он и распространился на восток. В Монголию он проник через Арало-Каспийскую низменность по мере ее усыхания, а из Монголии распространился и в западный Китай. Таким образом, мы имеем здесь ксерофита по происхождению, распространяющегося на восток по мере ксерофитизации его климата, тогда как все остальные восточноазиатские роды представляют собой гигрофитов, давших циклы ксерофитных видов по мере своего распространения на запад.

Подводя итоги всем этим монографическим исследованиям, Комаров рисует следующую картину эволюции китайской флоры при ее поступательном движении на запад. Флора В. Азии, или, вернее, Ангарского материка, возникшая в меловом и начале третичного периодов и образованная преимущественно горными гигрофитами, распространилась сначала по горным хребтам, заканчивавшимся Кунь-лунем, подошва которого в то время омывалась внутренними водами Ханхайского, Цайдамского и других бассейнов. Почти одновременно шло и распространение на запад по Саяно-Алтайскому нагорью вплоть до Джунгарского моря. Позднее, во второй половине третичного периода, в связи с непрекращающимся и до настоящего времени поднятием отдельные вершины Гималаев слились в один горный массив и вступили в соединение с возвышенностями Индо-Китая и Юньнани, с одной стороны, и с хребтами Афганистана и Туркестана, с другой. Тогда китайским видам открылась возможность дальнейшей миграции на запад. Движение на запад умеренных элементов флоры В. Азии влекло за собой возникновение видообразовательных процессов в направлении все усиливающейся ксерофитизации, давших ряд основных элементов современной флоры Средиземноморской области, включая сюда и Среднюю Азию, а в особенности умеренной зоны Европы и Азии. Распространение же этих элементов на восток в С. Америку через берингийское соединение обогатило лесную флору последней восточноазиатскими родами.

ЛИТЕРАТУРА

Барсук М. Третичная флора Агневской свиты Сахалина. 1939 (рукопись).

Вавилов Н. И. Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений. Тр. по прикл. бот., III, 2, 1931.

Воробьев Д. П. Находка Hymenophyllum Wrightii v. d. Bosch в Сучанском районе ДВК. Вестн. Дальневост. филиала Акад. Наук СССР, № 1—3, 1933.

Вульф Е. В. Кавказский бук, его распространение и систематическое положение. Бот. журн. СССР, т. 20, 1935.

Грум-Гржимайло Г. Е. Западная Монголия и Урянхайский край. СПб., I, 1914.

Ковалев Н. В. География родов плодовых культур подсемейства Pomoideae в связи с их происхождением и эволюцией. Изв. Гос. геогр. общ., 1940.

Комаров В. Л. Ботанико-географические области бассейна Амура. Тр. СПб. общ. естеств. Отд. ботаники, 1897.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. I—III. Acta Horti Petrop., XX, 1901; XXII, 1903/04; XXV, 1907.

Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии. Acta Horti Petrop., XXIX, в. 1, 2, 1908.

Комаров В. Л. Род Phacellanthus S. et Z. на Дальнем Востоке. Изв. Акад. Наук СССР, № 3, 1930.

Криштофович А. Н. Американский серый орех из пресноводных отложений Якутской области. Тр. Геол. комит. Новая сер., в. 124, 1915.

Криштофович А. Н. Материалы к третичной флоре Дальнего Востока Азии. Владивосток, 1923.

Криштофович А. Н. Находка Hymenophyllum Wrightii на острове Сахалин. Изв. Главн. бот. сада, т. 29, в. 3—4, 1930.

Криштофович А. Н. К вопросу о возрасте некоторых меловых отложений Дальнего Востока и первых фазах развития третичной флоры. Зап. Росс. минер. общ., IX, № 2, 1932.

Криштофович А. Н. Ископаемая флора с р. Лозьвы в Северном Урале. Тр. Всес. геол.-разв. объед., 291, 1933.

Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. Сов. ботаника, № 3, 1936.

Криштофович А. Н. Материалы к третичной нижнедуйской флоре Сахалина. Изв. Акад. Наук СССР, Сер. геол., № 5, 1936.

Криштофович А. Н. Основные пути развития флоры Азии. Уч. зап. Ленингр. унив., № 9, в. 2, 1936.

Криштофович А. Н. Меловая флора Сахалина. Тр. Дальневост. филиала Акад. Наук СССР, сер. II, 1937.

Криштофович А. Н. Верхнемеловые растения бассейна р. Колымы. Изд. Дальстроя, сер. 2, в. 15, Л.-М., 1938.

Криштофович А. Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии. Сб. памяти акад. А. В. Фомина. Изд. Акад. Наук УССР, 1938.

Криштофович А. Н. Новые данные к вопросу о третичной и меловой флорах Арало-Каспийского края и ее отношении к ископаемой флоре Северной Азии. Отчет почв. бот. отр. Казахстанской экспедиции Акад. Наук СССР, IV, 2, 1930.

Лазаренко А. С. Реликты в бриофлоре Дальнего Востока. Совещание по истории флоры и растительности СССР. Сов. ботаника, № 2, 1938.

Лазаренко А. С. Реликты в бриофлоре Советского Дальнего Востока. Сб. Президенту Акад. Наук СССР В. Л. Комарову, М.-Л., 1939.

Максимович К. Очерк растительности Восточной Азии, преимущественно Маньчжурии и Японии. Вестник садоводства, СПб., 1883.

Максимович К. Flora Tangutica, СПб., 1, 1889.

Павлов Н. В. Введение в растительный покров Хангайской горной страны. Мат. Комисс. по иссл. Монгольск. республ. Акад. Наук СССР, в. 2, 1929.

Палибин И. В. Материалы для флоры северной Монголии. Тр. Троицко-Савско-Кяхтинского отд. Русск геогр. общ., VIII, в. 3, 1906.

Палибин И. В. Остатки третичной флоры из окрестностей Владивостока. Тр. Геол. и Минер. музея Акад. Наук, 1, 1915.

Попов М. Г. Между Монголией и Ираном. Тр. по прикл. ботанике, т. 26, 1931.

Попов М. Г. Phlomis Vavilovii, sp. n. и родственные ему виды. Бюлл. Ср.-Азиат. унив., № 13, 1926.

Пояркова А. И. Находка дуйской флоры в восточной части о. Сахалина. Палеобот. сб., 2. Тр. Нефт. геол.-разв. инст. Серия А, в. 39, 1935.

Пояркова А. И. Третичная флора рек Тенги и Кадыкбирокана (западная часть Сахалина). Палеобот. сб., в. 2. Тр. Нефт. геол.-разв. инст. Серия А, в. 39, 1935.

Пояркова А. И. Материалы по третичной флоре западной и центральной частей северного Сахалина. Палеобот. сб., в. 3. Тр. Нефт. геол.-разв. инст. Серия А, в. 76, 1936.

Пояркова А. И. Заметка о третичных растениях района Лянгри (сев. Сахалин). Палеобот. сб., в. 3. Тр. Нефт. геол.-разв. инст. Серия А, в. 76, 1936.

Пояркова А. И. К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цыгояна. Сб. Президенту Акад. Наук СССР В. Л. Комарову. М.-Л., 1939.

Регель Э. Опыт флоры Уссурийской страны. СПб., 1862.

Шишкин И. К. Microbiota decussata Kom. как элемент растительного покрова Уссурийского края. Тр. Дальневост. филиала Акад. Наук СССР. Сер. ботан., 1935.

Anderson J. Q. Essays on the Cenozoic of Northern China. Mem. Geol. Surv. China, ser. A, № 3, 1923.

Berry E. W. Former Land Connection between Asia and North America as indicated by the Distribution of Fossil Trees. Proc. Fifth Pacific Sci. Congr. Canada, IV, 1934.

Capeland E. B. Fern Evolution in Antarctica. Philip. Journ. of Sci., 70, № 2, 1939.

Chaney W. R. A Pliocene Flora from Shansi Province. Bull. Geol. Soc. China, XII, № 2, 1933.

Chaney W. R. The Kucha Flora in Relation to the Physical Conditions in Central Asia during the Late Tertiary. Geografiska Annaler, 1935.

Chaney R. W. The Succession and Distribution of Cenozoic Flora around the Northern Pacific Basin. Essays in Geobotany in Honor of W. A. Setchell. Berkeley, Cal., 1935.

Cheney W. R. «The Book of Ten Thousand Volumes» (The Fossil-Bearing Shales of Shantung). Carnegie Inst., Wishington. New Service Bull., IV, № 19, 1937.

Chien P'ei, General Description of the Flora and Vegetation of Nanking. Proc. Fifth Pacific Sci. Congr., Canada, IV, 1933.

Chien S. S. and Fang W. P. Geographical Distribution of Chinese Acer. Proc. Fifth Sci. Congr., Canada, IV, 1933.

Depape G. La flore tertiaire du Wei-Tchang. Publ. du Mus. Hoangho Paiho. № 6, 1932.

Diels L. Die von 1890—1896 erschienene Literatur über die Flora Ostásiens und ihre wichtigeren Ergebnisse. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 24,1898.

Diels L. Die Flora von Central-China. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 29,1901.

Diels L. Die hochalpinen Floren Ost-Asiens. Aschersón Festschrift, Leipzig, 1904.

Diels L. Beiträge zur Flora des Tsin-lingshan. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 36, H. 5, Beibl. № 82, 1905.

Diels L. Untersuchungen zur Pflanzengeographie von West-China. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 49, Beibl. № 109, 1913.

Engo S. Vegetation of Japanese Islands in the Latest Geological Age. 1935 (по реф. А. Н. Криштофовича в Палеобот. обозр., изд. Акад. Наук СССР, 1940).

Endo S. Fossil Juglands from Ku-Hsiang-Tung, Kirin, Manchoukuo. Sci. Exped. Manchoukuo, sect. 2, pt. 3, 1936 (по реф. А. Н. Криштофовича в Палеобот. обозр., изд. Акад. Наук СССР, 1940).

Endo S. On fossil Plants from the Environs of Sendai. Trans. and Proc. of the Palaeont. Soc., Japan. Journ. Geol. Soc., v. 45, № 11—12, 1938 (по реф. А. Н. Криштофовича в Палеобот. обозр., изд. Акад. Наук СССР, 1940).

Endo S. Cenozoic Plants from Tyosen (Korea). Journ. Geol. Soc. of Japan, 1938 (по реф. А. Н. Криштофовича в Палеобот. обозр. изд. Акад. Наук СССР, 1940).

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. I, Cap. 4,5,6, 1879.

Engler A. Beiträge zur Flora des Südlichen Japan und der Liukiu-Inseln. Engl. Bot. Jahrb., VI, 1885.

Fernald M. L. Some Relationship of the Floras of the Northern Hemisphere. Proc. Intern. Congr. of Plant Sci., II, 1929.

Fernald M. L. Specific Segregations and Identities in some Floras of Eastern North America and the Old World. Rhodora, v. 33, 1931.

Florin R. Einige chinesische Tertiärpflanzen. Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 4, H. 2—3, 1920.

Florin R. Zur alttertiären Flora der südlichen Mandschurei. Paleontol. Sinica, ser. A, I, fasc. 1, 1922.

Good R. The Taxonomy and Geography of the Sino-Himalayan Genus Cremanthodium Benth. Journ. Linn. Soc. Bot., v. 48, 1929.

Gray Asa. Siebold's Flora of Japan. Amer. Journ. Sci. and Arts, v. 39, 1840 (Перепечатано: Sargent C. Scientific Papers of A. Gray. Boston a. N. Y., I, 1889).

Gray Asa. Diagnostic Characters of New Species of Phaenogamous Plants, collected in Japan by Charles Wright..., with Observation upon the Relations of the Japanese Flora to that of North America and of other Parts of the Norther Temperate Zone. Mem. Amer. Acad. Sci. a. Arts, VI, 1859 (Перепечатано: Sargent C., Scientific Papers of A. Gray, Boston a. N. Y., II, 1889).

Gray Asa. Address of Prof. Asa Gray ex-President of the Association. Proc. Amer. Ass. Advancem. of Sci., 1873, Meeting 23 (Сравнение флор В. Азии и С. Америки, p. 13 и Appendix II).

Gray Asa. Forest Geography and Archeology. Amer. Journ. Sci. a. Arts, 3 Ser., v. 16, 1878 (Перепечатано: Sargent C., Scientific Papers of A. Gray. Boston a. N. Y., II, 1839).

Handel-Mazzetti H. Uebersicht über die wichtigsten Vegetationsstufen und Formationen von Junnan und S. W. Setschuan. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 56, 1921.

Handel-Mazzetti H. Mittel-China *in*: Karsten u. Schenck. Vegetations-Bilder. Reihe, 14, H. 2/3, 1922.

Handel-Mazzetti H. Naturbilder aus Südwest-China. Wien u. Leipzig, 1927.

Handel-Mazzetti H. Die pflanzengeographische Gliederung und Stellung Chinas. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 64, 1931.

Hao K. S. Pflanzengeographische Studien über den Kokonor-See und über das angrenzende Gebiet. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 68, 1938.

Hara H. Some Notes on the Botanical Relation between N. America and Eastern Azie. Rhodora, v. 41, № 489, 1939.

Harshberger J. Phytogeographic Survey of North America. *In*: Engler u. Drude. Vegetation der Erde. Leipzig, XIII, 1911.

Hayata B. The vegetation of Mt. Fuji (Japan). Tokyo, 1911.

Hayata B. Botanical Survey by the Government of Formosa, with Short Sketches, on the Vegetation and Flora of the Island. Actes du III Congr. Intern. Botan., Bruxelles, II, 1912.

Hayata B. General Aspects of the Flora of Japan. *In*: Sci. Japan, Tokyo, 1926.

Hayata B. The Phytogeography of Conifers in Japan and Successional Changes in the Conifer Forests on Mount Fuji. Proc. Fifth Pacif. Sci. Congr. Canada, IV, 1933.

Hattori H. Pflanzengeographische Studien über die Bonin-Inseln. Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, v. 23, art. 10, 1908.

Höck F. Die Beschränkung pflanzlicher Verwandschaftsgruppen von höherem Range als Gattungen auf einzelne Lebensreiche und Pflanzengebiete. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 50, Suppl., 1914.

Hosokawa T. Phytographical Relationship between the Bonin and the Marianne Islands laying stress upon the Distribution of the Families, Genera and Special Species of their Vernacular Plants. Journ. Soc. Trop. Agricult. Taihoku Univ. Taiwan, VI, № 2, № 4, 1934.

Hu H. H. A Preliminary Survey of the Forest Flora of Southeastern China. Proc. of Third Pan-Pacific Sci. Congr., Tokyo, 11, 1928.

Hu H. H. Distrubution of Taxods and Conifers in China. Proc. Fifths Pacif. Sci. Congr. Canada, IV, 1933.

Hu H. H. A Comparison of the Ligneous Flora of China and Eastern North America. Bull. Chin. Bot. Soc., 1, 1935.

Hulten E. On the American Component in the Flora of Eastern Siberia. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 22, H. 1, 2, 1928.

Hulten E. Studies on the Origin and Distribution of the Flora in the Kurile Islands. Bot. Notizer, 1933.

Kanehira R. On the Ligneous Flora of Formosa and its Relationship to that of Neighboring Regions. Lignan Sci. Journ., v. 12, 1933.

Kowada M. General Factures of Coniferous Forests in Japan. Proc. Fifth Pacif. Sci. Congr. Canada, IV, 1933.

Kryshtofovich A. Occurence of the Palm Sabal nipponica n. sp. in the Tertiary Rocks of Hokkaido and Kyushu. Journ. Geol. Soc. Tokyo, v. 25, № 303, 1918.

Kryshtofovich A. A new Fossil Palm and some other Plants of the Tertiary Flora of Japan. Journ. Geol. Soc. Tokyo, v. 27, № 317, 1920.

Kryshtofovich A. Hymenophyllum and Trichomanes in the Ussuriland of USSR. Sunyatsenia, III, № 1, 1935.

Kryshtofovich A. A Final Pink between the Tertiary Floras of Asia and Europe. New Phytol., v. 34, № 4, 1935.

Kryshtofovich A. Two Ferns and a Palm from the Tertiary of the Takashima Coal Mines in the Province of Hizen. Journ. Geol. Soc., v. 25.

Kudo Y. The Vegetation of Yezo. Jap. Journ. of Botany, II, 1935.

Kudo Y. Ueber die Pflanzengeographie Nordjapans (die Insel Kurilen eingeschlossen) und der Insel Sachalin. Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 76, 1927.

Kyukichi Watanaba. Tertiary Palaeogeography of Japan. Journ. Geogr. Tokyo, v. 50, № 594, 1938.

Limpricht W. Botanische Reisen in den Hochgebirgen Chinas und Ost-Tibets. Fedde's Rep. Sp. Nov. Beih. XII, 1922.

Liou T. N. Note sur un Fagus nouveau. Contrib. Inst. Bot. Acad. of Peiping, III, № 10, 1935.

Liou T. N. Note sur les Quercus à feuilles marcescentes de Chine. Contrib. Inst. Bot. Acad. of Peiping, IV, № 1, 1936.

Loesner Th. Uebersicht über die bisjetzt bekannten chinesischen Celastraceen. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 30, 1900.

Loesner Th. Die Pflanzenwelt des Kiautschou Gebietes. Beih. Bot. Cbl., Bd. 37, Abt. 2, 1920.

Masamune G. A table showing the Distribution of all the Genera of flowering Plants which are indigenous to the Japanese Empire. Ann. Rep. Taihoku Bot. Gard., I, 1931.

Masamune G. Phytogeographical Position of Japan concerning Indigenous genera of Vascular Cryptogamic Plants. Japan. Journ. of Bot., VI, 1933.

Masamune G. Phytogeographical Position of Yakusima, an Island situated in the Northern Part of the Riu-kiu Archipelago. Proc. Fifth pacif. Sci. Congr. Canada, IV, 1933.

Masamune G. Contribution géographique à l'étude de la flore alpine de l'île de Yakusima (Japon). Bull. Soc. Bot. France, v. 33, 1936.

Maximovicz C. I. Primitiae florae Amurensis. Mém. Acad. Sci. St. Pétersb., IX, 1859.

Maximovicz C. Sur les collections botaniques de la Mongolie et du Tibet Septentrional (Tangout) recueillies récemment par les voyageurs russes et conservées à St. Pétersbourg. Bull. Congrès Intern. de Bot. et d'Horticult. à St. Pétersbourg, 1884.

Maximovicz C. Ueber die Vegetation von Hakodato auf der Insel Yeso (отд. отт.).

Miki S. Plant Fossils from the Stegodon Beds and the Elephas Beds near Akashi. Japan. Journ. of Bot., VIII, № 4, 1937.
Miki S. On the Change of Flora of Japan since the Upper Pliocene and the Floral Composition at the Present. Japan. Journ. of Bot., IX, № 2, 1937.
Miquel F. A. Sur le caractère et l'origine de la flore du Japon. Adansonia, VIII, 1867—68 (также Arch. Néerl., II, 1867).
Miquel F. A. Sur lez affinités de la flore du Japon avec celles de l'Asie et de l'Amérique du Nord. Adansonia, VIII, 1867—68 (также Arch. Néerl., II, 1867).
Miyoshi M. On the Disjunctive Plant Distribution of Pacific Regions... Bot. Mag. Tokyo, v. 47, 1933.
Nakai T. The Vegetation of Dagelet Island: its Formation and Floral Relationship with Korea and Japan. Proc. Third Pan-Pacific Sci. Congr. Tokyo, I, 1928.
Nakai T. The Floras of Tsusima and Quelpaert as related to those of Japan and Korea. Proc. Third Pan-Pacific Sci. Congr. Tokyo, I, 1928.
Nathorst A. G. Vorläufiger Bericht über die Tertiärflora von Nagasaki auf Japan. Geol. Förening Stockholm Förhandling, V, № 12, 1881 (реф. Engler *in*: Engl. Bot. Jahrb., III, 1882).
Nathorst A. G. Bidrag till Japans fossila Flora. Vega-Expedit. Vetensk. Jakttagelson, II, 1882 (реф. Engler *in*: Engl. Bot. Jahrb., IV, 1883).
Nathorst A. G. Bemerkungen über Herrn v. Ettingshausens Aufsatz «Zur Tertiärflora Japans». Bihang till Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 9, № 18, 1884.
Nathorst A. G. Zur fossilen Flora Japans. Paleaont. Abh., IV, H. 3, 1888.
Palibin I. Fossile Pflanzen aus den Kohlenlagern von Fuschun in der Südlichen Mandshurei. Verh. Russ. Miner. Ges., 2 Ser., Bd. 44, Lief. 1, 1906.
Patschke W. Ueber die extratropischen ostasiatischen Coniferen und ihre Bedeutung für die pflanzengeographische Gliederung Ostasiens. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 48, 1913.
Schenk A. Pflanzenreste aus dem Tertiär des südlichen China in Richtofen China. IV, 1883.
Schenk A. Fossile Hölzer aus Ostasien und Aegypten. Bih. Svensk Vet. Akad. Handl., Bd. 14, Aft. III, № 2, 1888.
Schindler A. Botanische Streifzüge in den Bergen von Ost-China. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 46, 1912.
Schmalhausen I. Ueber tertiäre Pflanzen aus dem Thale des Flusses Buchtarma am Fusse des Altaigebirges. Paleontographica, v. 33, 1889.
Schmid E. Contribution to the Knowledge of Flora and Vegetation in the Central Himalayas. Journ. Ind. Soc., 17, № 4, 1938.
Schmidt Fr. Reisen im Amur-Lande und auf der Insel Sachalin. Mém. Acad. Sci. St. Pétersbourg, VII ser., III, № 2, 1868.
Schottky E. Die Eichen des extratropischen Ostasiens und ihre pflanzengeographische Bedeutung. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 47, 1912.
Scientific Japan, Past and Present. Tokyo, 1926.
Setchell W. A. Marine Plants and Pacific Palaeogeography. Proc. of the Fifth pacif. Sci. Congr. Canada, IV, 1934.
Shikama T. On the Kobe Formation and its Flora. Journ. Geol. Soc. Tokyo, v. 45, № 539, 1938 (по реф. А. Н. Криштофовича в Палеобот. обозр. изд. Акад. Наук СССР, 1940).
Stearn W. T. Epimedium and Vancouveria (Berberidaceae). A Monograph. Linn. Soc. Journ. Botany, v. 51, № 340, 1938.
Swingle W. T. The Origin of the Flora of Eastern Asia a Reservoir of Useful Plants. Proc. of the Third Pan-Pacif. Sci. Congr. Tokyo, II, 1928.
Takahasi. An Ecological Study of Vegetation in the Province of Jehol, Manchoukuo. Rep. of the First Sci. Exped. to Manchoukuo, sect. IV, part. 3, 1936.
Takahashi Vorläufige Mitteilungen über die Vegetation Karafutos (Südsachalins). Engl. Bot. Jahrb., Bd. 68, 1937.
Uphof J. C. Origin of the neotropical flora in the South East of North America. Rev. Sudamericana, V, 1938 (по реферату Herter, Bot. Cbl., Bd. 34, H. 11, 1941).
Ward K. F. A Sketch of the Geography and Botany of Tibet, being Materials for a Flora of that Country. Journ. Linn. Soc. London, v. 50, № 333, 1935.
Ward K. F. The Hooker Lecture: A Sketch of the Vegetation and Geography of Tibet. Proc. of Linn. Soc. London, sess. 148, part 3, 1936.
Williams M. J. Distribution of Life around the Pacific. Proc. Fifth Pacif. Sci. Congr. Canada, IV, 1934.
Wilson E. H. A Naturalist in Western China. I—II, 1913.
Wilson E. H. The Conifers and Taxads of Japan. Cambridge, 1916.
Wilson E. H. The Taxads and Conifers of Junnan. Journ. Arnold Arboret., VII, 1926.
Wulff E. V. Die Kaukasische Buche, ihre Verbreitung, systematische Stellung und Entwicklungsgeschichte. Beih. z. Bot. Cbl., Bd. 54, 1935.
Zuccarini J. *in*: Siebold P. et Zuccarini J. Flora japonica, 1835.

ГЛАВА VIII

ИСТОРИЯ СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОЙ ФЛОРЫ

Северную Америку Энглер подразделяет на тихоокеанскую и атлантическую флористические области, объединяя флору арктической Америки с остальной арктической флорой. В таком же объеме и мы в настоящей главе будем понимать североамериканскую флору.

Сходство флор С. Америки и В. Азии, достаточно выяснившееся в предыдущей главе, не оставляет сомнения в том, что и история их происхождения и эволюции должны быть тесно связаны одна с другой.

Общий обзор

С. Америка по своей орографии ясно разделяется на западную — тихоокеанскую и восточную — атлантическую части. Первая представляет собой тройной ряд горных цепей, тянущихся от Берингова пролива на севере до перешейка Туантепек на юге. Ширина этой горной системы в южной части — 1600 км, в центре — 2500 м; постепенно суживаясь к северу, она в Аляске достигает всего 1100 км. В этой тихоокеанской части Америки только немногие районы находятся на 150—300 м н. у. м. Бо́льшая часть ее представляет собой систему горных хребтов, поднимающихся до высоты 3000—6000 м с лишним. Эта совокупность хребтов носит название Североамериканских Кордильер. Восточную ветвь их, граничащую с центральной, равнинной частью С. Америки, образуют Скалистые горы. Береговая же цепь в Британской Колумбии носит название Каскадных гор. Южнее, уже в пределах США, эта горная цепь отходит от побережья в глубь страны, а ее место занимает Береговой хребет. Между западными горными цепями и Скалистыми горами имеется понижение, начинающееся от Аляски и называемое «Центральное плато».

К югу от Мексиканского плато Североамериканские Кордильеры сменяются горами Центральной Америки, имеющими совсем иное, не меридиональное, а широтное направление. Это опровергает ранее высказывавшееся предположение, что эти центральноамериканские горы являются соединительным звеном между североамериканскими и южноамериканскими Кордильерами.

К востоку от Скалистых гор, охватывая с трех сторон Гудзонов залив, лежит низменная область, на юге доходящая до Мексиканского залива. Ее края к югу, востоку и западу приподнимаются до 500—700 м н. у. м. Только на северо-востоке, в Лабрадоре, имеются настоящие возвышенности, достигающие 1500—2000 м высоты.

Вдоль атлантического побережья С. Америки к югу от р. Гудзона до Флориды и устья Миссисипи тянется также низменное плато. Эти две равнинные части атлантической Америки разделяет древняя горная система — Аппалачские (или Аллеганские) горы. Они начинаются на юге на 33° с. ш. и тянутся на север до Нью-Фаундленда, где доходят до самого моря. Они не достигают высоты Кордильер: самая высшая их точка немного превышает 2000 м.

Эта разница в строении восточной и западной частей С. Америки объясняется их различной геологической историей. Восточная часть С. Америки древнее западной. Аппалачский хребет, в настоящее время сильно разрушенный эрозией, относится к палеозою и образован кристаллическими породами. В третичном периоде на юге и юго-востоке к восточной части С. Америки, вследствие отступания моря, присоединилась значительная территория в виде низменностей по побережью Атлантического океана и Мексиканского залива, к числу которых относится и Флорида.

Тихоокеанская часть С. Америки вышла из-под вод моря значительно позднее. Кордильеры поднялись над уровнем моря лишь в конце мезозоя, окончательно же сформировались лишь к середине третичного периода.

До конца мелового периода западная и восточная части С. Америки были во всю свою длину отделены друг от друга морем. Это море неоднократно отступало и вновь

заливало все низменные территории. С его отходом образовывались болота, в которых накапливались остатки отмерших растений; такие болота палеозойского времени явились источником образования каменного угля.

В конце третичного и четвертичном периодах получили широкое распространение явления ледникового периода. Оледенение охватило всю северную часть С. Америки, в том числе бо́льшую часть Канады и северо-восточную часть США.

С. Америка отличается чрезвычайным разнообразием климатических условий. 4,5% общей площади (за исключением арктического архипелага) находятся в арктической, а 4% — в тропической зоне, вся же остальная часть расположена в умеренной зоне. Срединная линия между полюсом и экватором — 45° широты — разделяют С. Америку на две равные половины. Это сразу определяет разницу в климатических условиях С. Америки и Европы, так как бо́льшая часть Европы лежит к северу от 45° широты и лишь около $^1/_6$ ее расположено к югу от него. Разница в орографии С. Америки и Евразии, расположение ее между двумя океанами и прочее обусловливают и разницу ее климатических условий.

Если сравнивать средние годовые температуры С. Америки с таковыми Азии и Европы, то видно, что климат С. Америки почти соответствует климату Азии на тех же широтах. Только на крайнем северо-западе он холоднее, чем в Азии, климат же Европы значительно теплее. Так, Неаполь, лежащий почти на той же широте, что и Нью-Йорк, имеет среднюю годовую температуру на 6—3° выше, чем последний; Сан-Франциско имеет среднюю годовую температуру на 5,5° ниже, чем лежащие на той же широте Сиракузы в Сицилии. В отношении же средней температуры самого холодного месяца Америка находится в более благоприятных условиях, так как ее январская изотерма проходит значительно севернее, чем в Азии. По сравнению же с Европой зима в ней значительно холоднее; к европейской зиме на этой широте более всего приближается тихоокеанское побережье.

Летние температуры в южной части С. Америки очень высоки. Средние июльские температуры в Мексике, Аризоне, Неваде достигают 30—36°, соответствуя температурным условиям раскаленных арабской и иранской пустынь. Но в северной части Америки июльская изотерма в 10° проходит значительно южнее, чем в Азии и Европе. Тихоокеанское побережье в отношении летних температур занимает также особое положение. Так, средняя июльская температура Лос-Анжелос, расположенного на 7° южнее Нью-Йорка, ниже температуры этого последнего (19,7° против 23,1°), а в Сан-Франциско, лежашем на 3° южнее Нью-Йорка, средняя июльская температура ниже Нью-Йорка на 9,5°. Настоящие тропические равномерные температурные условия в течение всего года имеются только по побережью Мексиканского залива. Во всей остальной С. Америке имеют место резкие колебания и климат носит выраженно континентальный характер в отношении как температуры, так и условий влажности.

Количество выпадающих осадков, как и температура, в атлантической части С. Америки выше, чем в тихоокеанской ее части. Наибольшее количество осадков выпадает в аппалачской части С. Америки: в долине р. Миссисипи —1500 мм и более, в верхних же поясах хребта — свыше 2000 мм. Но к западу от 97° з. д. оно резко снижается, падая до 600 мм и ниже (Аризона — до 46 мм). С достижением Кордильер количество осадков повышается и в Лос-Анжелосе доходит до 400 мм, в Сан-Франциско — 568 мм, в Ситка в Аляске — до 2070 мм. По распределению осадков в течение года атлантическая и тихоокеанская С. Америка резко отличаются друг от друга: в первой максимумы осадков приурочены главным образом к летнему периоду, во второй — к зимнему.

Распределение растительности находится в полном соответствии с таким характером рельефа и климатических условий: в центральной части С. Америки лежит область степей и пустынь, окруженная лесами.

Южнее арктической зоны поперек всего материка проходит зона хвойных субарктических лесов, образованных американской лиственницей (Larix americana), сосной (Pinus Banksiana), елью (Picea alba и P. nigra), с примесью пихты (Abies balsamea) и лиственных видов: Betula papyrifera, Populus balsamifera и P. tremuloides, а в юго-западной части туи (Thuja occidentalis). В Аляске Pinus Murrayana сменяет P. Banksiana, а Abies subalpina заменяет A. balsamea, но в общем хвойный лес как западной, так и восточной частей субарктической зоны довольно сходен. Разница между атлантической и тихоокеанской лесными областями начинает сказываться лишь с переходом в умеренную зону, расположенную примерно между изотермами средних годовых температур в 4,4 — 21.1°. Атлантическая лесная область начинается на севере долиной реки св. Лаврентия и бассейном Больших озер. Примерно с их северной окраиной совпадают и северные границы распространения сосны (Pinus strobus), вяза (Ulmus americana) и сахарного клена (Acer saccharum). Леса носят смешанный характер, состоя как из лиственных, так и из хвойных видов.[1]

[1] Tsuga canadensis, Acer saccharum, A. rubrum, A. pennsylvanicum, Prunus serotina и P. pennsylvanica, Fraxinus nigra и F. americana, Betula papyrifera и др., Fagus americana, Quercus rubra, Populus tremuloides, P. balsamifera и др., а также хвойных, указанных для субарктических лесов и частично достигающих здесь южной границы своего распространения.

Южная окраина этой лесной зоны примерно совпадает с южной границей распространения березы (Betula papyrifera), а также с северной границей тюльпанного дерева (Liriodendron tulipifera) и магнолии (Magnolia glauca).

Аппалачский хребет, начиная от центральной части Нью-Джерсея и до севера Алабамы, а также лежащее на запад от них плато до бассейна р. Миссисипи является главным средоточием широколиственных лесов. Хвойные виды и хвойные леса здесь также имеются, но преобладают широколиственные леса, исключительные по разнообразию своего видового состава. Всего в составе этих лесов имеется свыше 130 видов, в том числе 13 видов хвойных, остальные же лиственные, среди которых Juglans и Carya — 11 видов, Quercus — 15, Magnolia — 7, Acer, Tilia, Aesculus — 12, Fraxinus — 6 и др. В составе этих лесов имеются и такие виды, как Liriodendron tulipifera, Liquidambar styraciflua, такие роды, как Fagus, Castanea, Diospyros и др., указывающие на связь этих лесов с восточноазиатской флорой. Многочисленны и лианы: виды винограда — Vitis, а также Ampelopsis, Smilax, Dioscorea, Tecoma radicans и др.

Побережье Атлантического океана к востоку от Аппалачского хребта, неоднократно покрывавшееся водами моря, имеет разнообразную растительность. В основном она образована видами североамериканской флоры с небольшой примесью иммигрантов из состава других флор. В южной части этой береговой зоны особенный интерес представляют болотистые вечнозеленые леса, начинающиеся к югу от Северной Каролины и тянущиеся до Флориды включительно. В составе этих лесов мы находим сосны (Pinus palustris, P. taeda) и др., болотный кипарис (Taxodium distichum), Chamaecyparis thyoides, можжевельник (Juniperus virginiana).

В Южной Каролине аналогичные хвойные леса ассоциированы с низкорослой, веерной пальмой (Serenoa serrulata), называемой пальметто. С этими же лесами, в особенности во Флориде, связано распространение кустарникового рода Nyssa (N. aquatica), тоже представителя флоры В. Азии и Индии. Здесь же растет и пальма сабаль (Sabal palmetta и S. Adansonii). Северная граница распространения первой из них проходит через Северную Каролину. В таких же лесах, например, совместно с Chamaecyparis thyoides растут Magnolia, Persea, Ilex, Styrax, Acer rubrum, Nyssa, Quercus aquatica, Fagus americana и др.

Леса атлантической Америки на границе ее центральной части образуют постепенный переход к североамериканской прерии, своего рода лесостепь.

Относительно причины безлесья центральной части С. Америки существует не меньшее число объяснений, чем в отношении безлесья наших степей. И точно так же ни одно из них не может считаться вполне удовлетворительным. Несомненно, и там роль человека, препятствующего наступлению леса, весьма велика и является одной из основных причин безлесья значительной части прерий.

Такую же лесостепную переходную зону образуют у подножья Скалистых гор леса тихоокеанской Америки на границе их распространения на восток. Прерии простираются от 52° до 30° с. ш. В состав их травянистой растительности, помимо злаков, наиболее характерным из которых является буйволова трава (Buchloe dactyloides), входит большое число как однодольных, так и двудольных растений.

Леса тихоокеанского побережья можно разбить на несколько зон. Первая из них лежит на береговой цепи Кордильер, между 61° и 51° с. ш., в пределах Аляски, и занята главным образом хвойными лесами. Основными образующими их видами являются: ель (Picea sitchensis) и тцуга (Tsuga Mertensiana). В отдельных районах растет ель (Picea alba), туйя (Thuja gigantea), хамеципарис (Chamaecyparis nutkanensis).

Южнее 51° и до 43° с. ш. наиболее характерным деревом становится Pseudotsuga taxifolia (P. Douglasii), хотя виды предыдущей зоны и здесь входят в состав леса. Из числа видов, появляющихся лишь начиная с этой зоны, можно указать на пихту (Abies grandis), тисс (Taxus brevifolia), можжевельник (Juniperus occidentalis), имеющий викарного представителя в атлантической Америке в виде J. virginiana.

В третьей зоне береговых Кордильер, к югу от 43° с. ш., исчезают виды, образовывавшие леса в предыдущих зонах. На севере этой зоны характерным деревом является Chamaecyparis Lawsoniana, а с 42° по 37° — вечнозеленая секвойя (Sequoia sempervirens). В соединении с ней растут уже в большом количестве лиственные деревья, как лавровое — Umbellularia californica, а также виды Castanea (Castanopsis), Quercus, Platanus, Fraxinus, Aesculus и др.

На второй цепи Кордильер — Сиерра-Неваде, западный склон на север от 35° с. ш. тоже покрыт хвойными лесами, но уже с другим видовым составом. Наиболее характерным видом сосны является Pinus Lambertiana. Вместе с ней растут Sequoia sempervirens, Pinus ponderosa, Abies concolor и Libocedrus dicurrens. Между 36° и 39° с. ш., примерно на высоте 1500 м, растет гигантская секвойя (Sequoia gigantea) как отдельными группами, так и целыми лесными массивами.

На третьей цепи Кордильер — Скалистых горах, в пределах Британской Колумбии, штатов Вашингтон и отчасти Орегон и Айдаго, большие площади лесов, начиная от 62° и к югу от него образованы сосной (Pinus Murrayana). Южнее 52° появляются Pseudotsuga taxifolia и Pinus ponderosa. Лиственных деревьев очень мало — большей частью это виды рода Populus.

В южной части этой зоны можно установить следующую вертикальную смену леса: от 650 до 750 м — Pinus ponderosa, от 900 до 1400 м — Pinus monticola, от 1500 до 1700 м—

Abies subalpina, и, наконец, выше 1700 м — Pinus albicaulis и Tsuga Pattoniana.

Южная часть Скалистых гор начинается примерно от 52° с. ш. и доходит до центральной части Аризоны и до Новой Мексики, т. е. примерно до 34° с. ш., где уже начинается переход к субтропической флоре Мексики. Во всей этой зоне крупные леса начинаются лишь на высоте 1900 м. В составе этих лесов имеются и хвойные деревья, как Pinus Murrayana, Pseudotsuga taxifolia, Picea Engelmannii и др. Здесь на юге в лесную зону вдается языками центральноамериканская ксерофитная флора — юкки, агавы, различные кактусовые.

В центральной части Калифорнии, между береговыми Кордильерами и хвойными лесами Сиерра-Невады, растительность носит иной характер. В нижнем поясе травянистая растительность прерий постепенно переходит в кустарниковую степь, а затем в леса. Последние образованы Quercus agrifolia и Q. Hindsii, Umbellularia californica, Fraxynus latifolia, Aesculus californica. Местами растет кипарис (Cupressus macrocarpa).

Выше, от 660 м и до 1500 м н. у. м., растительность образует густой, местами непроходимый кустарниковый пояс, носящий здесь название «Чапарал». В его состав входит ряд вечнозеленых видов, вследствие чего он экологически очень близок к средиземноморскому маквису (Harshberger, 11; Engler, 02).

Палеоботанические данные

За немногими исключениями, третичные флоры восточной, атлантической С. Америки найдены в ее береговой полосе, лежащей к востоку и югу от Аппалачской возвышенности и известной под названием провинции Atlantic Coastal Plain. Эти ископаемые флоры представляют собой в совокупности непрерывную серию палеоботанических данных, начиная от нижнего мела и верхнего эоцена до четвертичного периода. Иными словами, мы имеем здесь возможность наблюдать



Рис. 30. Ареал эоценовой ископаемой флоры Вильвокс в С. Америке (*2*) и местонахождения ископаемых флор, к ней близких (*1*) (Berry, 1916)

процесс эволюции флоры покрытосеменных растений почти от самого начала смены им предшествующей флоры голосеменных. Третичные флоры атлантической С. Америки были тщательно изучены Берри, на основании главных работ которого (Berry, 16; 24), а также его общей сводки (Berry, 37) мы можем дать следующую характеристику этих флор.

Ископаемые покрытосеменные появляются в рассматриваемой области, начиная от верхнего мела (потамакская флора), сопровождая еще многочисленные элементы юрской флоры, относящиеся к папоротникам, цикадовым и хвойным. Около 40% этих родов уже отсутствует в эоценовой флоре, а 20% совершенно вымерли. Тем не менее нельзя считать центром происхождения этой флоры ни существующие с палеозоя Аппалачские возвышенности, ни саму береговую полосу.

Наиболее обширная ископаемая флора, относящаяся к нижнему эоцену, получила название флоры Вильвокс по местности в штате Альбама, где эта флора наиболее типично представлена. Флора Вильвокс объединяет 130 местонахождений, расположенных от Алабамы до Рио-Гранде, образующем границу между Техасом и Мексикой. Наиболее обильно она представлена вдоль нижнего течения р. Миссисипи. Эта флора включает около 600 видов, относящихся к 180 родам и 82 семействам. Она носит черты флоры умеренно жаркого, но очень влажного климата. Она очень сильно отличается от ископаемых флор как Скалистых гор (флора Форта Юньон), так и тихоокеанского побережья, что выражается в отсутствии таких листопадных умеренных родов, как Populus, Fagus, Corylus и др.

Имеется значительная разница между составом видов, найденных по правому и левому берегам Миссисипи. Состав видов правого берега обнаруживает наибольшее сходство с современной флорой тихоокеанской и центральной Америки; виды левого берега по составу связаны наиболее близко с флорой северной части Ю. Америки и являются, согласно Берри, иммигрантами, проникшими в С. Америку через существовавшую в то время Антильскую дугу, соединявшую ее с С. Америкой. Их плоды и семена могли быть занесены морскими течениями.

К среднему эоцену относится 23 местонахождения (Claiborne group), расположенные от Георгии до Рио-Гранде и северной Мексики. В них найдено всего 90 видов, относящихся к 66 родам и 34 семействам. Из них всего 12 видов являются общими с флорой Вильвокс, но тем не менее состав родов свидетельствует о преемственности этих флор.

К верхнему эоцену относятся местонахождения в бассейне Миссисипи (Jackson group). Они соответствуют трансгрессии моря, залившей дальше к северу долину Миссисипи, перекрыв среднеэоценовые местонахождения. Здесь найдено 133 вида, относящихся к 89 родам и 52 семействам. Из них 37 видов — общие с среднеэоценовой флорой.

Растительность представлена тремя основными фитоценозами: 1) болотистой растительностью с папоротником Acrostichum, 2) мангровыми зарослями с Rhizophora, Conocarpus, Combretum и др.; 3) береговыми джунглями с Sapindus, Dodonaea, Pisonia, Terminalia, Cedrela, папоротником — Lygodium и др. В Техасе найдена в морских отложениях древесина пальм.

Ряд родов, в верхнем эоцене произраставших в С. Америке, в настоящее время в ее пределах уже отсутствует. Такова, например, пальма, близкая к финиковой — Phoenicites; род Engelhardtia из семейства Juglandaceae, имеющий сейчас одного представителя лишь в Центральной Америке и свыше 12 в Ю.-В. Азии; род Myristica; пальма — Nipa, в третичном периоде широко распространенная, в том числе и в Европе, сейчас же сохранившаяся лишь в тропиках Азии; хвойное — Glyptostrobus, представленный сейчас лишь одним видом в Китае, и др.

Анализируя родовой состав эоценовой флоры С. Америки, нельзя не притти к заключению, что он носит все черты пантропической флоры эоценовой тропической зоны, проходившей не только через Азию, но и Европу. Берри (Berry, 37) приводит список 52 родов, представляющих, следовательно, около трети всех родов флоры Вильвокс, которые в эоцене имели пантропическое (он называет его голарктическим) распространение. Но сюда надо еще добавить значительную часть остальных родов, которые, помимо юго-восточной части С. Америки, найдены в ископаемом состоянии в Европе или в Азии или же и сейчас входят в состав тропической или субтропической флоры Азии. Собственно неотропических родов, к которым в эоценовой флоре

С. Америки можно причислить, например, род Cappa, чрезвычайно мало. Это указывает на однородность тропической эоценовой флоры, вызванную сходными климатическими условиями, в южной части С. Америки и в Европе. Эоценовая флора Европы должна была быть непосредственно связана с тропической флорой Азии того же времени. Связь эоценовых тропических флор Америки и Евразии осуществлялась через соединение Америки с Европой-Африкой, а не через берингийскую связь Азии с Америкой, так как в области С.-В. Азии и Берингии, а также С.-З. Америки тропические условия климата, видимо, никогда не существовали.

В недавно опубликованной работе Chaney (40) пришел к заключению, что эоценовые ископаемые нахождения холодно-умеренных, умеренных и субтропических флор в С. Америке и Евразии соответствуют тогдашним изотермам, почему он их и называет изофлорами. Эти изотермы по своему расположению вполне соответствуют современным, с той разницей, что они проходили севернее, чем в настоящее время. Это приводит его к выводу, что смещение климатической зональности являлось результатом изменения солнечной радиации или другой неизвестной причины; материки же и океаны оставались в том же положении, как и в настоящее время. По его мнению, «смещались леса» под влиянием изменения климатических условий, а не материки, на которых они растут.

В этих выводах нет ничего нового. Они соответствуют представлениям прошлого столетия и так же, как последние, не дают никакого ответа, каким же образом можно объяснить наличие в Америке пантропической флоры и как происходила миграция даже не отдельных растений, а целых лесов с одного материка на другой при доказанности отсутствия тропических условий климата на севере Азии и Америки.

Олигоценовые и миоценовые находки ископаемых флор атлантической С. Америки намного беднее эоценовых. Тем не менее они дают возможность установить тот факт, что наблюдавшиеся в эоцене миграции в пределы С. Америки родов тропической и субтропической Южной и Центральной Америки сменяются уже вполне отчетливо с миоцена, — а по всей вероятности, и раньше — миграцией с севера родов умеренной флоры.

Единственная более или менее значительная плиоценовая флора была найдена в рассматриваемой области в западной Флориде и на юге Алабамы (Citronella formation). В ее составе мы уже находим такие роды, как Betula, Caesalpinia, Fagus, Fraxinus, Hicoria, Nyssa, Prunus, Quercus, Taxodium, Vitis, которые свидетельствуют об умеренном, повидимому, ничем не отличающемся от современного, климате этой части С. Америки. Это во многих случаях подтверждается отсутствием разницы в видовом составе ее плиоценовой и современной флор.

Обращаясь теперь к западной, тихоокеанской С. Америке, мы можем на основании имеющихся ископаемых флор констатировать происходившую и здесь смену флор (Chaney, 36; 38). Ранние третичные, эоценовые флоры была найдены и критически изучены на западных склонах Сиерра-Невады в центральной Калифорнии, с западных склонов Каскадных гор в центральном Орегоне и штате Вашингтон и в Аляске. Таким образом, имеющиеся данные позволяют судить об эоценовой флоре тихоокеанского побережья С. Америки почти на всем его протяжении.

В это время в Калифорнии, на склонах Сиерра-Невады, росла субтропическая флора с пальмой Sabal, орехом Engelhardtia, вечнозелеными дубами, Ficus, Magnolia, Anona, Cinnamomum, Ocotea, Persea,

Liquidambar, Aleurites, Sterculia и др. Этот видовой состав свидетельствует о равномерных климатических условиях в течение всего года, отсутствии заморозков и годовом количестве осадков не менее чем в 2000 мм. Мы здесь имеем, несомненно, продолжение на север той же пантропической флоры (с выпадением большей части тропических элементов), с которой мы только что познакомились на юго-восточной, береговой зоне атлантической С. Америки. Очевидно, здесь, так же как и в отношении флоры Вильвокс, происходило движение флоры покрытосеменных из тропической зоны на север с выработкой умеренных элементов, вытеснявших элементы мезозойской флоры.

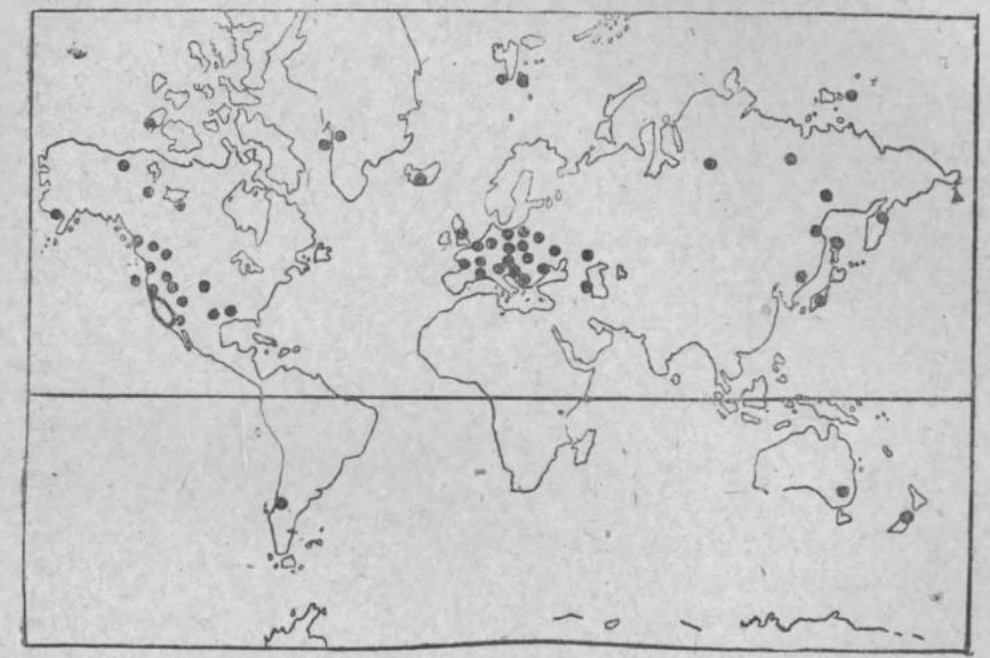


Рис. 31. Ареал рода Sequoia. Обведено черным — современное распространение, черные точки — ископаемые местонахождения (Studt, 1926)

Аналогичная по своему родовому составу флора была найдена и севернее, в центральном Орегоне на западных склонах Каскадных гор. Но уже в Скалистых горах, на широте Северной Калифорнии, ископаемая флора Форта Юньон свидетельствует об убывании субтропических элементов, которые составляют здесь всего 15% найденной флоры. В ее составе мы уже находим такие листопадные роды, как Acer, Alnus, Betula, Cornus, Fraxinus, Populus и Ulmus. О таком же убывании субтропических элементов и смене их умеренными говорит и ископаемая флора штата Вашингтон.

Эоценовая флора Аляски (Hollick, 36) содержит уже незначительное количество субтропических элементов, как Diospyros, Ficus, Magnolia, основной же состав флоры образован умеренными листопадными родами с примесью хвойных — Pinus, Sequoia, Taxodium. Как это было уже указано в предыдущей главе, мы имеем здесь, согласно Криштофовичу, флору, аналогичную флоре того же времени С.-В. Азии. Она свидетельствует о том, что в третичном периоде в северо-западной части С. Америки не существовало тропических условий климата. Эти же данные говорят и о наличии климатической зональности в течение третичного периода, хотя и не так резко выраженной, как в настоящее время.

В олигоцене и начале миоцена растительность штата Орегон имела уже типично умеренный характер. В восточном Орегоне лес состоял из видов, соответствующих современному видовому составу секвойного леса Калифорнии с примесью характерных листопадных видов, произрастающих сейчас в восточной части С. Америки и в В. Азии. Это свидетельствует о мягком климате с годовым количеством осадков около 1000 мм.

Охлаждение климата и снижение количества осадков, сопровождавшее увеличение поверхности западной части С. Америки и подъем горных хребтов, явились причинами вытеснения многих субтропических элементов. В миоценовой флоре часть из них была еще найдена в Южной Калифорнии (Axelrod, 38) и в Мексике (Berry, 23).

Одновременно происходила смена флоры и в Аляске, где в это время уже отсутствуют Sequoia, Carpinus и Platanus. Они имеются в составе флоры лишь Орегона. Весьма вероятно, что здесь нужно говорить не о смещении этих видов с севера на юг, так как они, несомненно, уже произрастали в Орегоне в верхних поясах горных склонов и спустились вниз, сместив субтропическую флору нижнего пояса.

Дальнейшее характерное изменение видового состава лесной флоры тихоокеанской Америки произошло в течение миоцена. Широко распространенные миоценовые флоры были найдены в штатах Вашингтон, Орегон, Айдаго, Невада и в Калифорнии. Они указывают на сокращение распространения секвои, а на юге — на увеличение распространения болотного кипариса (Taxodium).

Вместе с сокращением обитаний секвои и сопровождающих ее видов происходило также убывание распространения широколиственных элементов, сохранившихся лишь в атлантической С. Америке (Smith, 39). Вместе с тем более ксерофитные виды, сейчас произрастающие на окраине секвойных лесов: дубы, в том числе вечнозеленые, Arbutus, Pseudotsuga и др., получили доминирующее значение.

Эта смена влаголюбивых мезофитных видов вечнозелеными ксерофитами явилась результатом увеличивающегося подъема горных хребтов, уменьшивших условия влажности климата. Годовое количество осадков к этому времени должно было снизиться примерно до 250 мм. Это было связано с повышением температурных условий, что дало возможность некоторым более южным видам, как Liquidambar, Sassafras, Nyssa, Oreopanax, продвинуться из Мексики (Axelrod, 38) к северу.

Такое происхождение этих южных элементов флоры Калифорнии можно считать теперь доказанным, благодаря исследованию Аксельродом (Axelrod, 39) ископаемой среднемиоценовой флоры (Tehachapi flora), найденной на западной окраине пустыни Могев (Mohave). Ископаемое местонахождение лежит на высоте 1500 м н. у. м. в самой южной части Сиерра-Невады. В настоящее время климатические условия этого местонахождения выраженно континентальны: среднее годовое количество выпадающих в нижнем поясе горных склонов осадков равняется приблизительно 250 мм, средняя годовая температура 12,8°, а наиболее высокая летняя температура превышает 40°. Лежащая же к востоку пустыня имеет всего 125 мм осадков и отличается резкой разницей летних и зимних температур.

Современная флора вблизи ископаемого местонахождения носит на северных склонах характер разреженного леса, состоящего из Pinus monophylla, а на южных сухих склонах состоит из ксерофитных кустарниковых формаций, характерными видами которых являются Juniperus californica, Ephedra viridis, кустарниковый дуб (Quercus dumosa), Purshia glandulosa и др.

Из 69 найденных ископаемых видов 65 покрытосеменных, в общем представленных 48 родами и 29 семействами. По числу видов, представленных в этих родах, они могут быть расположены в следующем нисходящем порядке: Quercus, Populus, Prunus, Rhus, Arbutus, Ceanothus, Cercocarpus и Salix. Все остальные роды, как Myrica Umbellularia, Persea, Celtis, Fraxinus и др., имеют лишь по одному виду.

Наиболее близкие виды современной флоры растут в двух изолированных областях обитания по обе стороны пустыни: 1) в Южной Калифорнии и 2) в северной Мексике и прилегающих южных штатах, причем последняя имеет около 65% близких к ископаемой флоре видов. Эти данные позволяют утверждать, что рассматриваемая ископаемая флора происходит из северной Мексики, откуда в неогене она распространилась на север. Современная флора Южной Калифорнии, включающая ряд эндемичных элементов, повидимому, является продуктом дифференциации северомексиканской флоры в результате приспособления к зимнему максимуму осадков.

В плиоцене с понижением температуры и увеличением влажности эти ксерофиты начинают отступать к югу. При этом происходит дальнейшее сокращение обитания секвои и сильное увеличение видов таких родов, как тополь, ива, клен и др. Смена флор соответственно широте становится более резко выраженной, чем в предшествующие эпохи. Не только субтропические, но и умеренно-субтропические типы исчезают. Одним из немногих оставшихся из них является род Umbellularia, рассматриваемый как умеренная форма Persea или какого-нибудь из других родов лавровых, широко распространенных в эоцене. Вместе с тем исчезают и широколиственные роды Carpinus, Fagus, Tilia, Ulmus, а также Ginkgo. Широколиственные леса остаются лишь в восточной части С. Америки, в результате чего возникает существующая в современной лесной флоре разница между тихоокеанской и атлантической С. Америкой.

В плейстоцене, с наступлением ледникового периода, происходит отступание лесов к Калифорнии и последующее, в послеледниковое время, возвращение их на занимаемое ими в настоящее время место.

Древность же флоры самой Калифорнии и ее третичный состав подтверждаются как палеоботаническими данными, так и данными изучения современной флоры. Палеоботанические исследования в районе нахождения секвойных лесов показали, что в олигоценовых отложениях доминируют 4 вида: секвойя (Sequoia Langsdorfii), ольха (Alnus carpinoides), дуб (Quercus consimilis) и умбеллюлярия (Umbellularia sp.), составляющие 86,44% всей найденной флоры. В современной же флоре такими доминирующими видами являются: Sequoia sempervirens, Alnus rubra, Quercus densiflora и Umbellularia californica, образующие 85,44% общего числа видов произрастающей в настоящее время флоры. Согласно Сюорду (Seward, 32), ископаемая Sequoia Langsdorfii ничем от современной S. sempervirens не отличается. Таким образом, имеется достаточно данных для утверждения, что в течение ряда тысячелетий в этой части С. Америки флора сохраняла свой видовой состав.

Изучение эндемизма современной флоры Калифорнии привело Le Roi Abrams (29) к аналогичным выводам. Согласно последним, Калифорния с мезозоя в климатическом и географическом отношении являлась областью, более или менее отличавшейся от остальной части материка. Это подтверждается, во-первых, большим количеством реликтов, входящих в состав флоры Калифорнии с начала третичного периода, а частично, и с мезозоя, что доказывается палеоботаническими данными; во-вторых, это подтверждается исключительно большим родовым и видовым эндемизмом для отдельной области, что может быть результатом лишь длительной ее климатической изоляции.

Элементы флоры

Общее количество видов С. Америки достигает, по всей вероятности, приблизительно 30 000. В арктической ее части число видов не превышает 500. Дальше к югу, во внеарктической Канаде, насчитывается уже до 3000 видов. Такое же количество имеется и в северо-западных штатах, к западу от Ута и к северу от Калифорнии, но далее на восток число видов быстро возрастает. Для Скалистых гор и прилегающих к ним местностей насчитывается около 6000 видов. Дальше на восток, в районе прерий и равнин центральной части С. Америки, имеется около 4000 видов, а флора центральных и северо-восточных штатов состоит уже почти из 5000 видов.

Аналогичное количество видов — свыше 4000 — имеется в Калифорнии. Но восточнее ее, в Аризоне и Новой Мексике, в связи со все возрастающей сухостью климата, число видов не достигает и 3000. При продвижении на восток от 100° в. д. картина резко изменяется вследствие все увеличивающегося богатства флоры, состоящей в юго-восточных штатах, включающих и Флориду, почти из 7000 видов (Вульф, 34). Таким образом, флора С. Америки значительно богаче видами, чем умеренная флора Европы.

Основными элементами флоры С. Америки являются: тропический и субтропический, восточноазиатский, европейский, андийский и антарктический.

Тропический и субтропический элементы могут быть подразделены на две группы видов (Harshberger, l. c.). Одна из них носит чисто неотропический характер (т. е. центрально- и тропическо-южноамериканский), она явилась в Аппалачской области недавно, вероятно, в послеледниковый период.

Вторая группа видов — не неотропического происхождения; она включает, повидимому, более или менее видоизмененных потомков эоценовой и миоценовой, как мы видели, в значительной степени пантропической флоры. Число видов этой группы значительно меньше, чем первой. Многие из них следует отнести к субтропическим видам, распространенным как в восточном, так и в западном полушариях. Некоторые, как виды родов Arundinaria, Cissus, Aralia, Symploces, сейчас широко распространены в тропиках, но в палеогене росли значительно севернее, частью вплоть до Гренландии и Аляски.

Участие восточноазиатских элементов во флоре С. Америки мы уже подробно рассмотрели в предыдущей главе.

Европейский элемент представлен во флоре С. Америки несколькими категориями видов различного происхождения и возраста. Бо́льшая часть из них имеет викарного представителя в Европе.[1] Фернальд (Fernald, 29) различает 7 следующих категорий таких северо-американско-европейских видов.

К первой из них относятся хорошо отграниченные виды, как Luzula pilosa (Европа), L. saltuensis (Америка), Majanthemum bifolium — M. canadense. Ranunculus flammula — R. laxicaulis, Scrophularia nodosa — S. marilandica и др. Вторую группу образуют тождественные виды в западной части С. Америки и в Европе, как папоротник (Blechnum spicant) и хвощ (Equisetum maximum), отсутствующие в В. Азии и в восточной части С. Америки. Третью группу образуют арктические виды С. Америки и Европы, а также и Азии, как Eutrema Edwardsii, Campanula uniflora и др. Четвертую группу образуют виды Европы,

[1] Примерами викарных пар европейских и американских видов могут служить: Ostrya carpinifolia — O. virginiana, Ulmus campestris — U. fulva, Ulmus pedunculata — U. americana, Viburnum lantana — V. lantanoides, Sambucus racemosa — S. pubens, Circaea lutetiana — C. latifolia, Nuphar luteum — N. variegatus и др. (M. Victorin, 38).

растущие в С. Америке только на Ньюфаундленде или в районе залива св. Лаврентия: Potentilla procumbens, Pedicularis silvatica и др.

К пятой и шестой категориям относятся виды, изолированные в Ирландии, как Spiranthes Romanzoffiana, или в Ирландии и Шотландии — как Eriocaulon septangulare, большей частью широко распространенные в Америке и частично представленные в В. Азии. Наконец, к седьмой категории относятся виды, представленные в Европе лишь на Пиренейском п-ове (Erica Mackaii) или вообще в Средиземноморской области и Ирландии, а в С. Америке большей частью в ее атлантической части.

Учитывая нахождение в Европе в ископаемом состоянии многих общих или близких видов (растущих еще и в настоящее время в С. Америке), а также в большинстве случаев и в В. Азии, нельзя не притти к заключению, что Европа в течение долгого времени находилась в соединении с С. Америкой. Незначительность же признаков, отличающих большинство викарных видов, говорит о том, что эта связь порвалась в относительно недавнее время.

Антарктический и андийский элементы представлены такими родами, как Drimys, Colobanthus, Acaena, Fuchsia и др., распространенными, помимо Ю. Америки, в Австралии, Новой Зеландии и на субарктических островах. Этому элементу и его происхождению мы в дальнейшем посвятим отдельную главу.

Изменения флоры со времени ледникового периода

Южная граница максимального оледенения С. Америки достигала Цинциннати и штата Нью-Йорк. Многократные наступания ледника уничтожили третичную флору на значительной части территории С. Америки и явились причиной полного вымирания и исчезновения с ее территории таких субтропических или тропических родов, как Ficus, Cinnamomum, Laurus, Artocarpus, Myrtus и Piper. Другие же, как Liriodendron, Quercus, Fraxinus и пр., а также ряд хвойных уцелели к югу от подвергшейся оледенению территории.

Арктические виды распространились далеко на юг по частям горных хребтов, оставшимся непокрытыми ледником. С установлением современных условий климата и отступанием ледника, многие из этих видов остались на горных вершинах С. Америки в качестве ледниковых реликтов.[1] Южнее края ледника растительность носила характер тундры, но последняя занимала лишь узкую полосу. Ее сменяли, по всей вероятности, хвойные леса, переходившие в атлантической С. Америке в широколиственные леса. Эти леса представляли собой остатки третичных лесов. Различие в составе лесов атлантической и тихоокеанской С. Америки, нараставшее в течение всего третичного периода, во время ледникового периода еще более усилилось.

С отходом ледника вся территория к северу от конечной морены, лишенная большей частью растительности, стала заселяться. Заселялась она видами, мигрировавшими по разным направлениям с юга, сменявшими отступающую к северу арктическую и высокогорную флоры.

Расселение видов шло в основном из пяти центров: 1) из лиственных лесов атлантической С. Америки, 2) из прерии в центральной части С. Америки, 3) хвойных лесов в тихоокеанской С. Америке, 4) ксерофитной флоры Мексики и 5) тропической флоры Центральной и Южной Америки.

[1] Rhododendron lapponicum, Diapensia lapponica, Salix herbacea, Phleum alpinum и др.

Ксерофитные элементы флоры Мексики заселяли территории, освобождавшиеся после высыхания озер и регрессии моря. Дальнейшее осушение климата в центральной части С. Америки, вызванное продолжавшимся подъемом хребтов, явилось причиной расширения пустынных и полупустынных территорий. Пустынная флора сменила травянистую растительность соответственно уменьшению влажности климата. Свидетелями этого процесса, как показал это Клементс (Clements, 36), являются реликтовые травянистые виды, которые еще и сейчас сохранились в пределах самой пустыни или чаще по ее окраинам.

Изучение третичных и ледниковых реликтов С. Америки выявляет многие моменты истории ее флоры. Остановимся сначала на третичных реликтах, уцелевших на Аппалачской возвышенности в юго-восточной части С. Америки, ареалы которых подробно разобраны Фернальдом (Fernald, 31). Аппалачская возвышенность со времени появления покрытосеменных растений никогда не покрывалась водами моря. Эта возвышенность, за исключением лишь ее самой северной части, находилась к югу от границы оледенения. В меловом периоде, когда на Аппалачской возвышенности произрастала наземная растительность, территория, лежащая к югу, а также к западу и востоку от нее, была покрыта водами Мелового моря. Часть этой территории, которую мы в дальнейшем будем называть береговой зоной, вышла из-под вод моря к концу третичного периода, другая же часть стала сушей лишь в четвертичном периоде.

Начиная от северной части Аппалачской возвышенности до северного Лабрадора и материковой субарктической и арктической зон С. Америки простирается территория, которая в четвертичном периоде была покрыта ледником. Считается, что последнее наступание ледника в С. Америке, так называемое Висконсинское, имело место всего около 25 000—30 000 лет назад. Остатки этого оледенения сохранились и до настоящего времени в виде ледников Баффинова о-ва и Гренландии.

Но в пределах этой области оледенения имелись территории, оставшиеся, как это сейчас доказано, не покрытыми ледником. Главнейшими из них были возвышенности Лабрадора сейчас же к югу от восточной оконечности Гудзонова пролива (Torngat Mountains), Ньюфаундленд, в особенности в его западной части, восточная половина п-ова Гаспе в Квебеке, Магдаленовы о-ва в заливе св. Лаврентия и другие небольшие и изолированные участки вдоль этого залива и горы в северо-восточной части Лабрадора.

Таким образом, южная часть Аппалачской возвышенности могла явиться центром поселения, развития и дальнейшего распространения покрытосеменных растений (McVaugh, 36) с самого момента их возникновения. Береговая зона могла заселиться ими лишь в конце третичного и начале четвертичного периодов. Вся же громадная территория, находившаяся под ледником, смогла быть заселена растительностью лишь после отхода последнего, за исключением тех районов, на которых растительность могла пережить эти оледенения.

Области, беспрерывно с мелового периода служившие местообитанием покрытосеменным растениям, соответствующие по широте Аппалачской возвышенности, имеются в Европе (Средиземноморская область) и в Азии (юго-восточная ее часть). Соответственно этому мы имеем ряд близких видов одних и тех же родов, сохранившихся до наших дней в этих разорванных ареалах. Так, например, мы имеем ряд редких видов рода Fothergilla на Аппалачской возвышенности и один вид в Кашмире и Афганистане; роду Kerria в Китае соответствует род Neviusia, известный лишь в ограниченном ареале в Аппалачской возвышенности (Алабама); род Magnolia, представленный в юго-восточной части С. Америки и в Ю.-В. Азии; род Buckleya, представленный несколькими видами в Японии и Китае и одним очень близким видом — B. distichophylla в рассматриваемой части Америки; также близки и трудно различимы единственные два вида рода Diphylleia — D. Grayi в В. Азии и D. cymosa — в С. Америке. Реликтовых видов с аналогичными ареалами можно привести более сотни.

Вторая группа аналогичных реликтов имеет часть своего разорванного ареала уже не только в Азии, но и в Средиземноморской области Европы или в этой последней исключительно. В качестве примеров можно привести: род Platanus, представленный в восточной части Средиземноморской области видом — P. orientalis, а в юго-восточной части С. Америки — P. occidentalis и рядом близких видов; род Cercis, виды которого — C. siliquastrum в Старом Свете и C. canadensis с рядом близких видов в С. Америке — имеют сходные ареалы; примерно такое же распространение имеют Comandra elegans в Европе и C. umbellata в Америке. Здесь можно наблюдать расширение ареалов этих реликтовых видов в С. Америке за пределы Аппалачской возвышенности, очевидно, уже в послеледниковое время. Видов с аналогичным распространением можно привести, как и в предыдущем случае, очень много.

Остановимся теперь на группе реликтовых видов в этой же части С. Америки, имеющих другое происхождение. Это будут виды, относящиеся к секциям, родам, трибам или семействам, распространенным в тропических или субтропических областях, но отсутствующие в Европе и совсем не представленные или имеющие очень ограниченные ареалы в умеренной Азии. Большей частью они распространены в береговой зоне, заселение растениями которой, как мы указывали, стало возможным лишь в конце третичного и начале четвертичного периодов. Нахождение здесь этих реликтовых видов может быть объяснено лишь тем, что в конце мелового и в третичном периодах они росли в Аппалачской области, которая в то время лежала значительно ниже над уровнем моря, чем в настоящее время, и представляла благоприятные местообитания для тропических и субтропических видов. В конце третичного периода произошло поднятие ее до современной высоты над уровнем моря и в это же время вышла из-под вод моря современная береговая зона восточной части С. Америки. Эти обстоятельства обусловили перемещение означенных видов из Аппалачской области на береговую зону, но во многих случаях эти виды распространены и сейчас в пределах Аппалачской области (например, папоротник Woodwardia areolata). Такой же ареал имеет другой папоротник — Lygodium palmatum.

Третьим примером может служить папоротник Schizaea pusilla. Род Schizaea распространен в тропических и субтропических областях Старого и Нового Света, имея в последнем главный центр своего развития. В Старом Свете северным пределом его распространения является Мадагаскар, Сейшельские о-ва, Индия и Филиппины. В Новом Свете сплошной ареал его распространения заканчивается к северу от тропической Мексики и субтропической Флориды. Единственным исключением, нарушающим характер этого ареала, является упомянутая Sch. pusilla, которая первоначально была известна лишь из одного местонахождения в пределах прибрежной зоны в Нью-Джерсей (New Jersey), в настоящее же время она найдена в торфяных болотах Новой Шотландии (Nova Scotia) и в северной части Ньюфаундленда. При этом в пределах последнего она растет и на не подвергавшейся оледенению территории, и на находившейся под ледником, представляющей, очевидно, уже вторичные местообитания этого вида.

Аналогичное распространение имеет семейство однодольных — Haemadoraceae, представленное в Ю. Африке, Австралии и атлантической прибрежной зоне С. Америки к северу от Массачузетса, и ряд других родов и семейств.

Все эти реликты, изолированные в южной части Аппалачской возвышенности, являются остатками родов, широко распространенных в конце мелового и третичного периодов, в дальнейшем сокративших свои ареалы. Колонии реликтовых видов этих родов, уцелевшие в изолированных местообитаниях, преемственно занимают их с третичного периода, а не являются результатом позднейших миграций. И это, несмотря на то, что северные их местонахождения находятся вблизи южной границы оледенения С. Америки. Изолированные местообитания этих видов в пределах территории, находившейся под ледником (например, Woodwardia areolata), могут представлять собой или результат послеледниковых миграций или же, как предполагает Фернальд, они могут быть преглациальными обитаниями на возвышенных местах, выступавших над ледником.

Интересные данные ледниковых и послеледниковых смен климата и растительности и оставленных последней реликтовых колоний дает Браун (Braun Lucy, 28) для южной части штата Огайо (Ohio). Последняя включает как территории, не подвергавшиеся оледенению, так и покрывавшиеся ледниками различного возраста: иллинойским, ранним и поздним висконсинскими. На территории, не подвергавшейся оледенению и лежащей непосредственно к югу от границы ледника, произрастает ряд видов, имеющих здесь северный предел своего распространения, а также ряд реликтовых видов. Древесные лесные виды представляют непосредственное продолжение, остаток третичных лесов С. Америки. На территории, покрывавшейся ледником, имеются реликтовые колонии, относящиеся ко времени всех трех наступаний ледника, в зависимости от того, каким ледником она была покрыта. На самом юге оледеневшей части штата, куда висконсинское оледенение не достигало, имеются реликты послеиллинойского времени. Севернее, куда не дошел поздневисконсинский ледник, имеются реликты, оставшиеся от межледниковой растительности, заселившей эту часть штата после отхода раннего висконсинского ледника. Наконец, на территории, покрывавшейся ледником в поздневисконсинское время, имеется уже растительность послеледниковая с реликтовыми колониями ксеротермического и влажного периодов.

Другой категорией реликтов являются высокогорные и альпийские виды, приспособленные к жизни в суровых климатических условиях, благодаря чему они пережили ледниковый период в местах своих горных обитаний. Эти места обитания должны были, конечно, остаться непокрытыми ледником. Число растений, которые могут быть отнесены в категории этих реликтов, в результате критических исследований с каждым годом все более и более увеличивается.

Такого рода растениями в северной части С. Америки являются целые колонии реликтовых видов в Кордильерах Канады, сохранившиеся здесь, очевидно, с третичного периода. Сюда же должны быть отнесены и виды Аляски, не подвергавшейся сплошному оледенению. В конце третичного и начале четвертичного периодов эти виды получили возможность широкого распространения. То же самое, очевидно, происходило и в межледниковые периоды во время охлаждения климата перед каждым новым оледенением.

Третий тип реликтов представлен рядом арктических видов, возникновение которых, без сомнения, должно быть отнесено к третичному периоду. Арктический архипелаг С. Америки, в начале четвертичного периода представлявший еще сплошную сушу, связанную с материком С. Америки, а также Аляска на большей части своего протяжения не подвергались оледенению. Произрастающие на их территории арктические виды во многих случаях растут и в С. Азии в местонахождениях, точно так же остававшихся непокрытыми ледником. Такой характер распространения указывает на возможность доледникового происхождения этих видов. Арктические виды, произраставшие в пределах этого ареала с охлаждением климата (по всей вероятности, во время возникновения кордильерского и кюоотинского центров оледенения или же в промежутке между ними и образованием лабрадорского оледенения), получили возможность широко распространиться по С. Америке вместе с видами, спустившимися с Кордильер.

На основании работ Фернальда (Fernald, 25), подтвержденных

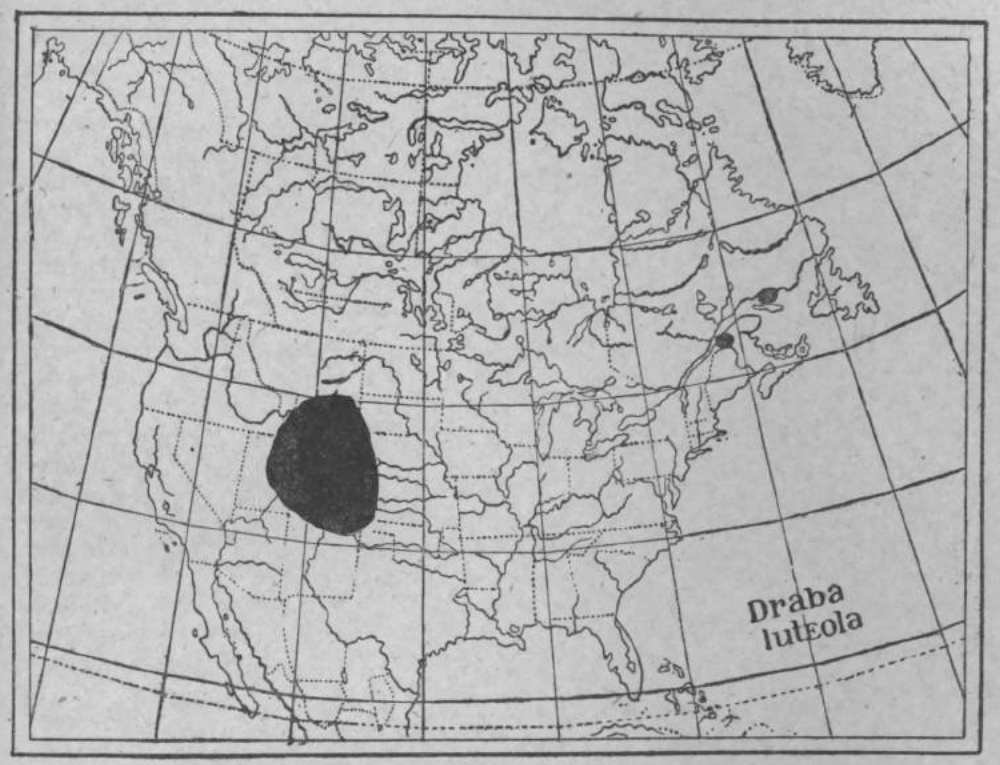


Рис. 32. Распространение Draba luteola в Кордильерах (основной ареал — крупное черное пятно) и ее географической расы v. minganensis (две меньшего размера черные точки), распространенной в заливе Св. Лаврентия и возникшей вследствие изоляции (M. Victorin, 1929)

геологическими исследованиями, сейчас можно считать окончательно доказанным, что некоторые районы восточной части С. Америки, которые мы уже упоминали, не были покрыты ледниками, по крайней мере во время последнего висконсинского оледенения. По мнению Фернальда, указанные виды арктической и западной частей С. Америки, распространившиеся до ее восточного побережья, во время лабрадорского и висконсинского оледенений были уничтожены, за исключением произраставших на остававшихся непокрытыми ледником местах в восточной части С. Америки, где образовались изолированные от основных ареалов колонии реликтовых видов. В результате этой изоляции происходило изменение видов и возникновение местных эндемиков, число которых в настоящее время, по Фернальду, доходит до 100. Мы имеем, таким образом, здесь колонии межледниковых реликтов, которые в послеледниковое время очень незначительно расширили свои ареалы. Так, части Ньюфаундленда, которые были покрыты ледником, в настоящее время не имеют этих реликтовых видов. Это отсутствие прогрес-

сирующих ареалов, характерное для реликтовых видов, подчеркивается здесь еще агрессивным характером распространения молодой послеледниковой флоры. Она пришла с юга, заселила всю территорию, освобожденную ледником, и проникла в пределы ареалов реликтовых видов.

Согласно исходным ареалам этих реликтовых видов, их можно подразделить на 6 групп. Первую группу видов, которую можно обозначить как кордильерский элемент во флоре восточной части С. Америки, образуют виды, общие Скалистым горам, Каскадным горам, Сиерра-Неваде и возвышенностям Аляски. Примером может служить папоротник Polystichum mohrioides v. scopulinum. Основной вид — P. mohrioides — очень редок и встречается в изолированных местонахождениях, начиная с гор западной части С. Америки вдоль Анд до Фольклендских островов и Огненной Земли. Разновидность — var. scopulinum — известна всего из 12 местонахождений: два из них в южной Калифорнии, два других на расстоянии 800 км в северной Калифорнии; следующий ряд местонахождений находится уже на расстоянии 480 км к северу в Колумбии, в Каскадных и Скалистых горах, в горах восточного Айдахо и близ Большого озера. Таким образом, третичный характер этого реликтового вида не вызывает никаких сомнений. Изолированным более чем на 3000 км местообитанием этого межледникового реликта является п-ов Гаспе в восточной части С. Америки.

Вторым примером служит ива (Salix brachycarpa), основным ареалом которой является западная часть С. Америки. К востоку от 95° в. д. она известна лишь в изолированном местообитании на п-ове Гаспе в расстоянии 2410 км от основного ареала. Третьим примером является злак Danthonia intermedia, распространенный от Каскадных гор, Сиерра-Невады в Британской Колумбии до средней Калифорнии и от Скалистых гор в пределах Альберты до севера Новой Мексики. К востоку от этой основной части ареала имеются, уже, очевидно, послеледниковые, связанные с ним местонахождения в Манитобе. Изолированное местообитание имеется, как и в предыдущих случаях, на п-ове Гаспе и в западной части Ньюфаундленда.

Вторую группу образуют также кордильерские элементы, но в восточной части С. Америки в результате изоляции видоизменившиеся и приобретшие характер викарных видов. В Скалистых горах, от Альберты до Новой Мексики, распространен характерный для них высокогорный вид Arenaria obtusiloba; на Гаспе и в Ньюфаундленде в расстоянии 2900 км ему соответствует близкий вид A. marcescens. В горах к югу от Альберты и Британской Колумбии до Северной Калифорнии, Невады, Утаха и Уоминга распространен Agoseris (Troximon) gracilens (семейство Compositae), представленный на Гаспе викарным видом A. gaspensis.

Третью группу образуют уже не горные, а береговые виды тихоокеанского побережья С. Америки, представленные также викарными видами в В. Америке. Так, например, ива (Salix Hookeriana) распространена по побережью Тихого океана от Британской Колумбии до Северной Калифорнии, а на побережье залива св. Лаврентия представлена викарным видом S. laurentiana.

Четвертая группа представлена видами, не ограниченными уже одной лишь С. Америкой, а растущими также в Азии, где они являются, во всяком случае в части своих местообитаний, третичными реликтами. Причем и здесь, в восточной части С. Америки, может находиться изолированное обитание того же самого или викарного вида. Примером первого типа может служить Senecio resedifolius, распространенного на Алтае, в арктической Сибири, вдоль Берингова пролива как

в Азии, так и в Америке, на Камчатке и Алеутских о-вах; в настоящее время этот вид найден также в западной части Ньюфаундленда и на Гаспе. Примером второго типа являются Aster frondosus и близкий к нему A. angustus, растущие в западной части С. Америки, но также в Тибете и Афганистане. Они представлены в восточной части С. Америки викарным видом — A. laurentianus.

Пятую группу образуют виды, отсутствующие в настоящее время в западной части С. Америки, но распространенные в Ю. Америке — в Андах, на Огненной Земле и Фольклендских о-вах. Объяснение происхождения таких ареалов дает распространение видов, подобных папоротнику Polystichum mohrioides, который, помимо своего ареала в южном полушарии, представлен в С. Америке в Кордильерах и на п-ове Гаспе разновидностью v. scopulinum. Несомненно, что в третичном и начале четвертичного периодов эти виды были распространены по всему горному кряжу, тянущемуся вдоль западного побережья материка Америки. Отсюда они в межледниковом периоде распространились до восточного побережья С. Америки. Но в то время как Polystichum mohrioides во время лабрадорского и висконсинского оледенений вымер на территории, промежуточной между западной и восточной частями С. Америки, виды рассматриваемой группы реликтов вымерли и на Кордильерах.

Примером этой группы реликтов является род Empetrum. Последний, кроме циркумполярного вида E. nigrum, включает еще всего 3 вида. Один из них — E. rubrum, отличающийся от E. nigrum в числе других признаков красными плодами, — распространен в Андах от Чили до Огненной Земли, на о. Масафуера, одном из островов группы Хуан-Фернандеса, отстоящем на запад от Чили на 805 км, и на о-вах Тристан-да-Кунья, лежащих на восток от Ю. Америки в расстоянии 4025 км. В 1825 г. Лапиле (La Pylaie) в описании своего путешествия упоминает, что он нашел этот вид на Ньюфаундленде. Высказывавшиеся в этом сомнения были опровергнуты в 1846 г. Аза Греем. Впоследствии было установлено, что в восточной части С. Америки имеются несомненно очень близкие к E. rubrum виды. Вследствие давней изоляции они приобрели самостоятельные признаки, что дает право выделить два викарных вида: E. atropurpureum и E. Eamesii, сосредоточенных вокруг залива св. Лаврентия и на возвышенностях Ньюфаундленда.

Перечисленными местами в районе залива св. Лаврентия, повидимому, не исчерпываются местонахождения сохранившихся межледниковых реликтов в восточной части С. Америки. Фернальд (Fernald, 35) указал на ряд таких же местонахождений в северной части штата Мичиган (Keweenaw Peninsula), где имеются такие же колонии реликтовых видов, основным центром распространения которых являются также Скалистые горы. Это открытие подтверждено обнаружением в этих же местонахождениях ряда мхов с точно таким же разрывом ареала (Steere, 37).

Эта реликтовая теория изолированного нахождения указанных видов в восточной Канаде в настоящее время начинает встречать ряд возражений (Wynne-Edwards, 37). Утверждают, не приводя, однако, особенно убедительных доказательств, что во время висконсинского оледенения эти реликты не могли сохраниться даже на неоледеневавших местах. Отмечают приуроченность этих видов к определенным почвам, чем определяется их произрастание в изолированных местообитаниях. Указывается также, что другие районы Канады, например, острова Антикости и Минган, так же богаты реликтовыми видами, как и п-ов Гаспе, а между тем, по геологическим данным, они были покрыты висконсинским ледником (M. Victorin, 28; 38).

Ввиду таких несовпадений с реликтовой теорией, начинают возвращаться к взглядам Гукера, считавшего, что аркто-альпийская флора С. Америки продвинулась далеко на юг, предшествуя наступавшему висконсинскому леднику. С отходом его эти виды отступили опять на север. Таким образом, при таком толковании их местонахождения в современной флоре восточной Канады должны быть отнесены не к ледниковому, а послеледниковому времени. Эндемизм этих видов носит более молодой характер, чем это принимает реликтовая теория (Wynne-Edwards, 37).

Возможность еще третьего предположения указана M. Victorin (38). Он считает, что наиболее слабым местом теории Фернальда является различие между арктическими видами и видами Кордильер и предположение о миграции последних на восток, поперек Америки, в восточную Канаду. Правильнее, по его мнению, предположить, что виды Кордильер являются теми же арктическими видами С. Америки, мигрировавшими с началом ледникового периода на юг с одной стороны по Кордильерам, с другой — в пределы восточной Канады, образовав ареал, изогнутый в виде дуги. В дальнейшем оледенение вызвало их вымирание в Арктике и сохранение в двух крайних оконечностях своего ареала. Таким образом, мы имеем здесь по существу ту же реликтовую теорию, отличающуюся от теории Фернальда лишь объяснением миграции этих реликтовых видов в их восточные изолированные местонахождения.

Итоги изучения

Суммируя изложенные данные, мы можем констатировать наличие совершенно ясного процесса эволюции североамериканской флоры. Основные этапы его сводятся к следующему. В конце мелового и в первой половине третичного периодов в С. Америке вплоть до Аляски, точно так же как и в С.-В. Азии, господствовала умеренно-субтропическая флора, представлявшая с восточноазиатской флорой, повидимому, единое целое. Где возникла эта флора — в Азии или в Америке или и в той и другой, — мы в настоящее время уверенно сказать не можем. Больше всего данных имеется для предположения, что главная ее масса происходит из Азии. [1]

В то время центральная часть С. Америки была покрыта морем, но западная и восточная ее окраины, подобно двум простиравшимся на юг полуостровам, были связаны на севере. В это же время благодаря меньшей высоте Кордильер, еще только поднимавшихся, современной разницы в климатических условиях атлантической и тихоокеанской Америки не существовало. Вследствие этого лесная флора носила однородный характер.

С уменьшением количества осадков в тихоокеанской части Америки, в особенности со средоточием их в ее южной части в зимний период, начала создаваться разница в составе лесной флоры западной и северной частей С. Америки. Охлаждение климата в северной части Америки уничтожило ту перемычку, которая связывала ее лесные флоры. Отступание моря и возникновение на его месте прерий, а на юге — пустынь окончательно разобщило эти лесные флоры. В В. Америке вымерла секвойя, в западной — болотный кипарис и бо́льшая часть ши-

[1] Гексоплоидные виды роз группы Cinnamomeae, распространенные в Америке от Алеутских о-вов и Аляски к югу до северных границ Калифорнии, гор Колорадо и на восток от Альберты до северной части штата Нью-Йорк, по данным Эрлансона (Erlanson, 38), произошли не от диплоидных видов Rosa Америки. Он считает, что эти диплоиды возникли в С.-В. Азии, откуда они и проникли в Америку.

роколиственных видов. Только немногие общие лесные виды еще свидетельствуют о «прежнем единстве лесной флоры С. Америки».

В начале третичного периода узкую полосу самого юга С. Америки занимала тропическая флора. Последняя имела много общих черт в родовом составе с эоценовой флорой Европы и носила пантропический, а не специально неотропический характер. Центр развития этой флоры лежал вне С. Америки. Она оказала очень малое влияние на формирование современной ее флоры, хотя миграция тропических и субтропических родов на север происходила не только в восточной, но и в западной частях С. Америки. При этом возникали умеренные элементы, вошедшие в состав позднейшей флоры С. Америки, но количество их по сравнению с мигрировавшими с севера на юг родами умеренной флоры, имевшими совершенно иной центр происхождения, было весьма незначительно.

Лишь позже, с миоцена, ксерофитные элементы флоры Мексики начали в большем количестве проникать на север в Калифорнию и пустынные районы центральной части С. Америки, а в послеледниковое время субтропические и тропические виды мигрировали с Антильских о-вов и из Ю. Америки во Флориду (Uphof, 38).

Таким образом, на протяжении всей истории покрытосеменной флоры С. Америки можно проследить столкновение двух флор: умеренной — шедшей с севера и тропической — проникавшей с юга. Элементы этих флор выявляются и в современной флоре как две не сливающиеся, а лишь как бы механически связанные ее части.

Как мы видели, центром происхождения значительной части умеренной флоры С. Америки надо считать В. Азию, откуда они через берингийское соединение проникли в Америку. Элементы же тропической флоры проникнуть в Америку этим путем не могли из-за отсутствия в этих частях обоих материков тропических условий климата. Эоценовая тропическая флора С. Америки представляла продолжение аналогичной флоры Европы.

Связь флор Европы и С. Америки этим не ограничилась. С изменением климатических условий в Европе тропические элементы ее флоры начали сменяться умеренными. В это время, т. е. до конца третичного, а вероятнее всего, и в начале четвертичного периода связь флор Европы и С. Америки еще продолжалась. Об этом говорит нахождение в С. Америке ряда скандинавских или среднеевропейских видов или незначительно измененных викарных им видов. Это обстоятельство указывает на существование недавней связи северной части Европы с Америкой, отражение которой еще сохранилось в составе их флор.

Ледниковый период сопровождался наступанием ледников, покрывших значительную часть С. Америки и уничтоживших на значительном протяжении ее флору. Тем не менее, на юге лесная флора не погибла и с отходом ледника вернулась на свои прежние местообитания, восстановив в значительной степени доледниковый видовой состав североамериканского леса. Но арктические и высокогорные виды, в предледниковое или межледниковое время распространившиеся на юг и сохранившиеся до настоящего времени в качестве реликтов среди современной умеренной флоры, свидетельствуют об этом катастрофическом нарушении эволюционного развития флоры С. Америки.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов. Л., 1930, также Тр. по прикл. бот., сер. 1, т. II. 1937.

Шапаренко К. Liriodendoron — Тюльпанное дерево. Тр. Бот. инст. Акад. Наук СССР, сер. 1, вып. 4, 1937.

Axelrod D. I. The Stratigraphic Significance of a Southern Element in Later Tertiary Floras of Western America. Journ. Wash. Acad. Sci., v. 28, № 7, 1938.

Axelrod D. I. A Miocene Flora from the Wester Border of the Mohave Desert. Cornegie Inst. of Washington, publ. № 516, 1939.

Berry E. W. The Lower Eocene Floras of Southeastern North America. Profess. Pap. U. S. Geol. Surv., № 91, 1916.

Berry E. W. Miocene Plants from Southern Mexico. U. S. Nat. Mus. Proc., v. 62, 1923 (no реферату).

Berry E. W. The Middle and Upper Eocene Floras of South-eastern North America. Profess. Pap. U. S. Geol. Surv., № 92, 1924.

Berry E. W. Former Land Connection between Asia and North-America as indicated by the Distribution on Fossil Trees. Proc. Fifth. Pacif. Sci. Congr. Canada. Toranto, IV, 1934.

Berry E. W. Tertiary Floras of Eastern Notrh America. Bot. Rev., III, № 1, 1937.

Berry E. Additional Miocene Plants from Grant Coulee Washington. Bull. Torrey Bot. Club., v. 65, № 2, 1938.

Chaney R. W. A Sequoia Forest of Tertiary Age on St. Lawrence Island. Sci., v. 72, № 1872, 1930.

Chaney R. W. The Succession and Distribution of Cenozoic Floras around the Northern Pacific Basin. Essays in Geobotany in honor of W. A. Setchell. Berkeley, California, 1936.

Chaney R. W. Paleoecological Interpretations of Cenozoic Plants in Western North America. Bot. Rev., IX, № 7, 1938.

Chaney R. W. Tertiary Forest and Continental History. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 51, 1940.

Clements F. E. The Origin of the Desert Climax and Climate. Essays in Geobotany in Honor of W. A. Setchell. Berkeley, California, 1936.

Cléonique Fr. Joseph. Etudes de dévelopement floristique en Laurentie. Contr. Lab. Bot. Univ. Montreal, № 27, 1936.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig, 1879, Cap. 2, 3, 4, 6, 15.

Engler A. Die Pflanzengeographische Gliederung Nordamerikas. Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem. Appendix IX, 1902.

Erlanson E. Phylogeny and Polyploidy in Rosa. New Phytol., v. 37, № 1, 1938.

Jepson W. L. Phytogeography of the Coniferae of Western North America. Proc. Fifth. Pacif. Sc. Congr. Canada. Toronto, IV, 1934.

Fernald M. L. The Gray Herbarium Expedition to Nova Scotia. Rhodora, v. 23, 1921.

Fernald M. L. Persistence of Plants in Unglaciated Areas of Boreal America. Mem. of the Amer. Acad. of Arts and Sci, v. XV, № 3, 1925.

Fernald M. L. Two Summers of botanizing in Newfoundland. Rhodora, v. 28, 1926.

Fernald M. L. Some Relationships of the Floras of the Northern Hemisphere. Proc. of the Intern. Congr. of Plant Sci., Ithaca, 1929, II.

Fernald M. L. Unglaciated Western Newfoundland. Harvard Alumni Bull., v. 23, 1930.

Fernald. M. L. Specific Segregations and Identities in some Floras of Eastern North America and the Old World. Rhodora, v. 33, 1931.

Fernald M. L. Botanizing on the Gaspé Sea-Cliffs. Harvard Alumni Bull., January, 8, 1932.

Fernald M. L. Recent Discoveries in the Newfoundland Flora. Rhodora, v. 35, 1933.

Fernald M. L. Critical Plants of the Upper Great Lakes Region of Ontario and Michigan. Rhodora, v. 37, 1935.

Fernald M. L. Last survivors in the Flora of Tidewater Virginia. Contr. Gray Herb. Harvard Univers., Rhodora, № 41, 1939.

Gray A. and Hooker J. D. The Vegetation of the Rocky Mountain Region and a Comparison with that other Parts of the Worlds. Bull. U. S. Geol. a. Geogr. Surv., VI, №. 1, 1880.

Gray A. u. Hooker J. D. Die Vegetation des Rocky Mountain-Gebietes und ein Vergleich derselben mit den anderen Weltteilen. Engl. Bot. Jahrb., II, 1882.

Harshberger J. Phytogeographic Survey of North America *in*: Engler u. Drude, Vegetat. d. Erde. Leipzig, XIII, 1911.

Hollick A. a. Martin G. The Upper Cretaceous Flora of Alaska. Geol. Surv. Prof. Paper, v. 159, 1930.

Hollick A. The Tertiary Floras of Alaska. Prof. Pap. U. S. Geol. Surv. № 182, 1936.

Jepson W. L. Centers of Plant Endemism in Californja in Relation to Geological History. Proc. Bot. Congr. Leiden, II, 1935.

Le Roy Abrams. Endemism and its Significance in the California Flora. Proc. Intern. Congr. Pl. Sci. Ithaca. N. Y., II, 1929.

Mc. Vauhg R. Studies in the Taxonomy and Distribution of the Eastern North American Species of Lobelia. Philadelphia, 1936.

Sanborn E., Pothury S. Macginitie H. Eocene Flora of Western America. Carnegie Institute of Washington. Publ. № 465, 1937.

Seward A. C. The Redwoods of California; The Past and Present. Nature, № 3289, 1932.

Smith Helen. A Flora of Eastern American Aspect in the Miocene of Idaho. Bull. Torr. Bot. Club, v. 66, № 7, 1939.

Steere W. C. Critical Bryophytes from the Keweenaw Peninsula, Michigan. Rhodora, v. 3, 1937.

Victorin Fr. Marie. Deux epibiotes remarquables de la Minganie. Contr. Lab. bot. Univ. Montreal, № 12, 1928.

Victorin F. Marie. Le dynamisme dans la Flore du Quebec. Contr. Labor. bot. Univ. Montreal, No. 13, 1929.

Victorin Fr. Marie. Les Spadiciflores du Quebec. Contr. Lab. bot. Univ. Montreal, № 19, 1931.

Victorin Fr. Marie. Quelques plantes nouvelles ou reliquales du Bassin de la Baie des Chlaleurs. Sur quelques Pteridophytes Nord-Americaines. Contr. Lab. bot. Univ. Montreal, № 20—21, 1932.

Victorin Fr. Marie. Phytogeographical Problems of Eastern Canada. Contr. Lab. bot. Univ. Montreal, № 30, 1938.

Wynne-Edwards V. C. Isolated Arctic-Alpine Floras North America: a Discussion of their Glacial and Recent History. Trans. Roy. Soc. Canada, sect. V, v. 31, 1937.

ГЛАВА IX

ИСТОРИЯ АРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ

Общий обзор и история исследования

Под арктической флористической областью мы понимаем циркумполярную территорию северного полушария, лежащую к северу от предела произрастания леса.

Южная граница арктической области соответствует июльской изотерме 10—14°. Эти изотермы примерно совпадают с северной границей леса.

Несмотря на такое громадное протяжение, флора арктической области, благодаря значительному сходству условий обитания и прежней территориальной сомкнутости, может рассматриваться как единое целое. Арктическая область может быть подразделена на тундровую зону и лежащую к северу от нее зону полярных пустынь. Последняя на значительной части своего протяжения покрыта ледниками.

Для всей области характерны суровые климатические условия. Если, как указано, на границе тундровой зоны средние июльские температуры могут достигать 13—14°, то при движении к северу они быстро падают. На северном побережье Таймыра они достигают лишь 3° , а на Земле Франца-Иосифа 1,3°. Вегетационный период на южной границе тундры продолжается $3^1/_2$—4 месяца, тогда как на островах Ледовитого океана он не превышает $1^1/_2$—2 месяцев. Суровость климата при приближении к Атлантическому океану ослабевает вследствие умеряющего действия Гольфштрема. Поэтому Скандинавский п-ов играл очень незначительную роль в формировании арктической флоры.

Влияние Атлантического океана сказывается и на количестве осадков. В то время как в пределах советской Арктики годовые количества осадков не превышают 250 мм, снижаясь на севере Якутии до 150 мм, на Кольском п-ове они достигают почти 400 мм. Точно так же изменяется и распределение осадков в течение года. Обычно свыше 50% осадков выпадает летом, тогда как на зиму приходится около 10%. Между тем при приближении к Атлантическому океану это соотношение изменяется в сторону увеличения количества зимних осадков. Незначительность количества осадков компенсируется относительной влажностью воздуха, достигающей в среднем в течение года 80%.

Меловая и палеогеновая флора Арктической области, как мы видели, носила не арктический, а умеренно-субтропический характер. Это свидетельствует о том, что, вследствие иного расположения материков по отношению к полюсу, арктическая зона проходила в то время иначе и вне современного материка. Формирование арктической флоры началось, повидимому, лишь в неогене (примерно с миоцена), все более прогрессируя по мере перемещения полюса из области Тихого океана в его настоящее положение. Вследствие этого историю арктической флоры надо начинать именно с этого момента. Иначе говоря, эти две флоры — палеогеновая умеренно-субтропическая и современная арктическая — не связаны преемственно, и история их должна рассматриваться отдельно одна от другой, несмотря на то, что она протекала на одной и той же территории.

Из находок ископаемых растений в пределах арктической зоны, относящихся уже к ледниковому времени, нам известны лишь опубликованные для Новосибирских о-вов. Еще Толль (95) нашел на них остатки древесных растений, отнесенных им к межледниковому времени. Позже Воллосович (14) на о. Ляховском в слоях, заключенных

между двумя толщами ископаемых льдов, нашел хорошо сохранившиеся остатки ветвей Alnus fruticosa и листья Betula nana. В этих же отложениях найдены кости и целые туши мамонтов. Сейчас этих древесных видов во флоре Новосибирских о-вов нет и она носит чисто арктический характер, что свидетельствует о более теплых условиях межледниковых эпох.

Изучение истории арктической флоры начинается с Форбса и Дарвина. Первый (Forbes, 46) в работе, посвященной истории флоры Британских о-вов, дал объяснение отмеченному уже в середине XVIII столетия сходству арктической и альпийской флор. Оно сводилось к тому, что альпийская флора Европы и Азии, поскольку она идентична флоре арктической и субарктической зон Старого Света, представляет собой фрагмент этой флоры. Эта же точка зрения на перемещение арктической флоры во время ледникового периода к югу еще с большей подробностью была изложена Дарвином в его «Происхождении видов».

Дальнейшим этапом в развитии этих взглядов явилось исследование Гукера (Hooker, 62), уже специально посвященное распространению арктической флоры и выяснению ее центра происхождения. Считая все виды, растущие к северу от полярного круга, арктическими, Гукер установил, что обильнее всего они представлены во флоре северной части Скандинавии. Отсюда он сделал вывод, что флора Скандинавского п-ова является древней флорой, существовавшей до ледникового периода и давшей начало арктической флоре. Эта последняя распространилась затем к югу, вследствие чего теперь мы находим ее представителей на всех широтах земного шара.

Через 5 лет после опубликования этого исследования основные положения, в нем выдвинутые, подверглись серьезной критике швейцарского ботаника Криста (Christ, 67). Он показал, что Гукер пришел к своим выводам в результате неправильных предпосылок. Согласно последним, он принял за арктические все виды, произрастающие к северу от полярного круга. Второй ошибкой Гукера, по его мнению, являлось то, что центр происхождения арктической флоры Гукер искал в пределах арктической области. Вследствие этого в список видов, подвергнутый Гукером анализу, попали виды умеренной области и даже ряд повсеместно распространенных растений и сорняков.

Ошибочным было и отнесение флоры Лапландии к арктической флоре. Благодаря близкому прохождению Гольфштрема, Лапландия, несмотря на свое полярное положение, должна быть скорее отнесена к умеренной области. Из этого понятно, что именно только сюда, за пределы полярного круга, могло проникнуть большинство умеренных элементов списка видов, взятого Гукером за основу своей арктической флоры. А отсюда вытекла и ошибочность конечного вывода, что центром происхождения арктической флоры является Скандинавия.

Вместе с тем Крист показал, что из 762 видов, включенных в список Гукера, 658 видов, или $^6/_7$, свойственны не специально какой-либо части арктической области, а главным образом умеренной С. Азии. К разрешению вопроса о происхождении арктической флоры он подошел с другого конца, исходя не из анализа арктической флоры и сходства ее с альпийской, а наоборот, из анализа альпийской флоры и сопоставления ее с арктической.

Число видов альпийской горной цепи, согласно анализу Криста, равняется 693, из которых 463 вида являются чисто альпийскими; вне альпийского же происхождения 230 видов, относящихся к 34 родам, или треть общего числа видов. Из числа этих последних видов 184 вида свойственны С. Азии, причем 182 вида растут в горах ее умеренной зоны; в северо-западной части С. Америки произрастает 30 видов, тогда как в С. Европе растет всего 16 видов. Отсюда может быть

сделан естественный вывод, что основная масса аркто-альпийских видов происходит с гор умеренной Азии. Это подтверждается еще и тем, что области наибольшего количественного обитания лежат не в Арктике, а главным образом в пределах гор Сибири. Эти данные подтверждаются более новой статистикой флоры альпийского пояса Алтая, выполненной П. Н. Крыловым (31), согласно которой из 297 видов этой флоры 116, или 30%, свойственны также арктической области. Таким образом, согласно исследованию Криста, весь вопрос о связи арктической и горной флор умеренной области получал совершенно обратное толкование: происхождение аркто-альпийских видов целиком относилось к горным системам умеренной области.

Но уже в 1879 г. Энглер (Engler, 79; Cap. 14), не отрицая альпийского происхождения многих из аркто-альпийских видов, обратил внимание на то обстоятельство, что в миоцене растительность нижнего пояса горных склонов и их вершин в пределах современной арктической зоны не могла быть одинаковой. Растительность же на этих вершинах должна была существовать, так как в то время они еще не были покрыты ледниками. Эта горная флора должна была быть приспособлена к более короткому вегетационному периоду и более суровым климатическим условиям. Она была представлена видами и разновидностями, возникшими из состава флоры нижнего пояса при подъеме ее в горы.

По мере наступления ледникового периода эти горные элементы спускались все ниже и, в конце концов, заняли место вымершей растительности нижних поясов. В дальнейшем многие из этих горных видов тоже погибли, часть же из них сохранилась и распространилась на юг вплоть до Альп.[1] Часть этих видов, как это может теперь считаться доказанным для Гренландии, севера Скандинавского п-ова, Исландии и С. Америки, пережила ледниковый период. Иначе говоря, современные исследования возвращают нас опять к взглядам Дарвина на происхождение, если и не всей, то части арктической флоры в пределах самой Арктики.

Несмотря на это, установить сейчас центры происхождения арктической флоры в пределах полярной зоны представляется очень трудным, так как из-за оледенения всей Арктики разница между нижними и верхними поясами гор сгладилась. Создавшиеся однородные климатические условия на протяжении всей арктической зоны дали возможность циркумполярного распространения видов, стушевав границы прежних горных центров арктической флоры.

К совершенно такому же выводу пришел через несколько лет и Геер (Heer, 84). Эта же точка зрения в основном принята и большинством современных авторов, работающих над историей флоры Арктики.

Обращаясь теперь к новым исследованиям происхождения и истории арктической флоры, мы можем легко подвести итоги современным данным, используя прекрасные работы А. И. Толмачева (30; 32), Гультена (Hulten, 37) и особенно сводки Стеффена (Steffen, 37—38).

Центры происхождения и элементы флоры

Начало формирования арктической флоры должно было начаться в С.-В. Азии, к востоку от Таймыра, и в Аляске — по обе стороны современного Берингова пролива. Это вытекает из теории Вегенера перемещения материков по отношению к полюсу, так как именно здесь должна была возникнуть первая тундровая область. Это же подтверждается и данными изучения ареалов арктических видов, полученными Гультеном, хотя последний и считает, с нашей точки зрения — без достаточных оснований, допущение такого изменения положения полюса излишним. К этому же выводу пришло большинство как ботаников, так и геологов, изучающих флору и фауну Арктики.

[1] К таким древним арктическим видам Энглер относил: Salix reticulata, S. polaris, S. herbacea, Cassiope tetragona, C. lycopodioides, Diapensia lapponica и др.

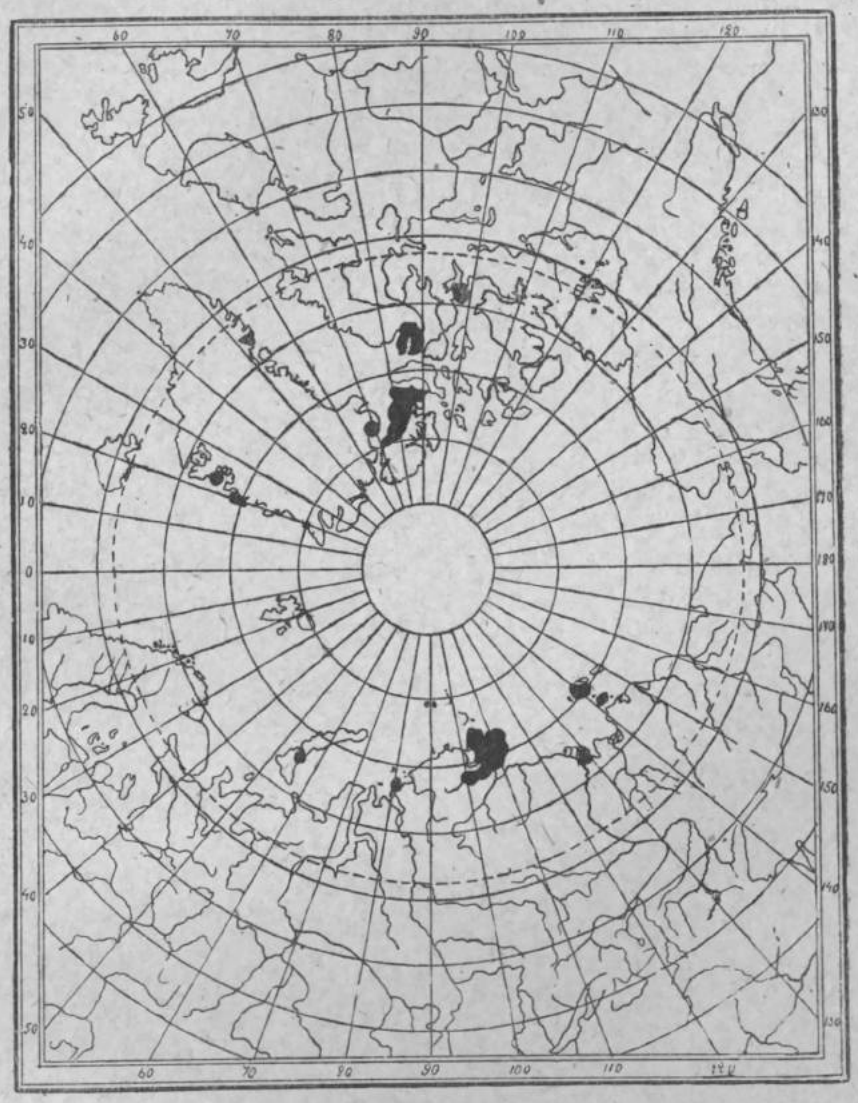


Рис. 33. Ареал распространения Draba macrocarpa, сосредоточенный почти исключительно в неоледеневавших частях Арктики (Толмачев, 1932)

Хребты этой части арктической Азии связаны с хребтами Восточной Сибири: Восточным Саяном, Становым и Яблоновым. Точно так же и арктическая С. Америка непосредственно связана с хребтом Скалистых гор.

Эта часть Арктики, подвергавшаяся лишь в незначительной степени оледенению или остававшаяся от него совсем свободной, несомненно, явилась одним из центров формирования арктической флоры. Такой вывод подтверждается и данными зоогеографии (Тугаринов, 29). Но несомненно, что в составе этой флоры мы должны найти, как это указал Толмачев (32), наравне с древними арктическими видами эоарк-

тическими, по терминологии Н. Я. Кузнецова, и виды более позднего происхождения. Каждое оледенение должно было вызывать возникновение новых арктических видов. Помимо того, выходцы из горных районов могли проникать в пределы Арктики и в более позднее время.

Поэтому едва ли возможно принять предположение Сочавы (33), что ряд установленных им в этой части Арктики неарктических видов свидетельствует о том, что арктические элементы являются здесь наиболее молодой составной частью флоры. Скорее можно согласиться

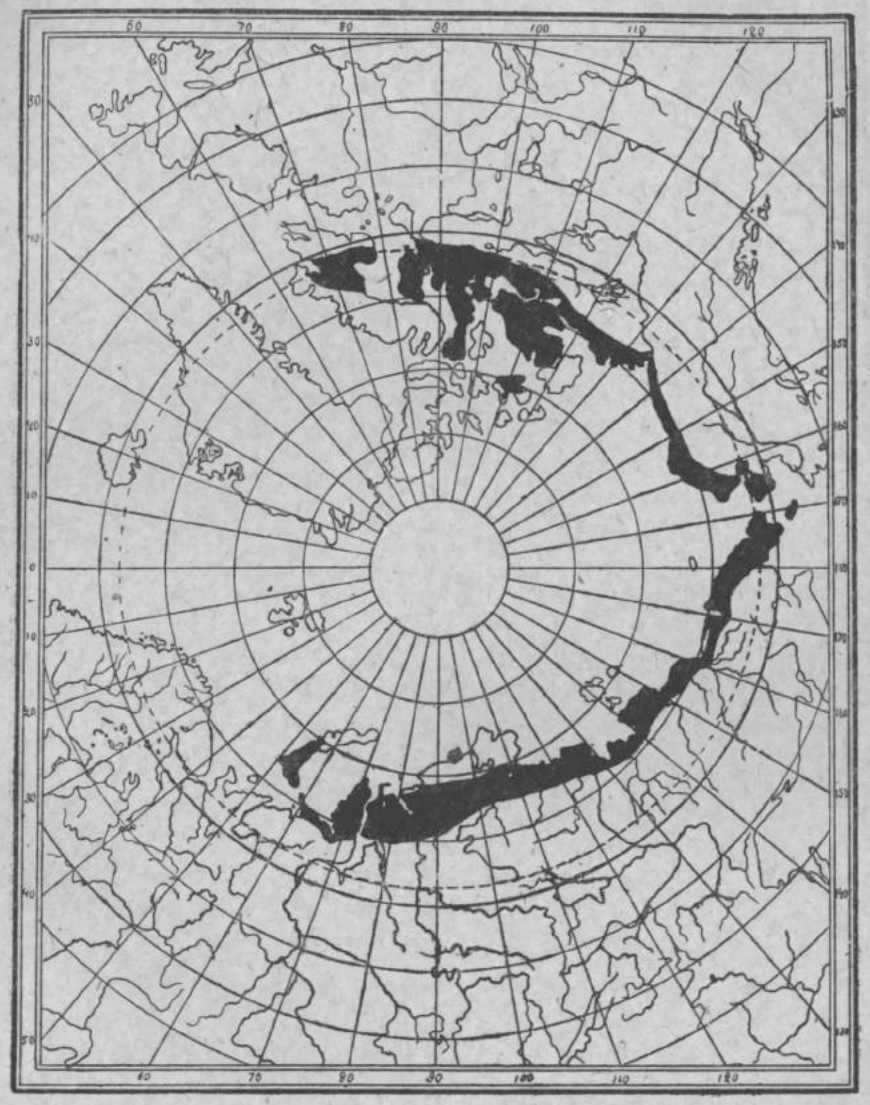


Рис. 34. Ареал распространения Hierochloa pauciflora R. Br., приуроченный к неоледеневшей части Арктики (Толмачев, 1932)

с Стеффеном (Steffen, 37), что эти виды представляют собой форпосты распространения на север видов, центры ареалов которых расположены южнее, уже вне Арктики.

При дальнейшем распространении ледникового периода из Америки в Европу Гренландия, по всей вероятности, явилась также одним из центров происхождения арктической флоры. Наличие высоких горных хребтов делает такое допущение вполне вероятным. В настоящее

время может считаться доказанным (Gelting, 34), что часть современной флоры Гренландии пережила ледниковый период на ее территориях, остававшихся непокрытыми ледником. В этих видах мы имеем, по всей вероятности, представителей древней арктической флоры.

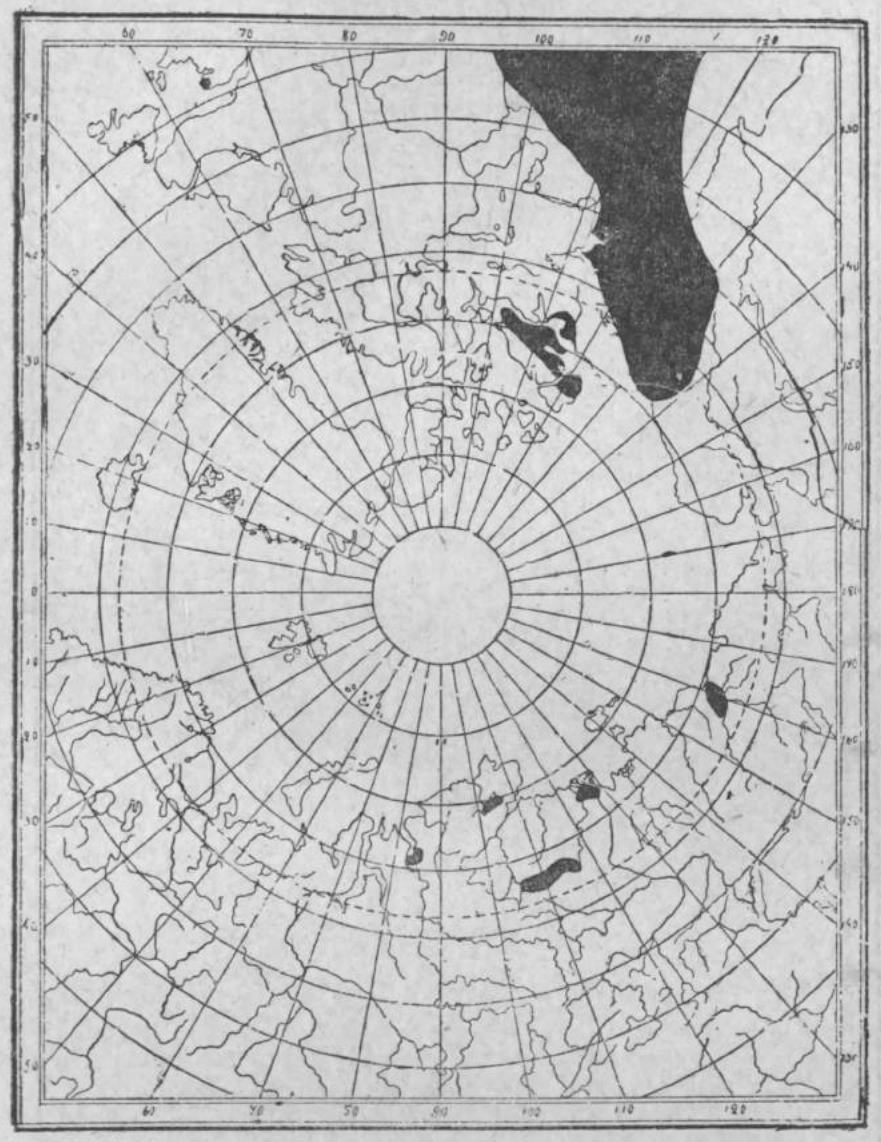


Рис. 35. Ареал распространения Astragalus aboriginorum (в умеренной части С. Америки приблизительно), намечающий пути выхода арктических видов за пределы области своего основного распространения (Толмачев, 1932)

Точка зрения Криста и Кернера, а также и ряда других ботаников на Арктику как на область, совершенно лишенную видообразовательных процессов, а на арктическую флору — как на недавно и целиком возникшую в результате миграции на север видов с гор умеренной Азии (Крист) или с Алп (Кернер) — должна быть теперь оставлена. Арктика, несомненно, явилась центром возникновения части присущей ей флоры. Относительная молодость арктической флоры по сравнению с другими более древними флорами не может еще служить поводом для отрицания какой-либо ее самобытности. Молодостью флоры Арк-

тики обусловливается бедность ее состава эндемичными родами (один из немногих — род Dupontia). Эндемичные виды в ней имеются, а углубленные морфологические и цитологические исследования[1] вы-

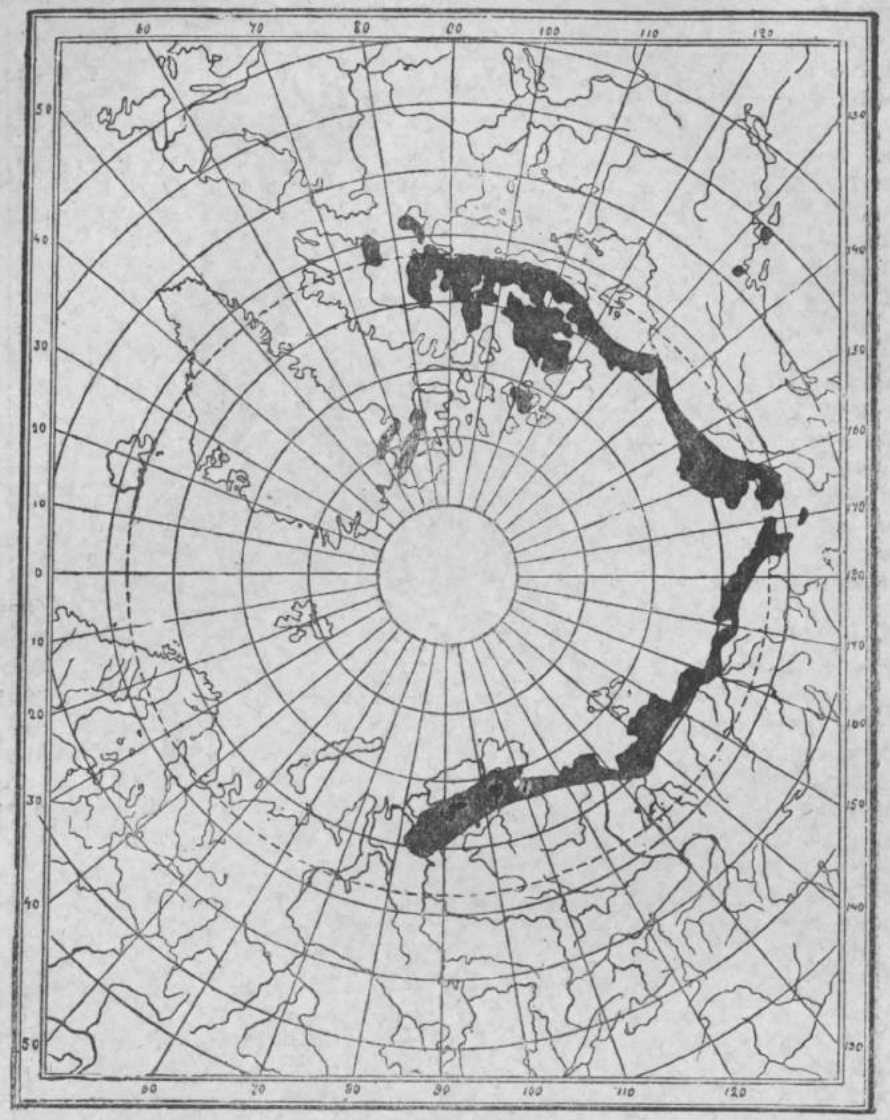


Рис. 36. Ареал распространения Pedicularis capitata, расположенный вне районов сплошного оледенения (Толмачев, 1932)

явили наличие и эндемичных географических рас, разновидностей и форм, свидетельствующих о продолжающихся формообразовательных процессах.

[1] Из исследованных Фловиком (Flovik, 38) 26 видов злаков с Шпицбергена только одна Puccinellia Vahliana была диплоидной. Из 70 видов и разновидностей других покрытосеменных растений с группы островов Шпицбергена только 14 были диплоидными, т. е. 80% исследованных растений были полиплоидны. Процессы удвоения хромосом происходят не только при распространении из умеренной области в арктическую, но и в пределах самой арктической области. Так, согласно автору, у рода Dupontia исходное число хромосом было равно 11. Арктический вид этого рода D. Fischeri имеет $2n=44$, тогда как D. Fischeri v. psilosantha имеет $2n=22$. Несомненно, что октоплоидная D. Fischeri произошла в пределах самой Арктики от D. Fischeri v. psilosantha путем удвоения хромосом. При этом октоплоидная D. Fischeri идет дальше на север, что указывает на ее бо́льшую выносливость и приспособленность к арктическим условиям.

Расширение арктической зоны в ледниковые эпохи далеко к югу, за пределы границы собственно Арктики, в особенности в Америке и Европе, дало возможность третичным арктическим элементам распространиться до Альп и горных хребтов Сибири. Здесь они вошли в соприкосновение с горными видами, спустившимися с вершины альпийских и сибирских хребтов к их подножью. В результате возникла смешанная аркто-альпийская флора.

В межледниковые эпохи и после сокращения последнего оледенения эти аркто-альпийские элементы поднимались обратно в горы и распространялись на север. В результате арктическая флора обогащалась альпийскими, а альпийская — арктическими элементами. Эти миграции видов, сопровождавшие изменения границы оледенения, привели к современному составу арктической флоры. В ней мы находим арктические элементы, отсутствующие в Альпах и на возвышенностях Сибири, и аркто-альпийские элементы, общие тем и другим, но разъединенные в настоящее время лесной зоной. В послеледниковое время в более умеренных частях Арктики к этим элементам присоединились еще и лесные виды, называемые Толмачевым (32) бореальными элементами арктической флоры, постепенно убывающие по направлению к северу. Вместе с тем и арктические виды проникают в пределы лесной зоны. Помимо этого, Толмачев различает еще субарктические (называемые им гипоарктическими) элементы, под которыми он понимает виды, распространенные в сопредельных частях арктической и лесной зон и примерно для них одинаково характерные.

Наконец, в составе арктической флоры имеются еще элементы, общие с горно-степными флорами. На толкованиях происхождения этих аркто-степных элементов мы еще остановимся ниже.

Таким образом, в состав флоры Арктики входят следующие элементы: арктические третичные, эоарктические элементы как горного происхождения, так и возникшие по берегам морских побережий Арктики, отступившие к югу во время или после оледенения, а затем частично вернувшиеся обратно, чем объясняются их разорванные ареалы (Tolmatchew, 34); аркто-альпийские элементы, возникшие в горных системах Европы и Азии, проникшие в Арктику в четвертичном периоде; субарктические (гипоарктические) элементы; бореальные (лесные) элементы и, наконец, горно-степные элементы.

Убежища арктической флоры

Арктическая флора, возникшая уже во второй половине третичного периода, с наступлением ледниковой эпохи могла сохраниться в пределах Арктики лишь на не подвергавшихся оледенению территориях. Такие территории, как сейчас может считаться доказанным, существовали и они могут быть подразделены на два типа. Первый образует целые области, на которых сплошного оледенения не происходило, ко второму же относятся отдельные, относительно небольшие участки, благодаря своему более возвышенному рельефу или по каким-либо другим причинам оставшиеся непокрытыми льдом среди окружающего общего оледенения. К первым относятся: С.-В. Азия, между Таймыром и Беринговым проливом на большей части своего протяжения не покрывавшаяся льдом (см. Большой советский атлас, карта 90 А), далее Аляска и арктическо-североамериканский архипелаг, за исключением юго-западной части Баффиновой Земли.

Несомненное отсутствие следов оледенения на островах североамериканского архипелага и вместе с тем отсутствие эндемичных видов в составе его флоры вызвали предположение (Simmons, 13), что

во время ледниковой эпохи вся флора этого архипелага погибла; теперешняя же его растительность проникла в пределы архипелага уже в послеледниковое время. В опровержение этой точки зрения Фернальд (Fernald, 25) указал на ряд видов, произрастающих на таких не подвергавшихся оледенению территориях и отсутствующих на тех из них, на которых имеются несомненные следы оледенения. Что же касается отсутствия эндемичных видов, то Стеффен (Steffen, 37) правильно отметил, что североамериканский архипелаг представляет собой лишь

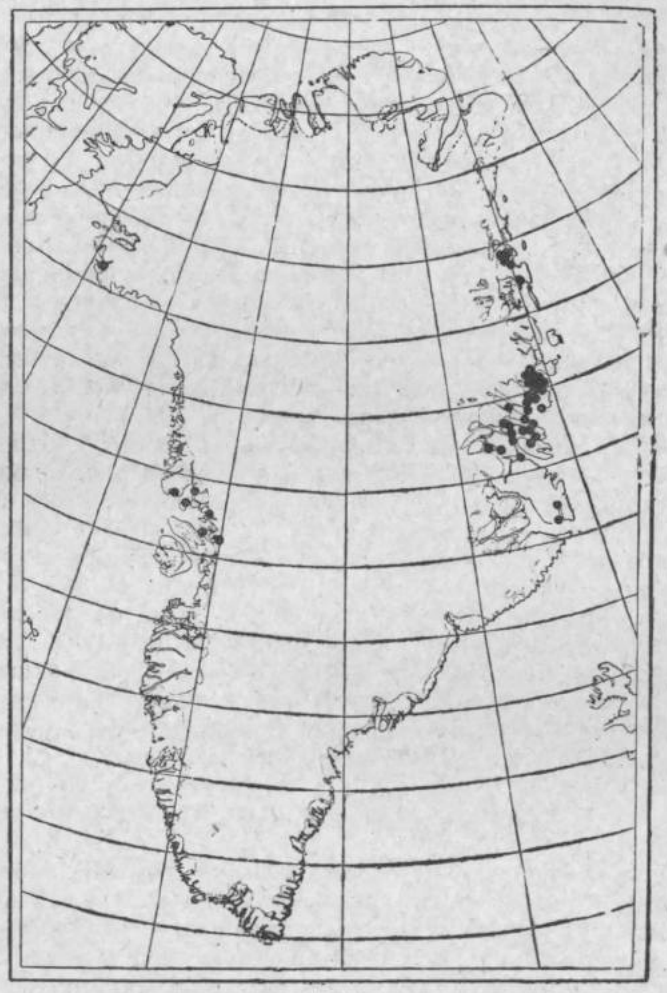


Рис. 37. Местонахождение Carex atrofusca в неоледеневавших частях Гренландии (Gelting, 1934)

часть территории арктической Америки, не подвергавшейся оледенению. Таковой же являлась и северная береговая полоса материка Америки и Аляска, тогда как лежащая южнее область была покрыта ледником. Архипелага в то время не существовало, а теперешние его острова составляли единое целое с материком. Вследствие этого эндемичные виды следует искать не для одного только архипелага, а для всей этой не подвергавшейся оледенению территории С. Америки, и они действительно имеются в составе ее флоры.

Неоледеневавшие участки среди территорий, на большей части своего протяжения покрытых ледником, имеются в С. Америке, на

Скандинавском п-ове и в других частях Европы, а также и в Азии; на них мы остановимся при рассмотрении истории их флор. Но и в пределах тех частей Арктики, которые были покрыты ледником, существовали непокрытые им районы, на которых продолжала существовать доледниковая флора. Переживание ледниковых условий в пределах Арктики допускается даже в отношении различных групп животных (Кузнецов, 38). По отношению к флоре в качестве примера такой части Арктики можно привести Гренландию.

Современная флора Гренландии состоит из 416 видов высших растений, произрастающих вдоль узкого морского побережья, в то время как остальная часть Гренландии, будучи покрыта ледником, занимающим 800 000 кв. миль, еще переживает ледниковый период. Эти виды являются элементами скорее умеренной, чем полярной флоры. Из них 279 (60% гренландской флоры) растут в С. Америке в районе залива

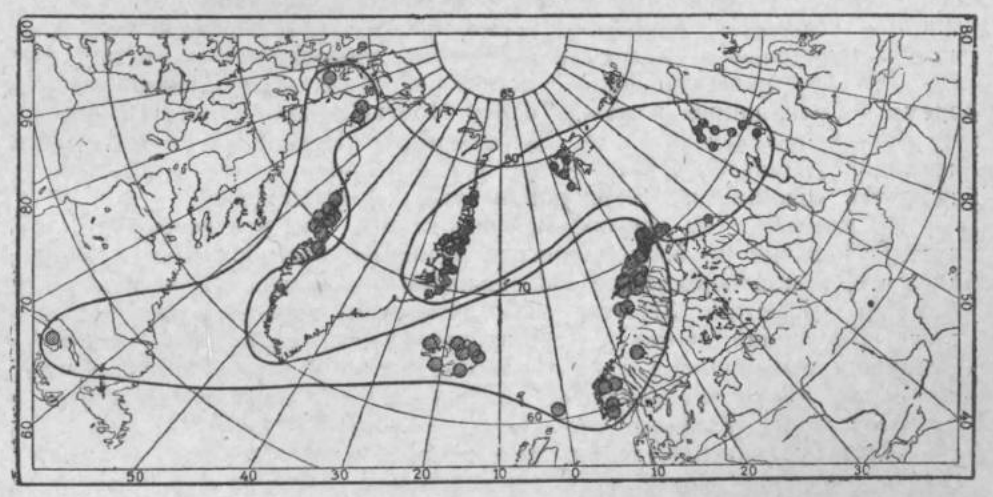


Рис. 38. Ареал распространения Arenaria ciliata subsp pseudofrigida и Arenaria ciliata subsp. norvegica (Gelting, 1934)

св. Лаврентия, 243 (58½% гренландской флоры) растут на уровне моря, 100 (24% гренландской флоры) растут в штатах Массачузетсе, Коннектикут, 26 видов (6% гренландской флоры) распространены на юг до штата Вашингтон.

Вопрос о происхождении этой флоры был поднят еще в 1888 г. Вармингом (Warming), высказавшим предположение, что большинство растений Гренландии пережило на ней ледниковый период. Вместе с тем определить время проникновения этих видов в пределы Гренландии — в доледниковый или во время одного из межледниковых периодов — Варминг считал невозможным. Эта точка зрения была опровергнута Натгорстом (Nathorst, 90), утверждавшим, что все сосудистые растения современной гренландской флоры проникли на нее уже в послеледниковое время из С. Америки по существовавшему материковому соединению.

Последующие исследования решили этот спор в пользу Варминга. Уже Остенфельд (Ostenfeld, 26) принимал 60 видов флоры Гренландии за остаток доледниковой флоры. В настоящее время эти данные получили окончательное подтверждение в результате исследований Гренландии Гельтингом (Gelting, 34).

По данным геологических исследований установлено, что в Гренландии, вдоль ее побережья, имеются районы, не подвергавшиеся оледенению. Часть из них не подвергалась оледенению во время ма-

ксимального оледенения, часть же — лишь во время последнего наступания ледника. Гельтинг показал, что именно с этими районами и связаны ареалы видов флоры Гренландии. При этом можно установить наличие трех ареалов этих видов. Первая группа этих видов занимает лишь один, относительно небольшой ареал в пределах Гренландии, простирающийся с севера на юг или с запада на восток на протяжении нескольких градусов долготы или широты. Вторая группа видов занимает два разорванных участка ареала, отделенных значительным пространством, где означенный вид отсутствует (например, Carex atrofusca). Наконец, третья группа занимает три таких участка ареала.

Изучение ареалов распространения этих видов вне Гренландии показало, что они приурочены к местообитаниям, не подвергавшимся оледенению по крайней мере во время последнего (вюрмского) оледенения. Проникновение этих видов в пределы Гренландии должно было произойти в то время, когда Гренландия еще была связана с С. Америкой и Евразией. Остенфельд, основываясь на большем количественном распространении видов на восточном побережье Гренландии, считает, что эти виды проникли с востока из Азии через связанные в то время с Гренландией и между собой Новую Землю и Землю Франца-Иосифа, Скандинавский п-ов, Шпицберген и Исландию. Ареалы двух подвидов Arenaria ciliata — ssp. pseudofrigida и ssp. norvegica — являются хорошим подтверждением этих предположений.

Но вместе с тем эти ареалы говорят и о том, что необходимо допустить наличие не покрывавшихся ледником местообитаний в Исландии, что и подтверждается как данными зоологических исследований Линдрота (Lindroth, 31), так и ботаническими исследованиями Гельтинга. Последний считает, что проникновение реликтовых видов в Исландию произошло в один из межледниковых периодов, сохранение же их во время последующих оледенений обусловлено наличием в северной части Исландии свободных от льда пространств.

Места сохранения ледниковых реликтов имеются еще во многих частях умеренной зоны, куда они проникли, передвигаясь вследствие перемещения ледника к югу. Мы остановимся на них еще позже.

Циркумполярные и дизъюнктивные ареалы

Ареалы арктических видов могут быть подразделены на три группы: к первой будут относиться циркумполярные ареалы, ко второй — дизъюнктивные и, наконец, к третьей — локализованные в какой-либо из частей Арктики.

Циркумполярные ареалы могли возникнуть лишь при условии существования материковой связи между Азией и Америкой, между Америкой и Гренландией и, наконец, между Гренландией, Шпицбергеном, Землей Франца-Иосифа, Новой Землей и Азией. Наличие таких соединений можно считать установленным лишь до середины четвертичного периода. Следовательно, эти ареалы должны были возникнуть не позднее этого времени. Постепенно распространявшемуся из Азии и Америки в Европу оледенению предшествовали арктические виды, распространявшиеся из своих центров возникновения. Удержавшись в своих убежищах во время оледенения остальной части Арктики, они в дальнейшем восстановили свои циркумполярные ареалы, заняв территории, освободившиеся от льда. Можно без всякого сомнения принять, что виды, имеющие такие циркумполярные ареалы, являются древнейшими обитателями Арктики (Steffen, 37), хотя это не исключает возможности существования не менее древних видов, имеющих локализованные ареалы. Эти виды могли не выходить далеко за пределы своих центров возникновения или же убежищ сохранения.

Арктические циркумполярные виды могут быть ограничены в своем распространении только Арктикой[1] или же после перерыва распространиться в горах Азии и Европы.

Из числа этих циркумполярных в Арктике аркто-альпийских видов немногие имеют арктическое происхождение,[2] бо́льшая же часть их возникла в горах Азии и Америки.[3] Это не исключает принятого выше положения о древности циркумполярных видов, так как обмен видами между Арктикой и горными системами восточной Сибири и Скалистыми горами в Америке должен был существовать, как мы указывали выше, во всяком случае уже в начале четвертичного периода.

Вымирание в результате охлаждения климата или, наоборот, его потепления ранее циркумполярных видов на части занимавшейся ими территории привело к возникновению дизъюнктивных ареалов. Наличие у целых групп видов одних и тех же дизъюнкций указывает на то, что такое разъединение не было случайным, а имело общую для всех этих видов причину. Так, например, согласно Стеффену (l. c.), Ranunculus Sabinii и ряд других видов с одинаковыми ареалами ограничены в своем распространении северными пределами Арктики. В более же умеренных ее частях они отсутствуют, вследствие чего образуется разрыв ареала во всей европейской части Арктики. Такой разрыв мог возникнуть лишь в тот период, когда климатические условия были более суровыми, чем в настоящее время. Позднейшее потепление и вызвало вымирание этого вида на части территории его обитания.

Другой пример — распространение Parnassia Kotzebuei — как раз обратного характера. Этот вид отсутствует на крайних пределах Арктики. Его местонахождения приурочены к ее южной, более умеренной окраине. Таким образом, вымирание этого вида произошло в момент охлаждения климата, что и привело к разрыву его ареала.

Дизъюнкции ареалов арктических видов могут выражаться в наличии двух или трех частей разорванного ареала.[4] Обитания таких видов приурочены часто к убежищам этих видов во время четвертичных оледенений. Единичные местонахождения, иногда встречающиеся между этими частями дизъюнктивного ареала, представляют собой реликтовые обитания, свидетельствующие о прежнем сплошном характере ареалов этих видов.

Предполагаемые материковые флоры ареалов арктических видов

При рассмотрении ареалов циркумполярных видов мы не принимаем во внимание пропусков в распространении, обусловливаемых современным разъединением материков: Азии и Америки — Беринговым проливом, Америки и Гренландии, с одной стороны, и Гренландии и Европы с другой — северной частью Атлантического океана. Основанием для этого является допущение, что арктические виды имели возможность беспрепятственно распространяться из намеченных выше центров своего происхождения как благодаря сходности экологических условий обитания и отсутствию конкуренции, так и благодаря прежней связанности материков.

---

[1] Из числа таких видов, приводимых Стеффеном (l. c.), укажем: Atropis phryganoides, Dupontia Fischeri, Poa arctica, Luzula confusa и L. nivalis, Stellaria humifusa и др.

[2] Также по данным Стеффена: Fectuca brachyphylla, Juncus biglumis, Salix arctica и S. reticulata, Saxifraga hieracifolia и S. nivalis и др.

[3] Например, Dryas octopetala (Кузнецов, 22).

[4] Epilobium Behringianum — область Берингова моря, Ньюфаундленд; Carex stygia — арктическая и субарктическая Европа до Енисея, восточная часть области Берингова моря; Taraxacum lateritium — область Берингова моря, нижнее течение Енисея.

Наиболее просто разрешается вопрос о разрыве ряда ареалов видов между С.-В. Азией и С. Америкой. Как мы уже видели, необходимость допущения здесь в прошлом материкового соединения вызывается не только характером ареалов арктических и субарктических видов, но и более древних умеренных видов В. Азии. Биологические данные требуют наличия такого соединения (непрерывного или с перерывами — это не играет роли) с олигоцена до плейстоцена.

Возможность такого соединения на месте теперешнего Берингова пролива и, вероятно, и далее к югу вплоть до Алеутских о-вов является общепризнанной. Опускание здесь суши не вызывает каких-либо сомнений, так как глубина Берингова пролива в различных его местах колеблется всего между 60 и 120 м. Достаточно поднятия этого материкового шельфа всего на 100—120 м, чтобы установилась непосредственная связь между Азией и Америкой. Существование в данном случае на месте Берингова пролива моста, соединявшего эти материки, не противоречит и теории перемещения материков Вегенера. Вегенер считает (25), что связи через шельфы, как, например, соединения С. Америки с Сибирью через Берингов пролив, его теория не рассматривает.

Тихоокеанская связь Азии и С. Америки

Арктические виды, несомненно распространявшиеся из Азии в Америку, или наоборот, подразделяются Стеффеном (Steffen, 37) на 4 группы. К первой относятся такие из них, ареалы которых ограничиваются областью Берингова моря. Бо́льшая часть этих видов растет на Чукотском п-ове и в Аляске, а также на лежащих между ними островах.

Вторую группу образуют виды, которые, как можно предположить, судя по их ареалу, имеют своим центром происхождения С.-В. Азию. Отсюда они распространились и в пределы Америки. Они растут в Аляске, но на восток дальше Скалистых гор или дельты реки Макензи не идут.

Третья группа включает виды, распространявшиеся как раз в обратном направлении. Возникнув в Америке, они проникли на восток только до Гренландии, на запад же — до Камчатки или же распространились и дальше, но не перешли р. Лены.

Наконец, четвертую группу образуют виды азиатского или американского происхождения, но распространившиеся значительно дальше видов предыдущих трех групп. Сюда относятся виды, ареалы которых простираются от арктической зоны европейской части СССР или от Западной Сибири до Аляски или Гренландии. Это все виды, у которых исключается возможность атлантической связи ареалов. Установить азиатское или американское происхождение видов этой группы весьма трудно и в большинстве случаев даже невозможно. Относительно предыдущих групп можно сказать, что число видов, возникших в Азии и распространившихся оттуда в Америку, значительно превышает количество видов с обратным характером распространения.

Атлантическая связь С. Америки и Европы

Существование связи ареалов арктических видов С. Америки и Европы принималось многочисленными авторами, начиная с Энглера. Это вытекало из наличия ряда видов, части ареалов которых расположены на этих материках. Эти виды отсутствуют уже в Аляске и лишь в редких случаях доходят из Европы до севера, преимущественно в западной Сибири.

Часть этих видов, помимо Арктики, растет в горах Европы и Сибири. Отсутствие их в В. Азии и Аляске заставляет объяснять современные ареалы этих видов миграциями через посредство атлантической связи. Эта же связь может быть допущена и для некоторых видов, растущих и в области Берингова моря. Возникнув в С. Америке, они распространились с одной стороны на запад в В. Азию, с другой же на восток — в Гренландию и Европу; иные же, появившись в В. Азии и пересекши Америку, распространились на восток, в Гренландию и Европу.

Миграции видов между Европой и С. Америкой могут быть допущены (Steffen, 37) по двум путям. Один из них вел через Исландию и южную часть Гренландии и был использован более умеренными арк-

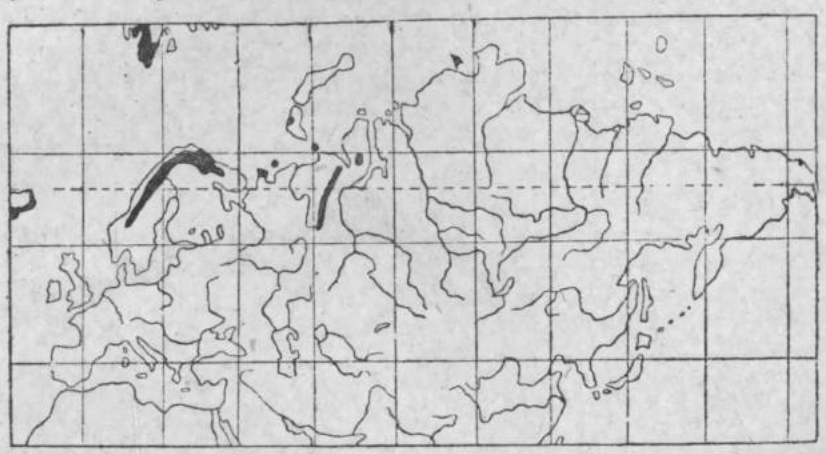


Рис. 39. Ареал Cassiope hypnoides в Арктике — европейский тип распространения (Толмачев, 1930)

тическими и субарктическими видами, по второму же мигрировали виды крайнего севера Арктики — через Шпицберген и северную Гренландию. Впрочем, для многих видов такое разграничение невозможно и, вероятно, они распространялись обоими путями.

В число видов, не оставляющих сомнения в существовании указанных связей между Америкой и Европой, по спискам Стеффена, входит свыше 100 высших растений, но сюда надо прибавить еще ряд видов низших растений, в том числе лишайников. Таким образом, случайность заноса такого большого, особенно для Арктики, количества видов не может быть принята даже наиболее упорными противниками теории Вегенера и, наоборот, для сторонников ее эти данные служат лишним подтверждением.[1]

По данным Вегенера, в начале четвертичного периода связь между С. Америкой, Гренландией и Европой еще существовала, и, по всей вероятности, именно в это время и имела место миграция арктических и высокогорных видов из Америки в Европу. Миграция же альпийских видов Европы через арктические широты могла начаться лишь после первого отступания ледника. Эти виды достигли Арктики уже тогда, когда, вследствие начавшегося расхождения материков, миграции в

[1] Гультен (Hulten, 37) считает, что для объяснения ареалов арктической флоры соединения Европы с Америкой не требуется. Разбивая на группы ареалы видов по занимаемым ими местообитаниям, а не по их родственным связям, он действительно получает картину прогрессивного распространения видов на запад и на восток от центра, лежащего в области Берингии. Такой искусственный подбор ареалов не может быть доказательным. Картина получилась бы совершенно иная, если бы виды были сгруппированы в зависимости от их родственных взаимоотношений. Тогда возникли бы трудности, которые нельзя было бы так просто устранить.

пределы Америки были затруднены. Этим и объясняется наличие в горах Европы большего количества видов американского происхождения, чем альпийских видов в Америке.

Во время последнего оледенения бо́льшая часть видов Гренландии, Шпицбергена и Исландии погибла, вследствие чего современная их флора, за исключением переживших эти оледенения видов, восстановилась за счет заноса в Гренландию видов из Америки, а на Шпицберген и в Исландию — главным образом из Европы.

Связь Гренландии с Сибирью

Ареалы ряда видов свидетельствуют о существовании непосредственного соединения Гренландии с северо-западным побережьем Сибири через Шпицберген, Землю Франца-Иосифа и Новую Землю, при полном или частичном обходе С. Европы. Часть этих видов распространена в настоящее время на территории всех этих остатков прежде связанной суши, другая же часть остановилась в своем распространении как бы на полпути, будучи, очевидно, задержана возникшими препятствиями.

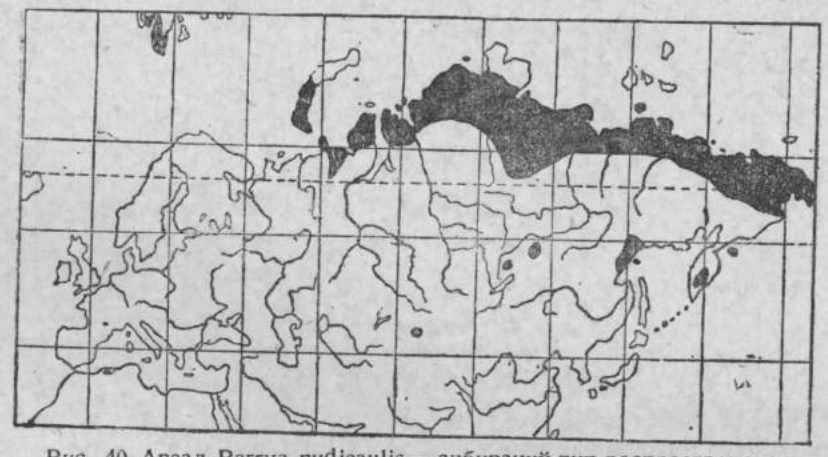


Рис. 40. Ареал Ranunculus nudicaulis — сибирский тип распространения (Толмачев, 1930)

Уже Рупрехт (Ruprecht, 50) указывал на существование ряда видов, предел распространения которых из северной Сибири на запад имеет границу, идущую вдоль Урала от его северной оконечности к Югорскому шару. Впоследствии эти данные были подтверждены рядом других исследователей, добавивших к приведенным Рупрехтом видам ряд новых. Эту границу Толмачев (22; 30) предложил назвать «линией Рупрехта». Таким образом, не могло оставаться никакого сомнения, что ареалы этих видов обусловлены какой-то общей для них исторической причиной. Этой причиной являлось наличие суши к северу от современной арктической Азии.

Толмачевым (l. c.) было показано, что арктические растения западной Сибири проникли на Новую Землю не одним, а двумя путями. Один из этих путей, притом основной, шел через Вайгач. Этим путем достигла Новой Земли с юга главная масса видов ее флоры. Другой путь шел, минуя Вайгач и соединяя Новую Землю через Карское море непосредственно с Азией. Часть этих азиатских видов через Новую Землю распространилась дальше на Землю Франца-Иосифа, Шпицберген и вплоть до Гренландии. Но существовало и обратное движение из Гренландии тем же путем на юг к Азии.

Согласно данным Толмачева (22; 30) и Стеффена (Steffen, 28; 37),

ареалы рассматриваемых видов можно разбить на 3 группы. К первой относятся виды, распространенные на всем протяжении между Гренландией и северо-западной Сибирью.[1] В отношении этой группы видов трудно сказать, где находится их центр происхождения и в каком направлении происходила их миграция.

Вторая группа уже ясно обнаруживает происхождение видов в Гренландии или арктической Америке и миграцию их на восток. Об этом говорит их большое распространение в западной части своего ареала, а в особенности то обстоятельство, что Сибири — крайнего предела своего распространения — они не достигли.[2]

К третьей группе относятся виды, возникшие в северной Сибири и отсюда распространившиеся на запад. Одни из них, как указано, распространились через Вайгач и Новую Землю, другие же непосредственно на Новую Землю через область Карского моря, минуя Вайгач. Число первых больше, чем вторых. Здесь мы, так же как и у предыдущей группы, находим виды, не достигшие конечного пункта своего распространения. Немногие дошли до Земли Франца-Иосифа и Шпицбергена;[3] бо́льшая часть дальше Новой Земли отсутствует,[4] часть же не пошла дальше Вайгача.[5]

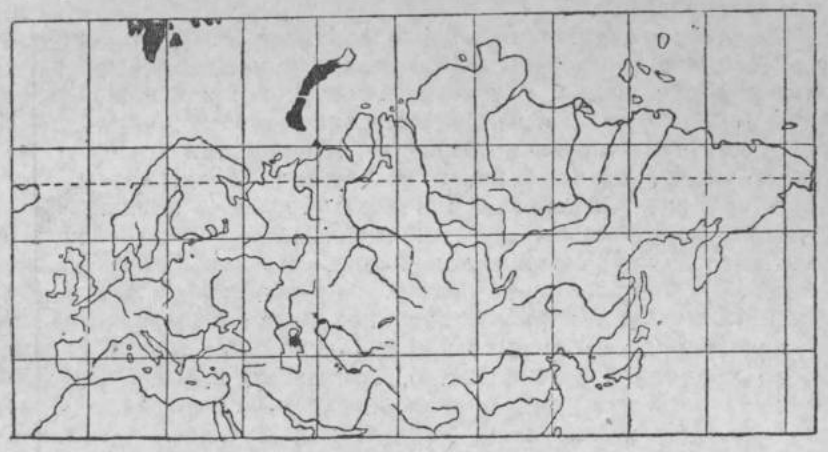


Рис. 41. Ареал Potentilla pulchella — шпицбергенско-новоземельский тип распространения (Толмачев, 1930)

Виды, отсутствующие на Вайгаче, достигли Новой Земли и распространились дальше[6] по указанному второму пути. Некоторые из них отсутствуют на Новой Земле или вследствие того, что они здесь вымерли, или вследствие того, что путь их миграции шел, минуя Новую Землю, через Северную Землю. Проникновение видов как на Шпицберген, так и на Новую Землю происходило и из Европы, но оно носит бо́лее поздний и незначительный характер.

Остается еще рассмотреть, к какому же периоду можно отнести миграции этих видов. Один из первых разработал этот вопрос Kjellman (83), отнесший его к доледниковому времени — концу третич-

---

[1] Например, Poa abbreviata — в Сибири до мыса Челюскина, Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Гренландия, арктическая Америка; Cerastium Regelii — от Новосибирских о-вов через Землю Франца-Иосифа и Шпицберген до Гренландии и североамериканского архипелага.

[2] На восток до Шпицбергена — Atropis Kjellmani.

[3] Salix polaris, Draba leptopetala.

[4] Androsace triflora.

[5] Epilobium tundrarum.

[6] Draba oblongata — до Земли Франца-Иосифа.

ного или началу четвертичного периодов. Толмачев (22; 30), основываясь на доказанном покрытии всей Новой Земли ледником, отверг возможность существования на Новой Земле с такого раннего времени представителей ее флоры. Согласно его предположению (36), время их проникновения на Новую Землю должно быть отнесено к концу ледниковой эпохи, к моменту, предшествовавшему наступлению послеледникового времени.

Если считать, что указанные выше древние элементы флоры Новой Земли достигли ее в результате расселения по двум материковым соединениям с западной Сибирью и через Вайгач, и отказаться от возможности объяснить нахождение их на Новой Земле заносом, то относить появление их к послеледниковому времени было бы невозможно. Можно допустить вместе со Стеффеном (Steffen, 37), что последнее оледенение охватило не всю территорию Новой Земли и на ней могли сохраниться растения, проникшие на нее в предшествующую межледниковую эпоху.

Почти полное отсутствие во флоре Новой Земли эндемичных видов еще не может служить доказательством молодости флоры Новой Земли, так как в данном случае, как указано и в отношении североамериканского архипелага, надо искать эндемизм не только для Новой Земли, а для всей группы островов: Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, а также, быть может, и арктической Азии, флора которых имеет общее происхождение и одинаковые пути заселения.

В таком случае количество эндемичных видов будет значительно больше. Было высказано предположение, что заселение растениями Шпицбергена (Anderson), а также, следовательно, Земли Франца-Иосифа и Новой Земли происходило при более благоприятных климатических условиях, чем существующие в настоящее время. Основанием для этого предположения служило, во-первых, нахождение торфяников более 1 м толщины, образование которых в условиях современного климата было бы невозможно. Вторым доказательством правильности предположения об ухудшении климата служит наличие ряда видов флоры Шпицбергена, не дающих плодов или не доходящих до стадии зрелости семян, между тем как здесь же в торфе были найдены их плоды и зрелые семена. Наконец, об ухудшении климата говорит и нахождение на Шпицбергене гибридов, родительские формы которых в современной его флоре уже отсутствуют. Эти несомненные свидетельства существования на Шпицбергене периода с более благоприятными климатическими условиями, чем в настоящее время, все же не дают указаний относительно времени формирования флоры Шпицбергена. Тем не менее вместе с ранее приведенными данными они могут служить подтверждением возможности образования современной флоры этой группы островов Ледовитого океана еще перед последним оледенением. Ряд геологических и биологических фактов, свидетельствующих о сохранении растений на местах, остававшихся непокрытыми ледником во время последнего оледенения, дают основание считать такую датировку образования этой флоры достаточно обоснованной.

Вместе с тем заселение означенных островов по двум направлениям — из Америки — Гренландии и из Сибири — требует допустить наличие связи их в прошлом или, во всяком случае значительно большей близости друг к другу, чем в настоящее время. При расстоянии Новой Земли от Шпицбергена в 900 км, а последнего от Гренландии — в 500 км нельзя допустить перенос ветром или птицами, так же, как и во всех других аналогичных случаях. Это говорит еще раз против послеледникового формирования этих флор, так как существование таких материковых связей в недавнее время не может быть принято.

Степные элементы во флоре Арктики

Нам остается еще рассмотреть происхождение степных элементов в пределах арктических тундр. На наличие их в составе арктической флоры обратил внимание уже Миддендорф во время его экспедиции по Сибири. В дальнейшем это остановило на себе внимание ряда исследователей — и не только ботаников, но и зоологов. В частности, анализу растительных степных элементов в Арктике посвятили специальные исследования Толмачев (27), Лавренко (Lawrenko, 33) и Городков (39).

Возможность произрастания степных видов среди тундры объясняется наличием черт сходства в экологических условиях обитания. Сюда относится бедность осадками, непродолжительность вегетационного периода, хотя и вызванная различными причинами, и отсутствие затенения, что обусловлено отсутствием лесов как в тундрах, так и в степях.

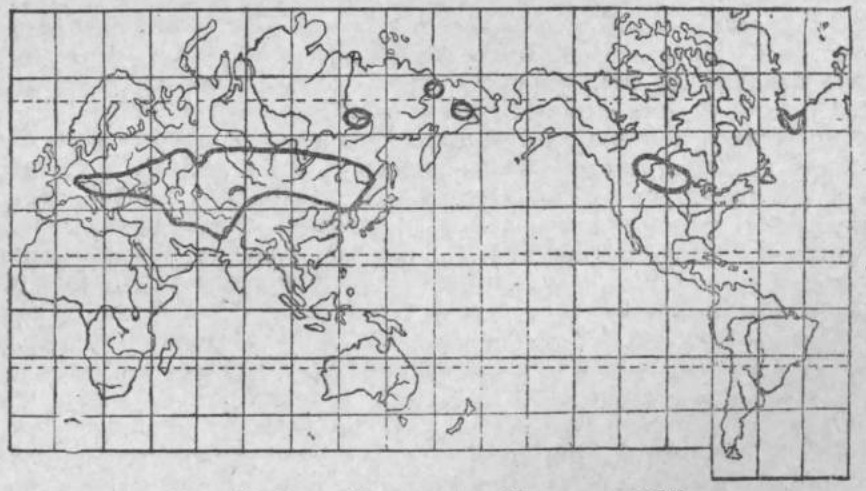


Рис. 42. Ареал Carex supina (Лавренко, 1933)

Связь степной и арктической флор Толмачев (27) показал на примере двух родов семейства бобовых — Oxytropis и Astragalus. Эти роды, характерные для степных и горных районов Сибири, представлены рядом видов и в Арктике. Наибольшее их число сосредоточено между Енисеем и Беринговым проливом. В обе стороны от этого центра количество видов этих родов убывает; в Гренландии и на Шпицбергене они уже отсутствуют.

Это дает основание Толмачеву притти к заключению, что попытки восстановить пути расселения этих горно-степных видов приводят к Сибири как области их происхождения, откуда они и проникли в тундру. Согласно его же совершенно правильному мнению, тундровый ландшафт складывался на севере Ангарского материка и, в меньшей степени, Америки преимущественно в пределах области, занимаемой им и поныне. Появление тундровых элементов в пределах Европы произошло в результате миграций их с востока из Азии. В конечном итоге это привело к образованию тундры вдоль северной окраины Европы. Мы имеем здесь миграционный процесс, аналогичный тому, который привел к образованию лесной зоны Европы, сменившей ее третичные леса, в результате распространения листопадных видов В. Азии на запад.

Вместе с тем Толмачев правильно заметил, что степные элементы, вторгшиеся некогда в южную Скандинавию и Прибалтику, не имели ничего общего с горно-степными сибирскими элементами, встречающимися также и на севере Скандинавского п-ова.

В результате Толмачев пришел к заключению об относительно позднем, послеледниковом проникновении в тундру Азии этих степных элементов. Это произошло во время ксеротермического периода, когда, по его мнению, сибирские степи вступили в соприкосновение с тундрой.

Из числа примеров, приводимых Лавренко, наиболее интересным и доказательным является характер распространения осоки (Carex supina). Главная часть ее ареала охватывает весь степной район Европы и Сибири, поднимаясь также и в горные районы. Вторая часть степного ареала находится в пределах С. Америки. В Арктике же имеется ряд разорванных местонахождений: в устье Колымы, на Чукотском п-ове, в бассейне р. Анадырь и на юге Гренландии. Помимо того, имеется еще изолированное местообитание в пределах уже лесной зоны, в Якутской области.

Объяснений нахождения этих оторванных обитаний степных видов можно дать три, и все они были высказаны различными авторами. Согласно первому из них, мы имеем здесь дело с горными ксерофитами Алтая и других возвышенных горных плато восточной Сибири, проникших по горным системам в пределы Арктики. Согласно второму объяснению, отдельные степные виды проникли через лесную зону, например вдоль русел рек, в пределы тундры. Наконец, согласно третьему объяснению, это могло произойти во время послеледникового ксеротермического периода или раньше, при наступлении ледника (Reinig, 37), когда зоны степи и тундры вошли в непосредственное соприкосновение друг с другом.

Возможность полного соприкосновения зоны тундр и степи нам представляется наименее доказанной, так как едва ли, особенно в Сибири, а отчасти и в Европе, зона леса, отделяющая тундру от степи, была совершенно уничтожена. Что касается первых двух точек зрения, то они обе возможны. При этом проникновение ксерофитов по горным системам в Арктику носит более древний характер, что, повидимому, и выявляется в разорванности арктической части их ареала. Продвижение же степных растений через лесную зону, вдоль русел рек, может носить более молодой характер. Быть может, в этих случаях разрывы ареалов являются лишь кажущимися и объясняются проникновением этих видов в Арктику не в одном месте, а в нескольких местах. Все эти соображения указывают на то, что этот вопрос еще окончательно далеко не изучен.

Об этом говорит и точка зрения на эти степные виды такого известного исследователя флоры Арктики, как Б. Н. Городков (39). Он считает, что далеко не все виды, относимые к степным элементам тундры, являются именно таковыми. Многие из них имеют лесное, луговое или высокогорное происхождение и произрастают как в степной, так и в лесной зонах. «Они никак не могут свидетельствовать о бывшей связи равнинной, степной и тундровой растительности как в территориальном, так и во временном отношении» (38, стр. 307). Городков считает, что часть этих, считавшихся степными, видов существует в Арктике, вероятно, еще с третичного времени, другая же часть проникла, быть может, и в четвертичный период через посредство горных систем С.-В. Азии. Наконец, продвижению некоторых видов могли способствовать реки, текущие на север с гор Центральной Азии.

Нам представляется, что немногие степные элементы тундры, число которых при более тщательном анализе еще уменьшится, представляют

собой горных ксерофитов, которые проникли указанными путями в состав тундры и, спустившись с гор, вошли в состав степной флоры. Вследствие этого время их появления в тундре должно быть отнесено к доледниковому, а не послеледниковому периоду. Только те виды, которые достигли тундры непосредственно из степи вдоль русел рек или, быть может, в результате захождения степных языков в пределы лесной зоны, являются более молодыми элементами арктической флоры.

ЛИТЕРАТУРА

Вегенер А. Происхождение материков и океанов. М.-Л., 1925.

Волосович К. А. Мамонт о. Ляховского (Ново-Сибирские о-ва). Зап. Минер. общ., 2 сер., СПб., 1914.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. Изд. Акад. Наук СССР, Л., 1935.

Городков Б. Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР. Растительность СССР. I. Изд. Акад. Наук СССР, 1938.

Городков Б. Н. Есть ли родство между растительностью степей и тундр. Сов. ботаника, № 6—7, 1939.

Крылов П. Н. Фито-статистический очерк альпийской области Алтая. Томск отд. Русск. бот. общ., III, № 1/2, 1931.

Кузнецов Н. И. К вопросу о происхождении арктической флоры земного шара. I. Род Dryas. Бот. мат. гербария Гл. бот. сада, III, 1922.

Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, V, в. 1, 1938.

Назаров М. И. К флоре о-ва Врангеля. Тр. Гос. океан. инст., III, в. 4, 1933.

Сочава В. Б. К истории флоры южной части азиатской Берингии. Бот. журн. СССР, т. 18, № 4, 1933.

Сукачев В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена. Растительность СССР. I. Изд. Акад. Наук СССР, 1938.

Толль Э. Ископаемые ледники Ново-Сибирских островов, их отношение к трупам мамонтов и к ледниковому периоду. Зап. Русск. геогр. общ. по общ. геогр., т. 32, № 1, 1897.

Толмачев А. И. К истории флоры Новой Земли и Вайгача. Природа, № 3—5, 1922.

Толмачев А. И. О происхождении тундрового ландшафта. Природа, № 9, 1927.

Толмачев А. И. О происхождении флоры Вайгача и Новой Земли. Тр. Бот. музея Акад. Наук СССР, XXII, 1930.

Толмачев А. И. Флора центральной части Вост. Таймыра, ч. I, II. Тр. Полярн. комисс. Акад. Наук СССР, в. 8 и 13, 1932 (гл. III. Происхождение арктической флоры): ч. III, в. 25, 1935.

Толмачев А. И. Обзор флоры Новой Земли. Arctica, № 4, 1936.

Тугаринов А. Я. О происхождении арктической фауны. Природа, № 7—8, 1929.

Chirst H. Ueber die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. N. Denkschr. d. Schweiz. Ges. f. Naturw., XXII, 1867.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. 1878. I, Cap. I; 14.

Fernald M. L. Persistence of Plants in unglaciated Areas of Boreal America. Mem. Acad. of Arts a. Sci., v. 15, № 3, 1925.

Flovik K. Cytological Studies of Arctic Grasses. Hereditas, Bd. 24, H. 3, 1938.

Forbes E. On the Connection between the Distribution of the existing Fauna and Flora of the British Insels. Mem. Geol. Surv. of England, I, 1846.

Gelting P. Studies on the Vascular Plants of East Greenland, between Franz Joseph Fjord and Dove Bay. Med. om Grönland, Bd. 101, № 2, 1934.

Heer O. Ueber die nivale Flora der Schweiz. Denkschr. Schweiz. Ges. f. Naturw., Bd. 29, 1884.

Hooker J. Outlines of the Distribution of Arctic Plants. Trans. Linn. Soc., v. 23, 1862.

Hulten E. Outline of the History of Arctic and Boreal Biota during the Quarternary Period. Stockholm, 1937.

Kjellmann F. Die Phanerogamenflora von Novaja Semlja u. Waigatsch. Wiss. Erg. Vega Exped, I, 1883.

Krylow P. Phyto-statistische Uebersicht vom alpinen Gebiet des Altai. Bot. Arch., Bd. 31, H. 3/4, 1931.

Lawrenko E. M. Ueber einige Wechselbeziehungen zwischen der arktischen und

der Steppenflora im Laufe der Quartärperiode. «Четвертичний період», изд. Укр. Акад. Наук. Киев, 1929.

Lindroth C. Die Insektenfauna Islands und ihre Probleme. Zool. Bidr. Upsala, Bd. 13, 1931.

Nathorst A. P. Studien über die Flora Spitzbergens. Engl. Bot. Jahrb., IV, 1883.

Nathorst A. P. Notizen über die Phanerogamenflora Grönlands im Norden von Melville Bay (76—82°). Engl. Bot. Jahrb., VI, 1885.

Nathorst A. Kritika anmärkningar om den Grölandska vegetationen historia. Bih. Kgl. Sv. Vet. Akad. Handling. v. 16, Afd. III, № 6, 1890.

Nathorst A. Fortsatta anmärkninger om den Grönlandska vegetationens historia. Ofvers. Kgl. Vet. Akad. Förh., № 4, 1891.

Nathorst A. G. Kritische Bemerkungen über die Geschichte der Vegetation Grönlands. Engl. Bot. Jahrb., XIV, 1892.

Ostenfeld C. H. On the Origin of the Flora of Greenland. Proc. Intern. Congr. of Plant Sci. Ithaca, N.-Y., II, 1926.

Ostenfeld C. H. The Flora of Greenland and its Origin. Det. Kgl. Dansk. Vid Selsk. Biol. Medd., VI/3, 1926.

Pohle R. Drabae asiaticae. Systematik und Geographie nord- und mittelasiatischer Draben. Fedde's Rep., Beih. 32, 1925.

Persild M. The Flora of Disco Island and the Adjacent Coast of West Greenland from 66°—71° N. lat. Medd. om Grönl., Bd. 58, 1926.

Regel C. Pflanzensoziologische Studien aus dem nördlichen Russland. III. Die Reliktenvereine in der Arktis. Die Moore von Novaja Semlja. Con's Beitr. Biol. Pfl., Bd. 23, H. 2, 1935.

Reinig W. F. Die Holarktis, 1937.

Rickli M. Das Ausklingen der Pteridophyten flora in der Polaris und deren pflanzengeographische Beziehungen zu ihren Nachberggebieten sowie zur Alpenflora. Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 42, 1933.

Ruprecht F. Ueber die Verbreitung der Pflanzen im nördlichen Ural. Beitr. z. Pflanzenkunde Russ. Reiches. St. Petersb., VII, 1850.

Simmons H. A Survey of Phytogeography of the Arctic American Archipelago. Lunds Univ. Arsskr. N. F. Afd., IX, № 19, 1913.

Steffen H. Versuch einer Gliederung der arktischen Flora in geographische und genetische Elemente. Bot. Arch., VI, 1925.

Steffen H. Weitere Beiträge zur Gliederung der arktischen Flora. Bot. Arch., X, 1925.

Steffen H. Beiträge zur Flora und Pflanzengeographie von Kolgujew, Nowaja Semlia und Waigasch. Beitr. Bot. Zbl., Bd. 44, Abt. 2, 1928.

Steffen H. Gedanken zur Entwickelungsgeschichte der arktischen Flora. Beih. Bot. Cbl. Abt. B, Bd. 56, 1937; Bd. 57, 1937; Bd. 58, 1938.

Tolmatchew A. Ueber die Verbreitung einiger Strandhalophyten in der Arktis. Bot. Notizer, 1934.

Warming E. Om Grönland Vegetation. Medd. om Grönl. Bd. 12, 1888.

Warming E. Geschichte der Flora Grönlands. Antikritische Bemerkungen zu A. G. Nathorsts Aufsatz. Engl. Bot. Jahrb., XIV, 1892.

ГЛАВА X

ИСТОРИЯ ФЛОРЫ АЛЬП

История флоры Альп теснейшим образом связана с флорой сибирских гор. На это указывает хотя бы то обстоятельство, что около трети видов флоры Швейцарских Альп является общей с флорой Алтая. Сибирская горная флора явилась в значительной степени исходной для флоры Альп. Вследствие этого настоящую главу следовало бы посвятить истории флоры сибирских и среднеевропейских горных хребтов. К сожалению, от этого пришлось отказаться за отсутствием специальных исследований и анализов высокогорной флоры Сибири.

Общий обзор

Самая высокая горная система Европы — Альпы — тянется от устья Роны на западе до Вены на востоке, будучи расположена между 43° и 48° с. ш. и 5° и 17° в. д. Она имеет форму дуги, достигающей в Швейцарии 130 км, на меридиане же Вероны 240 км ширины. Благодаря сильному расчленению, наличию глубоких прорезывающих долин, Альпы подразделяются на ряд более возвышенных частей, отделенных друг от друга пониженными перевалами. Главная вершина Альп — Монблан имеет 4275 м высоты. Еще выше — вершина Дюфур — 4638 м на массиве Монте-Роза в Пеннинских Альпах.

Снеговая линия в Альпах лежит на разной высоте, в среднем между 2500 и 3000 м н. у. м., причем в центральной части выше, чем по краям. Эти вечные снега питают многочисленные ледники, спускающиеся на склоны. В момент максимального оледенения снеговая линия проходила в среднем на 1200 м ниже, чем в настоящее время.

Первые горные поднятия, давшие начало Альпам, произошли уже в мезозое. Система Альп образовалась в промежутках между древними, возникшими в эпоху герцинской складчатости массивами. Формирование Альп происходило в основном в третичном периоде, причем главнейшие дислокации, результатом которых явилось поднятие Альп на современную высоту, имели место в начале неогена.

Главные особенности климата Альп по сравнению с климатом на уровне моря, согласно Шретеру (Schroeter, 23), сводятся к следующим: пониженное давление воздуха; убывание средней годовой температуры в среднем на 0,55° на каждые 100 м подъема; средняя годовая температура от 1° до —14°; незначительные колебания температур в течение года; убывание температуры с высотой, летом более быстрое (1° на 140 м подъема), чем зимой (1° на 220 м подъема); более интенсивное солнечное и химическое излучение (большое количество ультрафиолетовых лучей, особенно летом); увеличение, по мере поднятия, температуры почвы по сравнению с температурой воздуха; соответственное уменьшение продолжительности вегетационного периода, причем в альпийском поясе он колеблется от $1^1/_2$ до 5 месяцев в зависимости от высоты; количество осадков увеличивается по мере подъема до высоты 2000—3000 м н. у. м., незначительная абсолютная влажность воздуха, сильные колебания относительной влажности воздуха — от почти полного насыщения воздуха до сильной его сухости, сильная испаряемость в виду разреженности воздуха; большая быстрота ветров, иссушающее и механическое их воздействие на растительность (карликовые, подушковидные и прочие растения).

Суммировать данные по истории флоры Альп, в частности Швейцарских, представляется в настоящее время задачей не трудной, благодаря наличию двух прекрасных сводок (Jerosch, 03; Brockmann-Jerosch, 23), на которых мы в дальнейшем и будем основываться.

Палеоботанические данные

Несомненно, в третичном периоде, когда Альпы достигли еще не окончательной, но все же уже такой высоты, на которой экологические условия носили горный характер, на них начала формироваться альпийская флора. К сожалению, не сохранилось никаких ископаемых остатков растений, которые могли бы дать указание на третичный состав флоры Альп.

В противоположность этому в альпийском поясе остатки растений четвертичного периода и ледникового времени сохранились в довольно большом количестве. Об относительной молодости этих ископаемых остатков свидетельствует их полуокаменелый характер. В торфяных болотах и озерах часто находят семена, шишки, хвои, ветки и целые стволы кедровой сосны (Pinus cembra) и европейской лиственницы. По своему возрасту они должны быть отнесены ко времени отступления ледников с этих территорий. Такие остатки растений разбросаны по всем Альпам. На основании их можно судить о прежнем распространении древесной растительности, свидетельствующем о произрастании деревьев во многих местах, сейчас их совершенно лишенных. В большинстве случаев эти находки древесных растений лежат еще в пределах такого пояса, где климатические условия и в настоящее время не могли бы служить препятствием для их произрастания. Это свидетельствует об искусственном снижении границы вертикального предела произрастания деревьев в Альпах, очевидно, вследствие уничтожения их человеком. Эти находки служат объяснением современных островных ареалов древесных видов в Альпах, например, Pinus cembra, некогда имевшей в Альпах почти сплошной ареал (Rickli, 09).

О происходивших климатических колебаниях свидетельствуют торфяники альпийского пояса. Тем не менее установившейся точки зрения относительно размеров этих колебаний еще не имеется. В то время как одни авторы (например, Gams u. Nordhagen, 23) считают эти колебания более значительными, другие не придают им такого значения (например, Firbas, 23).

Значительно больше данных мы получаем в результате исследования остатков растений из глинистых отложений туфов и торфяных болот в субальпийском поясе. Особый интерес представляет так называемая дриасовая флора, известная не только с Альп, но и из других частей Средней Европы, подвергавшихся оледенению. Обычно считается, что это остатки флоры, произраставшей у края ледников во время последнего, вюрмского оледенения. В Альпах в составе этой флоры установлены: Nitella sp., виды Potamogeton, Phragmites communis, Salix reticulata и другие виды Salix, Betula nana, Polygonum viviparum, Dryas octopetala, Myriophyllum sp., Loiseleuria procumbens, Arctostaphylos uva ursi. Уже вполне доказано, что эти виды, и сейчас растущие как в Альпах, так и в Средней Европе, возникли значительно раньше.

Точно так же и исследование торфяных болот в субальпийском поясе показало наличие в них остатков современных видов. Изучением пыльцевых анализов установлено наличие происходившей смены растительности. В основном эта смена выразилась в том, что березу и сосну сменили дуб, липа, клен и орешник; бук появился позже.

Очень интересные данные получены в результате изучения ископаемых остатков растений, находимых в шиферах. По мнению одних авторов, они относятся к одному из межледниковых, по мнению других — к интерстадиальному времени. Здесь установлено наличие лесной флоры, в состав которой входили: пихта, сосна, тисс, береза, дуб, орешник, клен (Acer pseudoplatanus); бук, повидимому, еще отсутствовал. У южного подножия Альп в составе, вероятно, таких же дубовых лесов, произрастали растения, сейчас уже в Альпах не встречающиеся, как самшит (Buxus sempervirens) и понтийский рододендрон (Rhododendron ponticum).

Элементы флоры

Флора Альп была подвергнута рядом авторов детальному анализу, вследствие чего установлены не только ее географические, но и генетические элементы. Согласно указанной сводке М. Иерош, можно считать, что флора Альп может быть разбита на 7 географических элементов, которые объединяются в 4 основные группы. На истории выделения этих элементов предшествующими авторами мы не останавливаемся, отсылая к указанной сводке (Jerosch, 03).

I группа. Первый элемент — широко распространенные виды (убиквисты); 31 вид [1] = 7,4%.

Сюда относится ряд видов, проникающих с равнин и горных склонов в субальпийский и альпийский пояса и часто образующих здесь особые формы. Они иногда обильно представлены во флоре этих поясов, но тем не менее характерными для альпийской флоры они не являются. [2]

II группа — виды, отсутствующие как в Арктике, так и в горах Азии; 241 вид = 57,3%.

Эта группа может быть, в свою очередь, подразделена на 3 подгруппы, каждая из которых образует соответствующий географический элемент альпийской флоры.

1. Виды, растущие в горах Европы и в С. Европе. Второй альпийско-североевропейский элемент. Относящиеся сюда виды отсутствуют иногда в Скандинавии, но распространены в горах Британских о-вов. В некоторых же случаях они идут далеко на север до Гренландии, Исландии и атлантической С. Америки включительно, но в собственно Арктике они имеют незначительное распространение. [3]

2. Виды, растущие только в горах Средней и Южной Европы. Третий альпийско-среднеевропейский элемент — 158 видов = 37,5%.

К этому элементу относятся характерные горные виды Европы. Они распространены от Сиерра-Невады и Пиреней до Альп, Карпат, Аппенин, гор Корсики и Балканских гор, доходя иногда до М. Азии и Кавказа. На Урале они отсутствуют, а до Кавказа доходит всего 20 из 158 видов. [4]

3. Виды собственно Альп. Четвертый — альпийский элемент — 64 вида = 15,4%.

Эти виды иногда спускаются в предгорья и переходят на соседние горы, как Юра, Аппенины и др., но на других горных системах Европы отсутствуют. [5]

III группа. Виды, общие с Арктикой; 128 видов = 30,7%.

Эта группа, в свою очередь, может быть подразделена на 2 подгруппы.

---

[1] Число видов и процентные отношения так же, как и примеры, даны для Швейцарских Альп.

[2] Anthoxanthum odoratum, Poa annua, Nardus stricta, Anthyllis vulneraria, Vaccinium uliginosum,, Calluna vilgaris, Solidago virga aurea и др.

[3] Nigritella nigra, Euphrasia minima, Gentiana purpurea, Campanula barbata, Hieracum aurantiacum и др.

[4] Saxifraga caesia, S. aspera, Trifolium alpinum, Viola calcarata, Rhododendron ferrugineum, Primula auricula, P. hirsuta, P. longiflora, Gentiana punctata, G. bavarica, Soldanella alpina и S. pusilla и др.

[5] Rumex nivalis, Aguilegia alpina, Rhododendron hirsutum, Primula glutinosa, Androsace alpina, Gentiana pannonica и др.

1. Виды, растущие в Арктике, а также на Алтае и других сибирских горах. Пятый — аркто-альпийско-алтайский элемент — 94 вида = = 22,5%.



Рис. 43. Ареал аркто-альпийского вида Ranunculus pygmaeus (Rikli из Hegi)

Дальнейшее изучение флоры сибирских гор, несомненно, увеличит количество общих с Альпами видов. [1]

2. Виды, растущие в Арктике, но отсутствующие на Алтае и вообще в сибирских горах. Шестой — аркто-альпийский элемент — 34 вида = 8,2%.

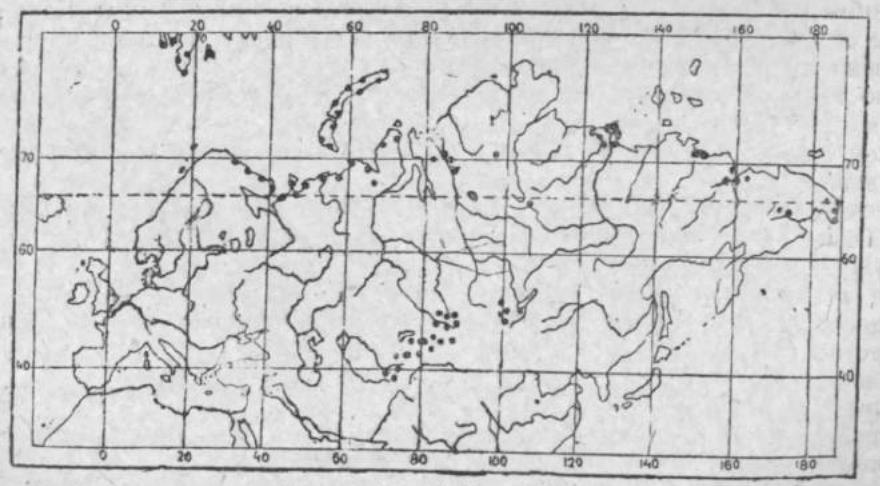


Рис. 44. Ареал аркто-альпийского (Алтай, Тянь-Шань, Памиро-Алай) вида Eutrema Edwardsii (H. Буш, 1913)

[1] Salix hastata, S. herbacea, S. reticulata, Dryas octopetala, Androsace chamaejasme, Saxifraga oppositifolia.

Многие из этих видов имеют циркумполярное распространение. Некоторые заходят на Урал, Кавказ и даже Гималаи, но в сибирских горах не найдены. [1]

IV группа. Виды, общие с Алтаем и вообще сибирскими горами, но отсутствующие в Арктике. Седьмой — альпийско-алтайский элемент [2] — 20 видов = 4,8%.

Для распространения части этих видов в Азию, промежуточной станцией являлись горы Кавказа или Урал, некоторые же из них растут в Альпах и затем в Сибири, не имея в настоящее время промежуточных местонахождений.

М. Иерош дает очень интересную таблицу географического распространения видов Швейцарских Альп, общее количество которых исчисляется ею в 420.

Горный хребет	Приблизительное количество видов
Карпаты	231
Пиренеи	275
Кавказ	121
Западная часть Арктики (от Урала на запад до атлантической С. Америки)	137
Восточная часть Арктики (от Урала на восток до тихоокеанской С. Америки)	133
Урал	103
Алтай	129
Гималаи	70
Ископаемых ледникового периода	30

Еще окончательно не установлено, каким образом происходило общение флор Альп и этих горных систем, в настоящее время отделенных во многих случаях степными или пустынными пространствами, не пригодными для обитания альпийских растений. Обычно считается, что обмен форм происходил в периоды оледенений, когда альпийские виды спускались на равнины, распространялись по ним, а затем с установлением более теплых климатических условий поднимались в горы. Точно так же в это же время арктические виды проникли в Альпы, а затем с отступлением ледника альпийские виды вошли в состав арктической флоры. Эти географические элементы еще не выявляют происхождения флоры Альп, но весьма серьезные попытки установить генетические элементы альпийской флоры были также сделаны.

Обычно принято считать, что горные флоры возникли из видов окружающих их равнин в результате видоизменения этих видов по мере увеличивающегося поднятия горных хребтов. В действительности процесс формирования горных флор протекал значительно сложнее. В частности, флора Альп, а также и других среднеевропейских возвышенностей не представляет собой просто видоизменения равнинной флоры Средней Европы. Она не является обедненной равнинной флорой, а носит свои характерные черты. Только в редких случаях можно установить ближайших родичей альпийских видов в составе среднеевропейской флоры, которые при подъеме в Альпы дали высокогорные расы.

[1] Eriophorum Scheuchzeri (Гималаи), Silene acaulis, Ranunculus glacialis (Гималаи), Cardamine alpina, Gentiana nivalis, Bartschia alpina, Gnaphalium supinum и др.

[2] Callianthemum rutaefolium, Scutellaria alpina, Saussurea discolor, Leontopodium alpinum и др.

Изучение эндемичных видов Альп показало, что виды, которые можно считать палеоэндемиками, все имеют третичное, во всяком случае доледниковое происхождение. Отдельные части Альп, например Швейцарские Альпы, не имеют таких им только присущих палеоэндемиков. Согласно Шода (Chodat, 23), все эндемики Швейцарских Альп относятся к систематическим единицам вторичного порядка — к формам, разновидностям — и являются неоэндемиками, возникшими уже в послеледниковое время. Точно так же и Браун-Бланкэ (Braun-Blanquet, 23), рассматривая вопрос о генезисе флоры Альп, указывает на обилие в ее составе таких мелких неоэндемиков полиморфных родов, как Hieracium, Alchimilla, Euphrasia, Gentiana и др. Интересно то, что эти неоэндемичные расы и разновидности приурочены к местам, во время оледенения находившимся под ледником. Очевидно, с отходом ледника виды, продвигавшиеся со склонов, в результате мутационных изменений и давали эти аутохтонные, молодые элементы альпийской флоры.

Эти данные, а также нахождение в дилювиальных отложениях современных альпийских видов в ископаемом состоянии, морфологически не отличающихся от современных, указывают на третичное происхождение основного ядра альпийской флоры.

Флора тогдашней Европы, окружавшая Альпы в третичном периоде, как мы видели, носила субтропический характер и являлась по преимуществу древесной лесной флорой. Никаких родственных взаимоотношений между ней и флорой альпийского пояса не существует. Это говорит о том, что заселение Альп в третичном периоде происходило в основном извне, с других горных систем. Выявлению центров происхождения родов, сформировавших флору Альп, посвящена чрезвычайно интересная работа Дильса (Diels, 10), на которой необходимо более подробно остановиться.

Генетические элементы флоры Альп можно подразделить на две группы. Первая из них, более древняя, по терминологии Дильса, аутохтонная, объединяет виды, возникшие от третичных исходных типов, мигрировавших в пределы Альп до ледникового периода; ко второй же группе относятся уже более поздние элементы флоры Альп, вошедшие в ее состав после ледникового периода.

Изучая исходные типы аутохтонных элементов альпийской флоры, Дильс приходит к заключению, что центр их происхождения надо искать в В. Азии. Мы уже видели (гл. II и V), что это может считаться окончательно доказанным для древесных листопадных видов. То же самое происхождение должны были иметь и сопутствовавшие им в их распространении на запад кустарники и травы. Ряд родов таких кустарников восточноазиатского происхождения, как Syringa, Forsytia, Laurocerasus, Philadelphus, указал Энглер (Engler, 06). Это нашло подтверждение в ряде позднейших монографий родов. В качестве примера, имеющего отношение к флоре Альп, можно указать на секцию Osmothamnus рода Rhododendron. Согласно Энглеру (Engler, 79), центр ее происхождения находится в В. Азии в сино-тибетских возвышенностях. Здесь имеются исходные типы, давшие начало восточносибирскому Rh. parvifolium и арктическому Rh. lapponicum.

Здесь находятся и корни происхождения альпийских видов Rh. ferruginum и Rh. hirsutum, а также Rh. myrtifolium с восточных Карпат.

Энглер полагал, что исходные типы альпийских рододендронов проникли в Европу самое позднее в конце третичного периода.

С этой же точки зрения Дильс анализировал и ряд родов, представленных во флоре Альп травянистыми видами. В отношении их миграции из Азии на запад могут быть намечены два пути или, как их

обозначает Дильс, две ветви — северная и южная. К первой относятся многочисленные роды, общие альпийской системе и горам Азии, а также С. Америки. Ко второй ветви относятся роды, имеющие родственные связи как в Азии, так и в Африке, а также и в составе средиземноморской флоры.

В северную группу входят роды двух категорий: 1) не образовавшие в Альпах самостоятельных, ей лишь присущих видов и форм, и 2) образовавшие ряд альпийских ореофитов. Эта вторая категория родов играет наиболее важную роль в составе альпийской флоры. В качестве примера первой категории родов можно привести Aconitum, имеющий, несомненно, восточноазиатское происхождение. Морфологически наиболее примитивные, несомненно, наиболее древние виды этого рода представлены в В. Азии (A. gymnandrum, A. moschatum) и атлантической части С. Америки (A. uncinatum). В горах Азии имеются многочисленные ореофиты рода Aconitum, поднимающиеся на высоту почти до 5000 м (например, A. gymnandrum). В Альпах же выработались лишь горные формы широко распространенных видов.

Ко второй категории относятся роды, давшие наиболее характерные виды альпийской флоры, как Saxifraga, Primula, Gentiana, Pedicularis, Androsace. Все эти роды сохранили еще свои древние исходные типы, отчасти представленные в Европе и С. Америке, но преимущественно сосредоточенные в В. Азии, где они не подверглись уничтожению в ледниковом периоде. Наиболее простым примером является род Aquilegia. Более примитивные виды его — без шпоры (A. ecalcarata), с короткой шпорой (A. glandulosa) или с длинной прямой шпорой. В Альпах же выработались уже особые типы с загнутой шпорой, как у A. vulgaris, считавшейся родоначальным типом альпийских аквилегий. Но уже и в В. Азии лесные типы дали начало высокогорным. Так A. nivalis поднимается в Гималаях до 3000—4000 м; A. ecalcarata была найдена Пржевальским в северо-восточном Тибете на высоте более 3000 м; A. coerulea в тихоокеанской части С. Америки в калифорнийской Сиерра-Неваде доходит до высоты 4000 м.

У других родов эволюция исходных лесных типов в высокогорные протекала сложнее. Род Saxifraga, монографически детально изученный Энглером (Engler, 72; 16), создал в Европе самостоятельный центр высокогорных форм. Но все исходные типы Saxifraginae, в третичном периоде еще не связанные в своем обитании с горами, сохранились в настоящее время в Китае, Японии и С. Америке. Центры происхождения подсекций Punctatae и Davuricae находятся и в В. Азии и в тихоокеанской С. Америке к северу от 30° с. ш. Ареал секции Ligularia ограничен В. Азией, а подсекции Merkianae — С.-В. Азией. Монотипная секция Tetrameridium ограничена в своем распространении Китаем. Ареал ряда подсекций, относящихся к секции Hirculus, охватывает сино-гималайские горные хребты от Кансу до Кашмира.

Некоторые из видов Европы еще сохранили древние черты этих исходных типов. Почти повсеместно в пределах обитания третичных исходных типов, по мере поднятия горных систем, вырабатывались ореофильные формы.

Те же самые взаимоотношения мы находим в роде Gentiana, одном из наиболее характерных родов флоры Альп. В отличие от предыдущих этот род представлен во флоре не только умеренной зоны северного полушария, но также и в тропической Азии (Малезия) и Австралазии, а также в Ю. Америке. Это обстоятельство говорит о еще более древнем, чем в предыдущих случаях, происхождении рода, в особенности, если не выделять из его состава, как это теперь делается, род Gentianella.

Но если взять и один подрод Eugentiana, то и он обнаруживает

тот же процесс эволюции из восточноазиатских исходных еще не высокогорных типов. Секции Atophora и Coelanthe объединяют наиболее древние, примитивные, широколистные, генцианы. Первая представлена сейчас только в В. Азии (Юньнань), виды же второй — преимущественно в Европе, но два ее вида растут в Азии: один в М. Азии, другой на Камчатке. Эти две секции не выработали специфических ореофитов. В противоположность этому секция Pneumonanthe дала ясно выраженные циклы высокогорных форм.

Согласно монографии подрода Eugentiana Н. И. Кузнецова (Kusnezow, 04), секция Pneumonanthe имеет сейчас 4 разъединенные части своего ареала: в В. Азии, западной и восточной частях С. Америки и в западной Евразии. Широколистные виды, входящие в состав этой секции и являющиеся наиболее древними, приурочены к областям с древними флорами, с теплым и влажным климатом. Они дали в дальнейшем узколистные, а затем уже высокогорные формы.

В третичном периоде эта секция была распространена значительно шире и имела цельный ареал. Современные узколистные и ореофильные формы, относящиеся к секции Pneumonanthe, выработались значительно позже, вероятно, уже перед ледниковым периодом. То же самое обнаруживается и при изучении, например, секции Chondrophylla, получившей свою окончательную морфологическую дифференциацию в плиоцене и начале четвертичного периода. Древние же, малоизменчивые виды этой секции сохранились в В. Азии (Юньнань) и восточных Гималаях (Сикким).

Ту же картину рисует нам и изучение рода Primula (Pax u. Knuth, 05). Родоначальный тип, общий для рода Primula и Androsace, связан с субтропической флорой В. Азии (Stimpsonia — Китай). Наиболее примитивные типы указанных родов представлены в роде Primula секцией Sinenses, а у Androsace — секцией Pseudoprimula. Эти секции тесно друг с другом связаны, свидетельствуя о наличии общего корня происхождения Primula и Androsace. Особенно ярко эти исходные секции представлены в В. Азии. От них и выводят остальные, более специализированные секции, давшие уже значительное количество ореофитов.

Места и самый процесс возникновения этих ореофитов были различны, но все же мы можем их приблизительно наметить. Так, к секции Monocarpicae относится вид, найденный в Китае Г. Грумм-Гржимайло на горных склонах Кансу и описанный Баталиным как P. gemmifera. Этот вид вследствие уже неблагоприятных для него условий обитания выработал способность вегетативного размножения путем сбрасывания почек, выпадающих из пазух листьев и укореняющихся. То же самое наблюдается и у некоторых видов Saxifraga. Другие же виды этой секции Monocarpicae растут в южном Китае в качестве сорняков до высоты, превышающей 2000 м.

Такой постепенный процесс приспособления рода Primula к горным условиям привел к возникновению в горах В. Азии ряда эндемичных секций: Petiolares, Bullatae, Soldanelloideae, Capitatae, Tenellae, Omphalogramma. Другие же, как Sinenses, Carolinella, Calliantheae, имеют в В. Азии главный центр своего разнообразия и, по всей вероятности, происхождения. Очевидно, из этого же горного восточноазиатского центра надо выводить известную Primula imperialis, растущую в горах Явы и связанную рядом переходных видов в Индо-Китае.

Таким образом, в то время как ореофиты рода Primula в В. Азии еще тесно связаны со своими исходными формами, ореофиты Альп, например, секции Auricula несомненно альпийского происхождения, не имеет никаких корней во флоре Альп и вообще Европы. Очевидно, исходные типы, мигрировавшие из В. Азии, давшие ореофитов Альп, сами

вымерли. То же самое можно сказать и относительно монотипной секции Sredinskya (Primula grandis) с Кавказа. Такого происхождения и ореофиты родов Androsace, Pedicularis и др.

Как совершенно правильно указал Шарфеттер (Scharfetter, 29), во время проникновения в Европу восточноазиатских предков современных видов флоры Альп последние не достигали в своем распространении той высоты, которой они достигают сейчас. Следовательно, это были виды горно-лесного, а не высокогорного климата. В большинстве случаев мигрировали с востока в Европу не ореофиты, а именно горно-лесные виды, которые уже впоследствии в результате поднятия Альп дали характерные для них ореофиты. Это предположение тем вероятнее, что гораздо легче себе представить миграцию в третичном периоде лесных элементов, чем миграцию высокогорных ореофитов. Распространение последних было бы возможно лишь во время оледенений гор и снижения области обитания этой ореофитной флоры.

Отсюда понятно, что эти лесные исходные типы не могли существовать в альпийских условиях климата, вследствие чего они и дали начало новым альпийским ореофитам. Сами же, оставшись в нижних поясах горных склонов, с наступлением условий ледникового периода вымерли. Отсюда понятно, почему современная ореофитная флора Альп, а также и Карпат (Pax, 08) не имеет корней в составе среднеевропейской флоры. Возникновение альпийских ореофитов и вымирание их исходных типов находятся в причинной зависимости.

Помимо этой северной ветви проникновения восточноазиатских элементов в горные системы Европы, существовала, как указано, еще и южная: через Гималаи и горы Средней Азии в пределы Средиземноморской области. Здесь из этих мигрантов выработались ореофиты, проникшие в Альпы. К их числу могут быть отнесены некоторые секции рода Saxifraga, Nephrophyllum, Robertsonia, Dactylodes, представленные и в горах Средиземноморской области. Род Valeriana в В. Азии не дал ореофитов в противоположность близким родам Nardostachys и Patrinia, имеющих там свои ореофитные дериваты. В Альпах же, например, ряд Dioicae представлен ореофитными видами, имеющими родственные связи с видами средиземноморских гор и Кавказа (Höck, 82).

Флора Альп, помимо этих восточноазиатских генетических элементов, включает группы видов, лишенных корней во флоре В. Азии, возникших, очевидно, в пределах самой Средиземноморской области и имеющих связи с флорой Африки. Из числа таких родов, еще во многих случаях тесно связанных или непосредственно представленных во флоре Макаронезии (как мы видели, сохранившей ряд прототипов средиземноморской флоры), можно назвать: Campanula (кустарниковидная C. Vidalii на Азорских о-вах), Phyteuma, Crocus, Colchicum, Helianthemum, Anthyllis, Sempervivum (многочисленные виды в Макаронезии), Globularia и др.

Ряд исследователей флоры Альп указал на то, что именно эти виды средиземноморского происхождения при подъеме в Альпы, в противоположность выходцам из В. Азии, наименее ограничены в своем распространении климатическими условиями. Первые являются эвритермными, вторые — стенотермными видами. Это объясняется тем, что эти виды являются ксерофитами, а это делает их более выносливыми к низким температурам. Кроме того, в условиях их обитания в Альпах имеется ряд экологически сходных черт с условиями обитания средиземноморских ксерофитов: сухой субстрат (они растут в Альпах преимущественно на скалах), короткий вегетационный период, необходимость защиты от сильного испарения, интенсивность освещения и др. Наличие приспособлений у средиземноморских ксерофитов к анало-

гичным экологическим условиям и дало им возможность проникнуть в Альпы (Scharfetter, 29).

В четвертичном периоде флора Альп обогатилась и раньше в ней отсутствовавшими элементами. Сюда относятся арктические виды, возникшие, как мы видели, в горах Арктики или мигрировавшие в ее пределы с гор Азии еще в третичном периоде, но получившие возможность распространиться на юг лишь во время ледникового периода; далее, сибирские виды, как Anemone narcissiflora, Aster alpinus, Leontopodium alpinum, мигрировавшие во время ледникового периода с гор Сибири (Engler, 79). Наконец, южные виды (аквилонарные — как их называет Дильс в отличие третичных средиземноморских), мигрировавшие в четвертичном периоде с гор Средиземноморской области в Альпы. Такому распространению средиземноморских ксерофитов в Альпы способствовали сухие, ксеротермические условия климата межледниковых эпох, точно так же как в ледниковые эпохи альпийские ореофиты получали возможность проникновения в горы Средиземноморской области.

Влияние ледникового периода на флору Альп

Изучая причины неравномерного распределения видов растений в пределах Альп, Альфонс де-Кандоль (De Candolle, 75) пришел к заключению о существовании известной закономерности этого явления. Она заключается в том, что долины и те части Альп, которые наименее подвергались воздействию снегового покрова и ледников, имеют наиболее богатую флору; те же их части, где продолжительность этого воздействия была наибольшей, отличается наиболее бедной флорой. Идея А. де-Кандоля послужила толчком к дальнейшим работам в этом направлении. Они прежде всего имели целью конкретно выявить те районы Альп, где могли во время их оледенения сохраниться элементы доледниковой флоры. Иначе говоря, задачей этих исследований было установить «убежища» (Refugien, massifs de refuge) такого сохранения.

Основываясь главным образом не на ботанико-географических данных, а на результатах глациалогических исследований Альп, первоначально считали, что такими убежищами явились южные альпийские цепи, как, например, Пьемонт, Кадорские и Венецианские Альпы (Chodat et Pampanini, 02).

Эти идеи получили дальнейшее развитие в работах Брикэ (Briquet, 06; 08). Он пришел к заключению, что в центральных частях Альп их доледниковая флора должна была быть целиком уничтожена ледниковым покровом. Убежищем же, где они сохранились, могла быть лишь зона, лежащая по краю дуги Альп, поскольку она не подвергалась оледенению, или же места, лежащие уже собственно вне Альп, у их подножья.

Ввиду того, что вторичное заселение Альп растениями из их южной краевой зоны при современных условиях климата и снегового покрова не представляется возможным, Брикэ (Briquet, 900) выдвинул теорию послеледникового, более теплого ксеротермического периода, во время которого флора этих южных убежищ могла проникнуть через альпийские перевалы в центральную область Альп. Эта теория вызвала большой интерес у исследователей флоры Альп, разделившихся на ее противников и последователей. Мы не имеем возможности останавливаться на этой полемике и вынуждены лишь указать, что и сейчас этот вопрос нельзя считать окончательно решенным.

При установлении убежищ сохранения растений в Альпах во всех работах вышеуказанного направления исходили главным образом не из ботанико-географических, а из геологических данных отсутствия или

наличия следов ледников и снегового покрова. Между тем при дальнейших ботанико-географических исследованиях наметилась необходимость дать объяснение современного распределения флоры Альп на основе ботанико-географических данных. Изучение распространения и экологических условий обитания так называемых «редких видов», часто с удивительными разрывами их ареалов, показало, что в Альпах имеются местообитания, где сосредоточено наибольшее количество этих видов. Во многих случаях такое обильное произрастание этих видов, по сравнению с соседними местообитаниями, объясняется почвенными или климатическими условиями. Тем не менее не всегда это можно объяснить влиянием современных физико-географических условий, особенно в отношении таких мест в Альпах, которые отличаются исключительной бедностью видов, не находящей себе объяснения в экологических условиях их жизни.

В этих случаях возникала необходимость искать объяснение этих явлений в истории флоры Альп. И это приводило к необходимому выводу, что в центральных частях Альп имеются места, где растения продолжали существовать во время ледникового периода. Они представляют собой остаток флоры Альп последней межледниковой эпохи. Таким образом, в противоположность первоначальной, вышеприведенной точке зрения о существовании убежищ лишь по краям Альп, сейчас необходимо принять существование и центральных убежищ в оледеневших областях Альп. Эти убежища располагались на местах, оставшихся благодаря своим орографическим условиям свободными от снегового покрова. Так, например, одуванчики (Tataxacum Reichenbachii и T. Handelii) в центральных частях Тирольских Альп, по данным Handel-Mazzetti (35), несомненно, пережили последнюю ледниковую эпоху. Современные исследования Альп привели к выводам, аналогичным предположениям, высказанным Кристом, автором известной «Жизни растений Швейцарии», изданной 60 лет назад (Christ, 79).

К настоящему времени уже установлен ряд таких центральных убежищ. Они еще далеко не являются всеми признанными, и критика возможности их существования, главным образом на основании геологических и глациалогических соображений, продолжается. Сейчас, как это подчеркивает Брокман-Иерош (l. c.), направление дальнейших исследований определяется тем положением, что история флоры Альп является проблемой не геологической, а ботанико-географической.

Обмен видами между Альпами, Арктикой и другими горными системами

Наличие общих видов во флорах Альп и Арктики, а также и в других европейских и сибирских горных системах обычно объясняется миграцией этих видов, но только в немногих случаях установлено, являются ли эти виды альпийского происхождения, мигрировавшими на север в Арктику или на восток в Сибирь, или же наоборот.

Обычно принимается, что эти миграции происходили во время ледникового периода, когда территории, связывающие местообитания этих флор на равнинах Европы, имели далеко на юге климатические условия, благоприятствовавшие произрастанию на них альпийских и арктических видов. Между краями наступавшего с севера и спускавшихся с Альп ледников, на широкой территории, охватывавшей примерно южную часть Средней Европы, согласно этой точке зрения, расстилалась тундра. Флора ее носила смешанный характер, состоя из альпийских и арктических видов.

По мере того как ледники отступали, за ними следовали эти арктo-альпийские виды, а их место занимала лесная флора, пережившая

оледенение в Ю. Европе в третичных убежищах и постепенно восстанавливавшая свои былые территории обитания. В области же прежнего нахождения смешанной флоры, в послеледниковое время вновь покрывшейся лесами, сохранились на лугах, болотах и скалах живые свидетели — так называемые ледниковые реликты и ископаемые — виды «дриасовой флоры».

Дальнейшие исследования вызвали ряд возражений против этой теории, сперва подкупавшей своей простотой и ясностью. Эти возражения в отношении ископаемой дриасовой флоры, находимой в флювиоглациальных отложениях, сводятся к следующему. Если бы эта дриасовая флора представляла собой действительно остаток смешанной флоры, то ее находили бы на всем протяжении ее предполагаемого

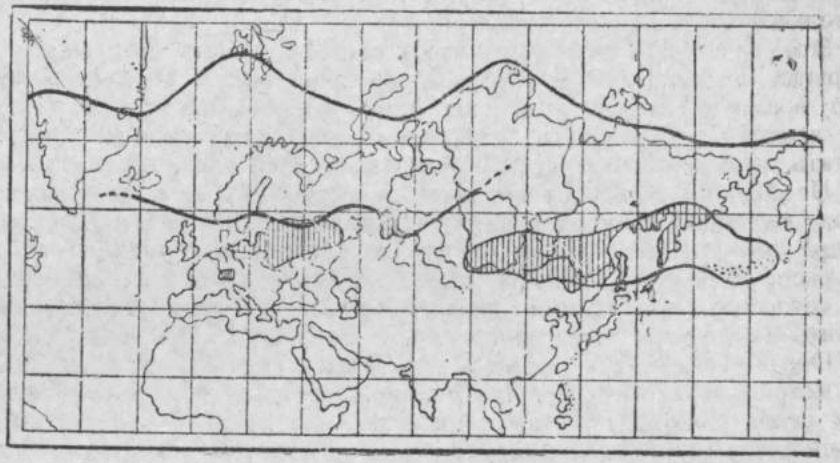


Рис. 45. Ареал распространения Betula humilis — штриховка; линии северная и южная границы распространения Betula nana (Hegi)

обитания между границами северного и альпийского оледенений. Между тем это нигде не имеет места. Местонахождения дриасовых глин заставляют предположить, что они откладывались узкой полосой близ самого края ледника и содержат остатки флоры края ледника, а не смешанной флоры.

Об этом же говорит и анализ найденных в составе дриасовой флоры видов.[1] Число последних очень ограничено и не дает оснований предполагать, что мы имеем здесь остатки характерной и широко распространенной флоры. Наоборот, этот видовой состав свидетельствует о его ограниченном, локальном обитании. Обычное представление о дриасовой флоре как арктo-альпийской, произраставшей при экологических условиях, характеризующих современную арктическую зону и альпийский пояс гор, также оспаривается. Из видов дриасовой флоры только 4 могут считаться вполне арктическими или альпийскими: Salix herbacea, S. polaris, Oxyria digyna и Saxifraga oppositifolia. Но и они недалеко отходят от границы древесной растительности. Остальные же виды должны быть скорее отнесены к субальпийским или субарктическим видам, из которых только единицы поднимаются выше границы обитания древесной растительности.

Помимо того, в составе дриасовой флоры найден ряд сопровождающих видов, многие из которых связаны в своем обитании с водны-

[1] Salix reticulata, S. herbacea, S. retusa, S. myrtilloides, S. hastata, S. myrsinites, S. arbuscula, S. polaris, Dryas octopetala, Betula nana, Oxyria digyna, Polygonum viviparum, Saxifraga oppositifolia, S. hirculus, Empetrum nigrum, Loiseleuria procumbens, Arctostaphylos uva ursi, A. alpina, Calluna vulgaris, Andromeda polifolia.

ми условиями. Они и сейчас могут произрастать в местах нахождения ископаемых остатков и не могут быть отнесены не только к альпийским или арктическим, но даже к субальпийским и субарктическим. Экологически пестрый характер этих видов дриасовой флоры говорит о случайности их нахождения вместе. Это, повидимому, растения, принесенные водными потоками с разных мест. Они дают представление, хотя и фрагментарное, о ледниковой флоре, но не могут ничего дать для суждения о тех фитоценозах, в состав которых они входили.

Дриасовые глины очень бедны пыльцей древесных растений даже в тех случаях, когда в них были найдены ветки древесных видов. Следовательно, это говорит о том, что эти глины не создают благоприятных условий для сохранения пыльцы, как это имеется в торфе. Они не могут быть свидетельством отсутствия лесной и вообще древесной растительности в местах обитания дриасовой флоры.

Это, а также и изучение современного характера обитания дриады и других связанных с ней видов показали, что они далеко не исключают возможности произрастания в относительно небольшом расстоянии лесной растительности. Это дало основание Брикэ (Briquet, 06) считать, что леса следовали вблизи за отступающим ледником.

Необходимо еще указать, что альпийские виды растут и в таких горах, как Сиерра-Невада в южной Испании и Пиренеи, до которых тундра никогда не доходила. Все эти обстоятельства говорят о том, что распространение растений флоры Альп за их пределы незачем всегда связывать с существованием тундровых условий, а достаточно допустить наличие необлесенных или мало облесенных местообитаний.

Обращаясь теперь к ледниковым реликтам, мы при критическом их рассмотрении найдем основание для того же самого вывода. Изучение этих реликтов и их географического распространения выявило два обстоятельства: во-первых, произрастание их во многих случаях в местонахождениях, которые безусловно были покрыты ледником; вследствие этого такие местообитания должны рассматриваться как послеледниковые; во-вторых, установлено, что местообитания этих реликтов приурочены к местам, не пригодным для жизни видов современной лесной флоры этих районов по своим почвенным или иным экологическим условиям. Поэтому альпийские растения могут здесь произрастать, так как они не подвергаются конкуренции и вытеснению. К числу таких местообитаний относятся скалы, торфяные болота, каменистые россыпи и др. Отсюда вывод, что все эти обитания не представляют собой остатков растительности тундры, а носят послеледниковый характер. Альпийские растения на них поселились в результате заноса семян ветром с альпийского пояса. Не отрицая возможности такого переноса семян с горных вершин на их склоны или сноса их реками (Walas, 38), нисколько не нарушающих представлений о постепенном распространении растений, мы все же считаем, что если нет доказательств нахождения тундры у подножия Альп, то это еще не значит, что в ледниковый период не существовало условий для обитания альпийских растений у подножия Альп. Те же местообитания, исключающие конкуренцию других видов, несомненно, существовали и в ледниковом периоде. Спустившиеся с Альп высокогорные виды могли расти на таких местах даже и в том случае, если лесная растительность продолжала занимать нижний пояс Альп, так же как они растут и сейчас. Иначе говоря, растения, относимые к ледниковым реликтам, и во время ледникового периода образовывали не сплошную растительность, а росли колониями, как в настоящее время. Во всяком случае полученные данные свидетельствуют о том, что собственно ледникового, арктического климата у подножия Альп не существовало. Эти альпийские реликты не могут быть использованы как доказательство наличия такого климата.

Другой выход из этих затруднений предложен Кульчинским в работе, посвященной бореальным и аркто-альпийским элементам средне-европейской флоры. В ней он исходит из изучения: 1) нахождения вида в ископаемом состоянии в третичных отложениях, 2) современного его распространения в убежищах и в послеледниковых местонахождениях, т. е. покрывавшихся ледником, и 3) наличия и распределения географических рас и разновидностей. Наличие последних в составе вида он считает признаком третичного возраста вида. В результате изучения высокогорной флоры Европы этим методом Кульчинский приходит к выводу, что бо́льшая часть видов этой флоры является по времени проникновения в Европу историческим третичным элементом. Значительно меньшее количество видов относится к историческому дилювиальному элементу. Основываясь на этом, он приходит к выводу, что различие в характере географического распространения этих видов и степени их дифференциации указывает на то, что климатические изменения ледникового периода недостаточны для того, чтобы объяснить особенности географического распространения альпийской флоры Евразии. В предледниковое время имелись более благоприятные условия для миграций альпийских элементов. В основном географическое распространение растений в горах Евразии закончилось еще в третичном периоде. Ледниковый период же внес лишь мало изменений в распределение видов этой горной флоры. Таким образом, бо́льшая часть дизъюнкций альпийской флоры носит альпийско-алтайский характер.

В ледниковом периоде флора Альп мигрировала на северо-запад, т. е. через арктическую Европу и С. Америку, равно как и алтайская флора проникала в Арктику. Обмена же видов между Алтаем и Альпами в ледниковом периоде уже почти не происходило. Обмен видами между горными системами Евразии еще в предледниковое время допускал и Энглер (Engler, 16). Он полагал только, что перенос семян с одного горного массива на другой может быть объяснен в это время лишь содействием птиц, так как сплошного обитания этих видов на территориях, лежащих между этими массивами, существовать не могло.

Точка зрения Кульчицкого в корне расходится с общепринятыми взглядами, но уже сама возможность такой постановки вопроса свидетельствует о том, что история аркто-альпийских элементов еще далеко не может считаться выясненной.

Итоги изучения

Несмотря на большие разногласия в толковании различных моментов истории флоры Альп, основные черты ее все же вполне ясно обрисовываются.

В течение почти всего третичного периода равнины, окружающие Альпы, и нижние пояса Альп были покрыты субтропической растительностью. К ней примешивались в значительном количестве листопадные и сопровождающие их травянистые виды восточноазиатского происхождения, начавшие уже с олигоцена по поднимавшимся горным системам проникать в Европу. К миоцену Альпы достигли уже такой высоты, которая давала возможность возникновения ореофитов из состава травянистых горно-лесных видов, произраставших на их склонах. Этому способствовало общее охлаждение климата, сказавшееся раньше в верхних поясах гор, чем у их подножья, и в особенности продолжавшееся поднятие Альп, почти достигших к концу третичного периода своей современной высоты.

В четвертичном периоде начавшееся оледенение явилось причиной гибели субтропической растительности северного подножья Альп. В значительной части погибли и восточноазиатские листопадные и травянистые виды, в том числе и исходные типы альпийских ореофитов, уцелев лишь частично в защищенных от надвинувшегося холода убежищах. В это же время в Средиземноморской области, к югу от Альп, шло обеднение флоры субтропическими элементами и расселение замещавшей их листопадной флоры.

Оледенение Альп, сопровождавшееся снижением границы вечного снега, вызвало гибель значительного числа видов их флоры. В верхнем поясе самих Альп уцелело лишь небольшое количество реликтов на местах, остававшихся непокрытыми ледниками и снеговым покровом. Сохранились также и виды, спустившиеся с вершин на склоны и к подножию Альп.

В это время происходил обмен видами между отдельными частями Альп, а также с Карпатами, Судетами и лежащими к югу горными хребтами, как Пиренеи, Балканские горы. Об этом свидетельствует, например, наличие в Карпатах (по данным Иерош, l. c.) 231, а в Пиренеях 275 видов, общих с Альпами, т. е. больше половины всего видового состава флоры Альп.

В это же время начался обмен ореофитами с горными хребтами Сибири, С. Европы и арктической зоны.

Как мы видели в предыдущей главе, арктическая флора образовалась уже в конце третичного периода из третичных высокогорных элементов самой Арктики и сначала восточносибирских, а затем и западносибирских ореофитов. Последние проникли в ее пределы по горным хребтам еще до начала оледенения, а затем продолжали обогащать флору Арктики и в ледниковом периоде. Обычно считается, что арктическая флора достигла Альп, двигаясь со Скандинавского п-ова. Стеффен (Steffen, 38) справедливо указал, что единственно возможным для этого был узкий путь через Финляндию, недостаточный для быстрого продвижения этой флоры на юг. Он считает, что основное перемещение арктической флоры шло с северо-востока, начиная с области полярного Урала, через Судеты и Карпаты, но, вероятно, и минуя последние.

На безлесных,[1] а вернее, лишь частично облесенных территориях расположенных у северного подножья Альп, образовалась смешанная аркто-альпийская флора. В первый межледниковый период она поднялась в горы, уступив место лесной флоре, возвращавшейся из убежищ на покинутые обитания, и продвигалась на север вслед за отступавшим ледником. С наступлением нового оледенения весь процесс начинался снова.

Вместе с тем повторение этих миграционных процессов не обозначает полной их тождественности: появлялись новые виды, при предыдущей миграции отсутствовавшие, альпийские ореофиты продолжали свою дальнейшую эволюцию, а часть из них вымерла. Об этом говорит то обстоятельство, что в Пиренеях имеются виды, очевидно, представляющие собой наиболее древних мигрантов с севера,[2] которые в Альпах отсутствуют. Между тем они могли попасть в Пиренеи и вообще на «иберийские» хребты исключительно через Альпы.

В межледниковые, сухие и теплые эпохи в Альпы проникали средиземноморские ксерофиты, входя в состав их флоры.

В послеледниковое время растительность, вновь окружившая

[1] С нашей точки зрения, нет данных утверждать, что тундра доходит до подножья Альп. Понятие «безлесный» вовсе не является, даже в условиях более холодного климата, синонимом тундры. Альпийские высокогорные ореофиты растут в настоящее время на каменистых степях в западной Сибири, как, например, Aconitum anthora, Aster alpinus, Leontopodium alpinum, Androsace villosa, Polygonum alpinum, Vertarum album и др.

[2] Carex pyrenaica, Phyllodoce caerulea, Trisetum agrostideum (T. baregense), Veronica Wormskiöldi. Последняя отсутствует в Альпах, но сохранилась в Карпатах.

Альпы, начала постепенно проникать в их высокогорный пояс. В связи с этим шел процесс дивергенции этих видов и выработка неоэндемичных ореофитов. Молодость этих четвертичных элементов флоры Альп выявляется в незначительных морфологических изменениях, дающих возможность во многих случаях лишь выделить систематические единицы внутривидового порядка. Как сейчас выявлено, этот эволюционный процесс во многих случаях настолько незначительно отразился на морфологии растений, что может быть обнаружен лишь цитологическй путем установления наличия полиплоидных форм.

ЛИТЕРАТУРА

Beck v. Mannagetta G. Ueber die postglaziale Wärmeperiode in den Ostalpen. Lotos, Bd. 63, № 4, 1915.

Braun-Blanquet J. Ueber die Genesis der Alpenflora. Verh. d. Naturf. Ges. in Basel (Christ-Festschrift), Bd. 35, Teil I, 1923.

Briquet J. Recherches sur la flore du district Savoisien et du district Jurassique franco-suisse. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 13, 1890.

Briquet J. Les colonies végétales xérothermiques des Alpes lémaniennes. Une contribution à l'histoire de la période xérothermique. Bull. de la Soc. Murithenne. Lyon, v. 28, 1900.

Briquet J. Le développement des Flores dans les Alpes occidentales avec aperçu sur les Alpes en général. Résultats scient. du Congrès intern. de botanique de Vienne. Jena. 1906.

Briquet J. Les réimmigrations postglaciaires des flores en Suisse. Actes de la Soc. Helvet. d. sci. nat., 90 Sess. Fribourg, I, 1908.

Brockmann-Jerosch H. Ueber die an seltenen alpinen Pflanzenarten reichen Gebiete der Schweizer Alpen. Verh. Schweiz. Naturf. Ges., 1906.

Brockmann-Jerosch H. u. M. Die Geschichte der Schweizerischen Alpenflora in Schroeter Pflanzenleben der Alpen. 2 Aufl., Zürich, 1923.

Chodat R. et Pampanini R. Sur la distribution des plantes dans les Alpes austro-orientales et plus particulièrement d'un choix des plantes des Alpes cadoriques et venetiennes. La Globe. Génève, t. 41, 1902.

Chodat R. L'endemisme alpin et les réimmigrations postglaciaires. Verh. d. Naturf. Ges. in Basel (Christ-Festschrift), Bd. 35, T. I, 1923.

Christ H. Ueber die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Neue Denkschrift d. allg. Schweiz. Ges. für die gesamte Naturwiss. Bd. 22, 1867.

Christ H. Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich, 1879.

Christ H. La flore de la Suisse et ses origines. Bâle, 1883.

De Candolle A. Sur les causes de l'inégale distribution des plantes rares dans la chaîne des Alpes. Actes du Congrès botanique international de Florence, 1874. Florence, 1875.

Diels L. Genetische Elemente in der Flora der Alpen. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 44, Beibl. № 102, 1910.

Drude O. Entwicklung der Flora des mittel-deutschen Gebirges und Hügellandes. Wiss. Erg. d. Intern. Bot. Kongr. Wien, Jena, 1906.

Engler A. Monographie der Gattung Saxifraga. Breslau, 1872.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig, 1879, I. Cap., 11, 12, 13, 14.

Engler A. Die Pflanzenformation und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette. Notizbl. K. Bot. Gart. Berlin, Appen. VII, 1901.

Engler A. Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit. Wiss. Erg. d. Intern. Bot. Kongr. Wien, Jena, 1906.

Engler A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hochgebigrsfloren erläutert an der Verbreitung der Saxifragen. Abh. K. Preuss. Akad. Wiss. Phys.-Math. Klasse. № I, 1916.

Firbas F. Pollenanalytische Untersuchungen einiger Moore in den Ostalpen. Lotos. Prag, Bd. 71, 1923.

Gams H. Schisma Sendtneri, Breutelia arcuata und das Racomitrietum lanuginosi als ozeanische Elemente in den Nordalpen. Rev. Bryolog. III, fasc. 1—2, 1930.

Gams H. Die klimatische Begrenzung der Pflanzenarealen und die Verteilung der hygrischen Kontinentalität in den Alpen. Ztschr. f. Erdkunde, № 9/10, 1931; 1/2, 5/6, 1932.

Gams H. Das ozeanische Element in der Flora der Alpen. Jahrb. d. Ver. z. Schutze d. Alpenpfl. III, 1932.

Gams H. Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. Jahrb. d. Ver. z. Schutze d. Alpenpfl., V, 1933.

Gams H. Das Alter des alpinen Endemismus. Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 42, H. 2, 1933.

Gams H. Die nacheiszeitliche Geschichte der Alpenflora. Jahrb. Vr. z. Schutze d. Alpenptl. u. Tiere, X, 1938.

Gams H. u. Nordhagen R. Postglaziale Klimaänderungen und Erdkrustenbewegungen in Mitteleuropa. Landeskundl. Forschungen. Hrsg. v. Geogr. Ges., München, H. 25, 1923.

Handel-Mazzetti H. Die Taraxacum-Arten nordischer Herkunft als Nunatalerpflanzen in den Alpen. Verh. Zool. Bot. Ges., Wien, Bd. 85, 1935.

Hock F. Beitrage zur Morphologie, Gruppierung und geographischen Verbreitung der Valerianaceen. Engl. Bot. Jahrb., III, 1882.

Jerosch M. Ch. Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora. Leipzig. 1903.

Keller P. Die Einwanderungswege der Waldbaume in den Westalpen. Proc. Int. Bot. Congr. in Amsterdam. Leiden. II, 1935.

Kulczynski S. Das boreale und arktisch-alpine Element in der mittel-europäischen Flora. Bull. intern. de l'Acad. polon sci. et lettres. ser. B. 1923.

Kuznezow N. I. Subgenus Eugentiana Kusnez. generis Gentiana Tourn. Petropoli, 1904.

Melchior H. Zur Verbreitung der Valeriana celtica L. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Alpenflora. Fedde's Repert., Beitr. 56, 1929.

Noack M. Ueber die seltenen nordischen Pflanzen in den Alpen. Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich. Berlin, 1922.

Pampanini R. Essai sur la geographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sud-orientales. Friburg, 1902.

Pawlowski B. Elementy geograficzne i pochodzenie flory tatrzanskiego Pietra Turniowego. Krakow, 1929.

Pawlowski B. Studien über mitteleuropäische Delphinien aus der sogenannten Sektion Elatopsis. Bull. Acad. polon. sci. et lettres. Ser. B. Cracovie, 1934.

Pawlowski B. Tanacetum Zawadzkii (Herb.) Pawl. dans les Piénines. Ochrony przyrody, № 14, 1934.

Pawlowski B. Einführung in die Pflanzenwelt der Czarnohora in den Ostkarpathen. Krakow, 1937.

Pax F. u. Knuth. Primulaceae *in*: Engler's Pflanzenreich, IV, 1905.

Pax F. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpaten *in*: Engler A. u. Drude O. Die Vegetation der Erde, Leipzig, 1898, Bd. I; 1908, Bd. II.

Rickli M. Die Arve in der Schweiz. Neue Denkschrift der Schweiz. Naturforsch. Ges., Bd. 44, 1909.

Rickli M. Alpin-arktische Arten und einige Beziehungen der Flora unserer Alpen mit derjenigen der Polarländer. Veröff. Geob. Inst. Rübel, III, 1925.

Scharfetter R. Ueber die Entstehung der Alpenflora. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 62, H. 5, 1929.

Schmid E. Eine Form von Dryas octopetala L. aus der ostalpinen Erica-Heide und ihre florengeschichtliche Deutung. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. Bd. 73, Beibl. № 15, 1928.

Schroeter C. Das Pflanzenleben der Alpen. 2 Aufl., Zürich, 1923.

Steffen H. Gedanken zur Entwicklungsgeschichte der arktischen Flora. V. Die Beziehungen der Arktis zu den Hochgebirgen. Beih. z. Bot. Cbl., Abt. B, Bd. 58, 1938.

Vierhapper F. Zur Kenntnis der geographischen Verbreitung und Gliederung von Valeriana celtica. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich, H. 3, 1925.

Walas J. Wanderungen der Gebirgspflanzen längs der Tatra-Flüsse. Bull. Intern. Acad. pol. d. sci. et lettres. Ser. B., № 1—5, 1938.

ГЛАВА XI

ИСТОРИЯ ФЛОРЫ ЕВРО-СИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Евро-сибирская флористическая область простирается во всю ширину Европы и Азии, начинаясь на севере от границы Арктической области и доходя на юге до северной границы Средиземноморской и Восточноазиатской областей. Анализу и истории этой флоры, в особенности в пределах Европы, посвящено очень много работ. Дать синтез всех этих исследований с такой же подробностью, как это было сделано в отношении других флор, мы не имеем возможности. Вследствие этого мы ограничимся рассмотрением истории флор лишь отдельных частей рассматриваемой области, а именно Скандинавского п-ова, Британских о-вов, Центральной Европы (по существу — Германии), Европейской части СССР и Сибири, которые и дадут представление об эволюции флоры этой области.

Скандинавский полуостров

История немногих флор известна нам с такой исчерпывающей полнотой, как история флоры Скандинавского п-ова. Это объясняется тем обстоятельством, что во время дважды происходившего оледенения почти вся флора полуострова была уничтожена. Она должна была почти целиком восстановиться путем переселения видов из соседних стран во время межледникового и в послеледниковом периоде.

Относительно недавнее восстановление этой флоры, известность путей, по которым она могла притти, наличие палеоботанических данных, детальное знакомство с четвертичной геологией Скандинавского п-ова, — все это делает эту флору объектом, исключительно интересным для ботанико-географического изучения. Ряд ботаников, в том числе в первую очередь Блитт, Стеенструп, Сернандер, Натгорст, Андерссон, Биргер, Фриз, Гольмбое и др., проследили развитие этой флоры шаг за шагом, фазу за фазой, с момента первого появления растений на территориях, освобождавшихся ледником, и до современного видового состава флоры включительно.

Современная растительность и связь ее с условиями обитания

Климатические и почвенные условия, характер рельефа и другие внешние факторы проявились с исключительной ясностью в экологических группировках современной растительности Скандинавского п-ова. Особенно наглядно сказалось влияние температурных условий, в зависимости от которых флора полуострова может быть подразделена на три следующие группы.

1. Высокогорные виды, довольствующиеся минимальным количеством тепла, что следует из того, что их местообитаниям соответствует температура июля в 4—9°, а в некоторых случаях и еще более низкая. Ареал распространения этих видов в пределах Скандинавского п-ова лежит выше границы леса.

2. Северные виды, распространение которых по полуострову определяется июльской температурой в 9—14°, т. е. температурой холодной части умеренной зоны земного шара. Главным районом их обитания являются лесные области северной части полуострова, где они образуют главный экологический элемент.

3. Южноскандинавские виды, приспособленные в своем обитании к температурным условиям более теплой части умеренной зоны, как, например, Центральной Европы. Их минимальные температурные требования определяются температурой июля в 14—16°. Средоточием сплошного распространения этих видов является южная часть Скандинавского п-ова. Но почти все они, за исключением лишь очень небольшой группы видов, идут уже в виде одиночных местонахождений, в численном отношении все более и более убывающих к северу вглубь лесной области полуострова, к северу от границы своего сплошного обитания. Изолированное произрастание этих видов среди совершенно иной растительности свидетельствует, как мы увидим ниже, о существовании в течение послеледникового периода иных, более теплых, чем современные, климатических условий.

Эти южноскандинавские виды приурочены здесь к наиболее защищенным и теплым местообитаниям, что еще лишний раз свидетельствует о том, что они являются среди северноскандинавской растительности чуждыми ей вкраплениями. Географическое распространение этих экологических основных групп флоры Скандинавского п-ова находится в тесном соотношении как с характером ландшафта, так и с распределением почвенных условий.

Изученный Андерссоном и Биргером (Andersson u. Birger, 14) характер распространения южноскандинавских видов вглубь горных цепей полуострова не оставляет никакого сомнения в том, что он вызывается определенными экологическими условиями, а не случайным характером расселения. Доказательством этого служит то обстоятельство, что эти виды распадаются на ряд групп, распространение которых связано с отдельными горными долинами и проходами. В последних имеются определенные экологические условия, которые соответствуют жизненным потребностям всех видов, входящих в состав данной группы. На основании этих фактов указанные авторы делают вполне правильное заключение, что характер распределения рассматриваемых видов свидетельствует также и о том, что распространение их шло постепенно, шаг за шагом, а не могло определяться случайным заносом.

Характерным фактом для горной флоры южной части полуострова является нахождение в непосредственном соседстве с видами южноскандинавского типа типичных высокогорных видов, что объясняется произрастанием их на этих возвышенностях с момента освобождения их из-под льда. Весьма вероятно, что, оставшись здесь после изменения климатических условий в сторону потепления, они образовали новые биологические расы, которые и выявятся в процессе дальнейшего изучения этих видов.

Основные моменты скандинавской флоры

Исчерпывающее изучение геологических, палеоботанических, археологических, ботанико-географических материалов позволяет в настоящее время дать вполне точную картину основных моментов в истории развития рассматриваемой нами флоры. В результате этих исследований, согласно Андерссону (C. Andersson, 96), было установлено, что этот процесс исторической эволюции флоры Скандинавского п-ова, начавшийся не ранее начала четвертичного периода (соответствует вюрму

в Альпах), можно разбить на ряд крупных этапов: 1) Время дриас, или арктическо-альпийской флоры. 2) Время березы. 3) Время сосны. 4) Время дуба. 5) Время бука и ели, а также распространения культурных растений человеком.

Эти пять последовательных моментов в развитии флоры полуострова получили совершенно ясное отражение в распределении современной флоры и тех экологических группировок, о которых мы говорили выше, что впервые было показано Блиттом (Blytt, 76; 93). Распределение современной растительности по полуострову является конечным результатом смены этих последовательных периодов изменений в составе скандинавской флоры. Каждый из этих периодов оставил свои следы не только в виде ископаемых остатков прежней флоры, но также и в виде реликтовых местонахождений ее еще живущих представителей.

Эта картина эволюции флоры очень наглядно представлена Андерсоном (G. Andersson, 05) в нижеследующей таблице.

Основные моменты в развитии леса Швеции			Основные моменты географических изменений
Южная Швеция	Средняя Швеция	Северная Швеция	Современные условия
Бук. Ель Дуб	Ель Дуб	Ель Сосна	Наибольшее протяжение моря Переход Балтийского бассейна из пресноводного в соленый
Сосна Береза	Сосна Береза	Сосна (Береза) Лед	Наибольшее развитие Анцилового озера Переход Балтийского бассейна из соленого в пресноводный
Дриас Лед	Лед	Лед	Наибольший уровень позднеледникового моря

Эти смены растительности надо понимать в том смысле, что с появлением новой лесной породы, — скажем, дуба, — вместе с ней проникал на Скандинавский п-ов ряд сопровождающих ее видов. Они, вследствие наличия благоприятных условий, получали сильное развитие и распространение и тем самым видоизменяли облик и состав видов скандинавского леса.

В геологическом масштабе времени рассматриваемые моменты в истории флоры С. Европы протекали так недавно, что мы можем с большей или меньшей точностью установить их хронологию. Согласно де-Гееру (De Geer, 10), она выражается в следующих цифрах.

Время, протекшее с момента начала отступания ледника от центрального Шонена (южная Швеция) до нашего времени, должно быть исчислено в 12 000 лет; из них 3000 лет потребовалось на отход ледника от Шонена до конечного нахождения главной морены, еще 2000 лет — от этого последнего места до юго-восточного Jämtland и еще 7000 лет до настоящего момента.

Время дриасовой флоры. Еще в 1842 г. Стенструп (Steenstrup) нашел в торфяных отложениях Дании ископаемые остатки полярной флоры, показавшие, что во время образования этих отложений граница арктической флоры спускалась на юг значительно дальше, чем в настоящее время. Окончательное признание этот факт получил после того, как в 1870 г. Натгорст (Nathorst, 92) нашел на юге Швеции в Шонене в 8 местонахождениях представителей этой же флоры. Дальнейшие исследования его, Андерссона, и других увеличили количество местонахождений в Шонене до 31 и, кроме того, обнаружили еще ряд других местонахождений этой флоры не только на Скандинавском п-ове

и в Дании, но также и на Британских о-вах, в северной Германии и в Прибалтийских странах. Помимо того, остатки этой же флоры были обнаружены по краям древних морен альпийских ледников в Швейцарии и Франции.

Эти ископаемые остатки представляют собой растения, сохранившиеся в пресноводных отложениях на месте небольших озер, существовавших по краю отступавшего ледника. Вместе с тем эти исследования показали, что ископаемые остатки ледниковой флоры в местах их нахождений не одинаковы. Они видоизменяются в зависимости от возраста отложений, в которых они были найдены, постепенно приближаясь по своему видовому составу к современной флоре местонахождения.

В тех местах, где пресноводные ледниковые отложения достигают значительной мощности, можно различить нижний горизонт, характеризующийся нахождением полярной ивы (Salix polaris), большей частью в соединении с остатками дриас (Dryas). За ним идут слои с другим видом ивы — Salix reticulata, с карликовой березой (Betula nana), тогда как полярная ива исчезает. Еще выше можно найти листья кустарниковых ив, как Salix phylicifolia. Затем идет торф с остатками сосны, дуба, ольхи.

Ископаемая растительность этих последовательных слоев отложений по мере изучения снизу, от самых древних и до самых молодых кверху, создает, по выражению Натгорста (92), впечатление, «как будто мы спускаемся с какой-нибудь высокой горной вершины с альпийской растительностью через различные вегетационные пояса до современного месторасположения отложений».

Эта ископаемая арктическая флора была найдена лишь до широты Готтенбурга (южнее 58° с. ш.). Севернее в момент образования этих отложений Скандинавский п-ов еще был покрыт льдом. Когда последний стаял, то в южной части полуострова климатические условия уже настолько изменились, что арктическая флора сменилась более южной.

Время березовых лесов. Отступание ледника сопровождалось поднятием страны. В результате этого образовалось материковое соединение между Швецией и Данией, балтийский бассейн оказался отрезанным от Атлантического океана и превратился в замкнутое озероморе, называемое Анциловым по нахождению в нем в это время моллюска — Ancylus fluviatilis. Эта установившаяся непосредственная связь с лежащими к югу, ранее освободившимися от льда, странами способствовала продвижению ряда видов с юга на Скандинавский п-ов.

Время березы было очень коротко и сменилось господством хвойных лесов.

Время сосновых лесов. Хвойные леса, покрывающие сейчас значительную часть Скандинавского п-ова, образованы сосной и елью. В рассматриваемый нами период в истории скандинавской растительности, совпадающий с продолжающимся анциловым временем, хвойного леса смешанного состава не существовало. Сосна (Pinus silvestris) в течение тысячелетий была единственной господствующей породой скандинавского леса. На всем протяжении отложений этого времени нигде не найдено остатков ели. Современные карты распространения этих двух лесных пород чрезвычайно наглядно отражают их историю: исчезающее реликтовое распространение сосны и вытесняющее ее, продвигающееся к югу распространение ели.

Климат этого времени в восточной части полуострова был значительно суше, чем сейчас, а температурные условия, сравнительно холодные вначале, быстро сменились все более и более теплыми.

Голмбое (Holmboe, 1903) нашел в торфяных отложениях Норвегии в ископаемом состоянии ольху (Alnus glutinosa), березу (Betula verrucosa), орешник (Corylus avellana), крушину (Rhamnus frangula), берест

(Ulmus montana) и др., а Андерссон — свидину (Cornus sanguinea), боярышник (Crataegus monogyna), рябину (Sorbus aucuparia), липу (Tilia cordata), клен (Acer platanoides) и др. Это все виды, сопровождавшие сосну и проникнувшие на полуостров до появления на нем дуба.

К этому времени ледяной покров уже освободил значительную часть полуострова, а к концу анцилового времени, возможно, уже исчез окончательно. Вследствие этого проникновение растений могло иметь место не только с юга, но и с востока. В конце времени сосны, как это показали находки, сделанные в Дании и в южной части Скандинавии, уже появился человек.



Рис. 46. Пути расселения дуба в Скандинавии. Теперешние границы берегов показаны тонким пунктиром (C. Andersson, 1897)

Время дубовых лесов. В дальнейшем одновременно с продолжающимся потеплением климата и с окончательным исчезновением ледяного покрова имело место значительное понижение полуострова по отношению к уровню моря. Вследствие этого южная часть Швеции превратилась в большой остров. Существовавшая в предшествующем периоде связь с Данией опять нарушилась, и Балтийский бассейн снова вступил в соединение с Немецким морем. К этому времени относится распространение на Скандинавском п-ове дуба (Quercus pedunculata) и вытеснение дубом сосны.

Появление дуба в южной части полуострова произошло, несомненно, в предшествующую эпоху, еще во время господства сосны. В связи с наступившим потеплением создались благоприятные условия для размножения и распространения дуба. В конечном итоге в Дании и на юге Швеции сосна была совершенно вытеснена. Уже в наше время, когда приступили к искусственному разведению сосны, здесь не существовало ни одного дикорастущего ее экземпляра.

Из этой южной оконечности полуострова дуб продвинулся далеко на север, а вместе с ним шло распространение и ряда сопровождавших

его видов. Из древесных видов Андерссон приводит следующие ископаемые, остатки которых были найдены вместе с дубом: клен (Acer campestre), ясень (Fraxinus excelsior), плющ (Hedera helix), крушина (Rhamnus cathartica), бузина (Sambucus nigra) и тисс (Taxus baccata). Их сопровождал, несомненно, и ряд травянистых видов.

К числу последних, получивших, по мнению Ганзена (Hansen), именно в это время широкое распространение, относится группа теплолюбивых и ксерофитных видов, названная им «сообществом Origanum».

В нее, помимо Origanum vulgare, входили Agrimonia eupatoria, Androsace septentrionalis, Arenaria serpyllifolia, Calamintha acinos, Centaurea scabiosa, Echinospermum lappula, Plantago media, Polygala amara, Verbascum nigrum, V. thapsus и др. Как было им показано на основании современного распространения этих видов, проникновение их в центральную Норвегию должно было произойти не вдоль побережья, а через горные проходы, пересекающие хребет, идущий вдоль всего полуострова. В настоящее время некоторые из этих проходов находятся на высоте, лежащей выше вертикальной границы распространения сосны. Для того чтобы они могли служить путями проникновения упомянутых видов в западную половину Скандинавского п-ова, высота этих горных проходов над уровнем моря должна была быть значительно ниже современной, а климатические условия менее суровыми, чем сейчас.

К этому же времени относится наибольшее распространение во всей южной Швеции и южной Финляндии водяного ореха (Trapa natans), исчезновение которого в дальнейшем может быть объяснено лишь ухудшением климатических условий.

Все эти обстоятельства указывают на существование в это время значительно более теплого климата, чем в настоящее время. Исследования Андерссона (Andersson, 04), основанные на изучении современного и прошлого распространения ископаемых плодов лесного ореха (Corylus avellana) по нахождениям в торфяных отложениях, дали этим теоретическим заключениям достаточное фактическое обоснование.

Из 224 ископаемых местонахождений этих плодов не менее 219 расположены севернее современного климатического предела распространения орешника. Помимо этого, 89 реликтовых современных местообитаний, разбросанных к северу от этой же границы, говорят о происшедшем отступании ее к югу. Сравнивая температурные условия в местонахождениях ископаемой границы распространения орешника в северной Швеции с таковыми же на современной границе этого распространения, Андерссон пришел к выводу, что температура во время максимального распространения орешника была на 2,4° выше современной.

Происшедшее в дальнейшем снижение температуры вызвало сокращение распространения представителей этой флоры и вытеснение ее хвойными лесами (см. также Samuelson, 15). Отдельные реликтовые представители этой растительности сохранились еще и сейчас в качестве «живых ископаемых» среди еловых лесов северной Швеции.

Время бука и ели. Последняя фаза в развитии растительности Скандинавского п-ова характеризуется перегруппировкой растительных ценозов и образовывавших их видов, а также проникновением и постепенным, все усиливавшимся распространением двух новых видов: ели (Picea excelsa) и бука (Fagus silvatica). Этот момент должен быть отнесен к концу каменного и началу бронзового века.

Во время каменного века поверхность полуострова лежала над уровнем моря значительно ниже, чем в настоящее время; с конца его, а также в течение всего бронзового века происходило поднятие полуострова до современного уровня, т. е. примерно на 75 м. Соответствен-

но этому шло и изменение климата в направлении его похолодания.

Пути проникновения указанных древесных видов на Скандинавский п-ов были чрезвычайно различны. Ель пришла с востока, из Финляндии, где ископаемые остатки ее были найдены в отложениях предшествующего периода — времени дуба. Появление ели на Скандинавском п-ове относится к относительно недавнему времени. Андерссон предполагает, что это произошло не более 5000—6000 лет назад, вследствие чего границы ее современного распространения здесь нельзя считать окончательными (Erdtmann, 33).

Бук точно так же, как сосна и дуб, в противоположность ели, появился на полуострове с юга и притом, повидимому, значительно позже, чем ель.

На дальнейшие изменения в распределении растительности и отдельных ее видов на полуострове оказал огромное влияние человек, вследствие чего с этого времени становится уже затруднительным разграничить это искусственное воздействие от влияния естественных факторов.

Деятельность человека и появление культурных растений

Появление человека в Дании и южной Швеции относится к концу времени соснового леса, более чем за 10 000 лет до нашего времени. Эти поселенцы жили 8000 лет назад и стояли на культурном уровне неолита; они оставили после себя погребения (Riesengräber), культивировали пшеницу, ячмень и просо и имели уже главнейших из наших домашних животных.

Этот народ, численность которого в течение тысячелетий все увеличивалась, вел непрекращавшуюся борьбу с лесом. Он совершенно уничтожил дубовые леса и способствовал замещению еловых лесов буковыми, а впоследствии уничтожал и последние, обеспечивая себе площади для сельского хозяйства и выпаса скота.

Таким образом, нет никакого сомнения, что человек появился в Скандинавии значительно раньше бука или во всяком случае раньше, чем бук образовал леса. Об этом говорит отсутствие букового угля в найденных остатках костров человека каменного века.

Наиболее древние следы сельского хозяйства и скотоводства в Дании и южной Скандинавии относятся к неолиту, т. е. имеют давность примерно в 6000 лет. Но уже в это время мы сразу находим здесь все главные растения, которые и сейчас являются тут основой сельского хозяйства, а именно: пшеницу, ячмень и просо. Вместе с этими культурами человек распространил и сопровождавшие их сорняки, вследствие чего, по мнению Андерссона, группировки сорных растений на пшеничных и ячменных полях уже за несколько тысячелетий имели в основном тот же состав, что и во время Линнея.

Пути проникновения растительности на Скандинавский полуостров

Подводя итоги описанным перемещениям растительности, мы приходим к выводу, что она проникла на полуостров двумя путями: с юго-запада по имевшемуся материковому соединению с Данией или в моменты его отсутствия через Ютландию и Датские острова, и с востока — из Финляндии и Лапландии.

Основным путем заселения растениями опустошенной ледником Скандинавии был ю г о - з а п а д н ы й. Этим путем прежде всего проникла на полуостров арктическая флора с дриас во главе, надвигавшаяся с юга вслед за все сокращавшимся к северу ледником.

Этим же путем при дальнейшем потеплении пришла на полуостров

и береза — Betula odorata (B. pubescens) в сопровождении ив (Salix caprea, S. aurita, S. cinerea), можжевельник (Juniperus communis) и брусника (Vaccinium myrtillus). Вместе с ними проникла на полуостров и облепиха (Hippophae rhamnoides). Облепиха, по Андерссону (Andersson, 97), может служить хорошим примером того, сколь отдаленные времена необходимо учитывать, чтобы, не прибегая к маловероятным гипотезам, понять нахождение таких растений, современное распространение которых было бы совершенно необъяснимо, если не принимать во внимание значение исторических моментов в распространении растений.

Облепиха — кустарник с колючими иглами на ветвях, с отливающими бронзой листьями вследствие наличия щитовидных чешуек, покрывающих их поверхность. Ягоды ее съедобные, густо сидящие (отчего растение и называется облепихой), желтого или оранжевого цвета. В настоящее время облепиха распространена, кроме Скандинавского п-ова, в Финляндии (по Ботническому заливу), Латвийской ССР (по берегу Балтийского моря), в Средней и Южной Европе в горах и по морским берегам, на Кавказе и в Закавказье (по берегам рек), в Иране, Афганистане, Гималаях, Тибете, Тянь-шане, Джунгарии, в Сибири — от Оби до Байкала.

В Скандинавии она растет местами на песчаном побережье Ботнического залива, от 65°51′ с. ш. до 59°45′ с. ш. и на соответствующих местах финляндского побережья. В диком состоянии вне этого района она в Швеции найдена не была. На противоположной, западной стороне полуострова она довольно обычна по побережьям фиордов, от 67°56′ с. ш. к югу, примерно, до 63° с. ш.

Таким образом, этот вид растет на ограниченном протяжении на западной и восточной стороне полуострова. Эти местонахождения отделены друг от друга всем широтным протяжением полуострова и, кроме того, горной цепью, отделяющей Норвегию от Швеции.

Несмотря на то, что облепиха могла бы распространяться птицами, благодаря своим ягодам, нельзя объяснить таким способом нахождение ее в Норвегии. Если бы птицы перенесли ее через горный хребет Скандинавского п-ова, то почему же они не распространили ее по другим его местам?

Если такое соображение и может показаться недостаточно убедительным, то нахождение ископаемых остатков этого растения достаточно убедительно раскрывает перед нами историю его проникновения на полуостров. Андерссон (Andersson, 95) нашел его вместе с ископаемыми остатками растений времени березы на о. Готланд, а также в известковых туфах в ряде мест центральной Швеции до высоты 500 м н. у. м. Эта давность существования облепихи на полуострове дает основание Андерссону утверждать, что она появилась в Скандинавии одновременно с березой с юго-запада. Вместе с ней она распространилась как по побережью, так и в горах северной части полуострова, откуда по долинам рек проникла на его западные склоны, вплоть до атлантического побережья. Во время господства сосны, по причинам еще не установленным, она вымерла в центральной части Скандинавии, сохранившись лишь в двух местах ее противоположных побережий. Этим же юго-западным путем из Средней Европы через Данию проникла в Швецию и Норвегию и сосна, а с ней рябина (Sorbus aucuparia), черемуха (Prunus padus), малина (Rubus idaeus), калина (Viburnum opulus), крушина (Rhamnus frangula), а также папоротник-орляк (Pteris aquilina).

В верхних отложениях времени сосны вместе с ней в ископаемом состоянии найдены также: берест (Ulmus montana), ольха (Alnus glutinosa), орешник (Corylus avellana), липа (Tilia europaea), свидина (Cornus sanguinea) и боярышник (Crataegus monogyna), что указывает на

то, что они проникли на полуостров еще во время сосны, в последний период ее господства, и тем же путем, что и последняя.

С юго-запада же пришел и дуб (Quercus pedunculata sessilifolia) в сопровождении клена (Acer platanoides), ясеня (Fraxinus excelsior), плюща (Hedera helix) и паразитного растения, омелы (Viscum album), а также ряда других.

Вымирание этой флоры, вследствие изменения климатических условий, выражается в крайней редкости и реликтовом характере местонахождений ее представителей и продолжающегося их исчезновения. Так, последний экземпляр вечнозеленого падуба (Ilex aquifolium) в 40-х годах прошлого столетия окончательно вымер в Швеции, сохранившись еще в немногих местонахождениях в Ютландии и на островах Финского залива. Наконец, этим же путем проник самым последним бук (Fagus silvatica) с сопровождавшей его флорой.

В противоположность этому с востока пришел в Скандинавию ряд других видов флоры. Сюда относится прежде всего ряд северных видов, проникших на Скандинавский п-ов из северной части СССР, через Лапландию. К числу первых таких поселенцев Андерссон относит: Pedicularis lapponica и P. hirsuta, Catabrosa algida, Primula sibirica и др. Более поздними пришельцами надо считать — Hierochloë alpina, Polemonium pulchellum, Arenaria lateriflora и, наконец, Hedysarum obscurum и Salix arctica, которые еще находятся в периоде своего продвижения.

К таким же северо-восточным переселенцам относится и арктическая ива (Salix lanata), растущая сейчас в альпийских местностях северной Скандинавии и найденная в ископаемом состоянии в известковых туфах Лапландии.

Очень трудно восстановить теперь пути проникновения этих северных растений на Скандинавский п-ов, так как виды, которых сейчас в Средней Европе нет, во время ледникового периода могли в ней обитать.

Но помимо этого северного пути проникновения флоры на полуостров с востока, на него проник разновременно ряд видов из более южных частей Финляндии. К первой группе таких видов относится ольха серая (Alnus incana). Многочисленные ископаемые остатки свидетельствуют о переселении этого отсутствующего в З. Европе растения из Финляндии в конце периода сосны, еще в начале анцилового времени. Черная же ольха (Alnus glutinosa) пришла сюда, как мы указывали, с юго-запада уже в конце анцилового времени. То же самое имеет место и в отношении двух разновидностей обыкновенной сосны. Var. lapponica, растущая в большом количестве в Финляндии, на севере Швеции и Норвегии, проникла сюда, очевидно, с северо-востока и затем распространилась к югу. Типичная форма — var. septentrionalis — эмигрировала с юго-запада.

Позднее этим же путем пришла ель (Picea excelsa), еще и сейчас продолжающая расширять свой ареал. Полное отсутствие этого дерева в Дании и южной Швеции среди ископаемых остатков послеледникового времени доказывает, что появиться на полуострове с юго-запада она не могла.

Вместе с тем несомненно, что и Финляндия получила со Скандинавского п-ова ряд видов своей флоры, к числу которых относится дуб и водяной орех (Trapa natans).

Помимо этих путей распространения видов извне в Швецию, происходило проникновение растений с з а п а д а из Норвегии.

Уже Блитт в 1893 г., затем Сернандер и другие установили, что среди горной флоры Скандинавского п-ова имеются своеобразные альпийские элементы, наличие которых не может быть объяснено проникновением в позднеледниковое или послеледниковое время с северо-востока или с юга. Для объяснения этого непонятного явления возможно было лишь одно предположение, которое и было формулировано в 1905 г. геологом Ганзеном (Hansen) в виде рабочей гипотезы. Гипотеза эта состояла в том, что не вся поверхность полуострова сплошь была покрыта ледником, а что должны были оставаться свободные от льда



Рис. 47. Местонахождения Rhododendron lapponicum в Швеции и Норвегии, сосредоточенные в неоледеневавших территориях (Fries, 1913)

места, где во время ледникового периода сохранился и дошел до наших дней ряд видов доледниковой флоры Скандинавии.

Геологические исследования, произведенные в этом направлении, показали, что, действительно, в Норвегии на западном склоне Скандинавского хребта должны были остаться отдельные изолированные участки наподобие нунатаков, не покрытые ледником.

Возможность сохранения доледниковой флоры на Скандинавском п-ове была подвергнута тщательному рассмотрению Фризом (Th. Fries, 13). Он пришел к заключению, что сохранение древней флоры полуострова в двух изолированных местах на Атлантическом побережье Норвегии является несомненным.

Доказательство этого он видит: 1) в нахождении в современной его флоре значительного числа бицентрических западноарктических, по терминологии автора, видов, т. е. видов, растущих, кроме Скандинавии, в полярной области Гренландии, С. Америки и восточной Сибири; 2) в наличии значительного числа альпийских видов с таким же бицентрическим ареалом, т. е., кроме Скандинавского центра распространения, растущих после большого перерыва в Альпах Средней Европы, но отсутствующих в Арктике. Первые из этих видов могут быть третичными реликтами, вторые же, по всей вероятности, проникли на Скандинавский п-ов в межледниковый период.

Примером западноарктических видов являются: Campanula uniflora (также Исландия, Шпицберген, Новая Земля и Кольский п-ов), Carex festiva (также Исландия и Ю. Америка), Cerastium Edmonstonii (также Исландия, Фарреры, Шотландия, Шпицберген), Pedicularis flammea, Rhododendron lapponicum, Sagina nivalis, Stellaria alpestris (также Исландия) и Vahlodea atropurpurea.

Примером альпийских видов могут служить: Chamorchis alpina, Euphrasia salisburgensis, Oxytropis lapponica (также Гималаи и Алтай), Cryptogramma crispa.

К этим взглядам Фриза примкнул ряд ботаников, а также и геологов, работающих над изучением четвертичных отложений. И, действительно, сосредоточению на ограниченных «островных» участках возвышенностей Скандинавии двух таких различных групп растений, как гренландско-американско-восточносибирские арктические виды и среднеевропейские ореофиты, имеющих такие разорванные ареалы, нельзя дать иное объяснение.

В последние годы Нордгаген (Nordhagen, 35) подверг тщательному исследованию флору этих скандинавских ледниковых убежищ. В результате этих исследований он пришел к заключению, что распространение гренландско-североамериканских растительных элементов на Скандинавском п-ове настолько своеобразно, что его нельзя отнести ни к позднеледниковому, ни к последнему межледниковому времени. Их поселение здесь должно было произойти не позднее среднечетвертичного времени. Это предопределяет существование свободных ото льда территорий во все время ледникового периода и возможность сохранения растений в момент максимального оледенения.

Вследствие этого оказались неправильными все прежние представления об отсутствии палеореликтовых видов в составе флоры Скандинавии. Критическое изучение указанной горной флоры привело к установлению ряда эндемичных для Норвегии видов, как Arenaria norvegica, Euphrasia lapponica, Artemisia norvegica и др., или же общих для Скандинавии и Гренландии — Braya linearis, Carex holostoma. Но, на ряду с этими древними эндемиками, выявился ряд и молодых неоэндемиков, возникших уже во второй половине четвертичного периода, во время последнего межледникового периода или последнего оледенения.

Эти исследования окончательно опровергают старые взгляды о сплошном оледенении С. Европы и полной гибели растительности в оледенелых областях.

Британские острова

Современная растительность

География и история флоры Британских о-вов уже давно являются объектом специального изучения. Вследствие этого в настоящее время мы имеем вполне ясное представление как о географических элементах, образующих их флору, так и об их происхождении. Уже начиная с

1832 г. английский ботаник Ватсон (Watson) стал опубликовывать результаты своих исследований по географии британской флоры. Последняя из этих работ (59), представляющая собой как бы философию им же составленной «Британской флоры», дает детальный географический анализ последней, но не содержит никаких соображений об ее происхождении.



Рис. 48. Ареалы Genista anglica (левая карта) и Anagallis tenella (правая карта) (Salisbury, 1932)

Их мы находим впервые в работе другого естествоиспытателя Англии Форбса (Forbes, 1842), посвященной специально происхождению фауны и флоры Британских о-вов. Форбс подразделяет составные элементы этой флоры на пять групп и, останавливаясь на происхождении этих сочетаний видов, приходит к таким выводам.

1. Флора и фауна, наземная и морская, Британских о-вов и морей образовалась в миоценовую эпоху (как показали позднейшие исследования, о чем мы еще будем ниже говорить, — значительно раньше).

2. Сочетание животных и растений, образующих эту фауну и флору, возникло в занимаемом ими сейчас ареале не одновременно, но в несколько вполне определенных моментов.



Рис. 49. Ареалы Astragalus anglicus (левая карта) и Anemone pulsatilla (правая карта) на Британских островах (Salisbury, 1932)

3. Бо́льшая часть этих видов имеет центр своего образования вне Британских о-вов и проникла на них путем миграции по сплошной территории, существовавшей до ледникового периода, во время и после него.

4. Все изменения до, во время и после ледникового периода, повидимому, произошли постепенно, а не внезапно, вследствие чего нельзя провести демаркационных линий между организмами, жившими на тех же территориях в течение двух смежных периодов.

Эти мысли послужили в дальнейшем основой исследований по установлению происхождения и истории британской флоры.

Флора Британских о-вов включает около 1500 видов. Эта ограни-

ченность видовой численности является, несомненно, результатом ее обеднения, имевшего место во время ледникового периода. Состав этой флоры, согласно Салисбюри (Salisbury, 32), может быть подразделен на 9 групп, из которых первые четыре подразделяются, в свою очередь, на 11 элементов. Эти группировки соответствуют географическому распространению на материке Европы входящих в их состав видов.

Первую из этих групп образуют альпийские элементы — виды, распространенные также в Альпах. Вследствие отсутствия больших возвышенностей на Британских о-вах численность этого элемента незначительна. Вторую группу образуют северные элементы флоры. Сюда относятся арктические виды, которых в британской флоре имеется 80, а также виды, общие с Северной и Центральной Европой. Третья группа объединяет южные элементы, т. е. виды, ареалы распространения которых сосредоточены в Ю. Европе и Средиземноморской области. Четвертую группу составляют океанические элементы, т. е. виды, в своем распространении связанные с влажными, океаническими условиями обитания в Западной и Южной Европе.



Рис. 50. Ареалы Sedum anglicum (левая карта) и Erodium maritimum (правая карта) на Британских островах (Salisbury, 1932)

К этой категории относятся и виды британской флоры, имеющие разорванный ареал распространения, в Европе представленный преимущественно на Пиренейском п-ове, а затем, после перерыва, на Британских о-вах: это так называемый лузитанский элемент флоры последних.

Пятая группа объединяет континентальные элементы, в том числе и степные, Центральной и Северной Европы.

В шестую группу входят виды, распространенные как в Западной, так и в Центральной Европе, занимающие как бы промежуточное положение между крайними континентальными и океаническими элементами. Седьмая группа объединяет незначительное количество эндемичных элементов, представленных в британской флоре преимущественно единицами не видового, а низшего порядка. Всего их (в том числе видов, подвидов и разновидностей) насчитывается не более 25.

Наконец, восьмую группу образуют современные иммигранты, а девятую — виды широкого распространения, не имеющие строго локализованных ареалов.

Ареалы всех этих видов, за исключением, конечно, эндемичных, вследствие островного характера британской флоры, являются разорванными между Британскими о-вами и материком Европы. Помимо того, они разорваны также и в пределах своего распространения на самих Британских о-вах, о чем могут дать представление прилагаемые карты. Так, например, имеются виды, распространенные в Англии и Шотландии или в одной Англии, но отсутствующие в Ирландии, или же встречающиеся в Англии и Ирландии, но не растущие в Шотландии. Эти различия в распространении видов в пределах Британских о-вов определяются преимущественно климатическими и эдафическими условиями. Что же касается разрывов этих продолжающихся на материке Европы ареалов, то объяснение их может быть найдено лишь в исторических причинах, лишь в самой истории развития британской флоры.

Связи с материком

Британские о-ва выдвинулись постепенно над поверхностью моря в отдаленные времена кембрия и силура. Благодаря регрессии и трансгрессии моря в течение последующих периодов своего существования Британские о-ва неоднократно то входили в соединение с З. Европой, превращаясь в полуострова последней, то вновь становились островами.

Морской пролив, отделявший эти острова от материка, имелся здесь на границе юры и мела, а затем произошло соединение с материком, длившееся до начала третичного периода. В палеоцене, эоцене и олигоцене вновь существует морской пролив, исчезающий к началу миоцена, а затем опять появляющийся в среднем миоцене. В дальнейшем восточная часть пролива подверглась поднятию, вследствие чего острова вновь соединились с материком. В верхнем плиоцене вновь произошло разъединение, опять исчезнувшее в среднем плиоцене, вследствие чего до конца плиоцена территория островов и их флора являлись непосредственным продолжением таковых Западной Европы.

В нижнечетвертичную эпоху, в постплиоцене, русло Рейна пролегало в южной части современного Немецкого моря, отступившего значительно к северу, затем продолжалось на территории современной Англии, где оно пересекало Эссекс, Суффольк и Норфольк. Рейн впадал в Немецкое море на северном побережье Норфолька близ Кромера. В среднечетвертичную эпоху (верхний плейстоцен) Скандинавский ледник заполняет Немецкое море и достигает Британских о-вов. К концу этого времени последние покрываются ледяным покровом, образованным Скандинавским ледником в соединении с спустившимися с Британских гор ледниками. Ледяной покров во время своего максимального распространения доходил до Бристольского канала и Темзы. Таким образом, только самая южная часть Англии к югу от этой линии, а возможно, также и южная оконечность Ирландии, не покрывались ледником. Помимо того, над ледником возвышались вершины горных цепей, например, Южных Пеннин, наподобие нунатаков.

Еще не существует установившегося взгляда относительно числа имевших место оледенений и межледниковых периодов на Британских о-вах. Повидимому, наиболее вероятно наличие трех оледенений, из которых последнее проявилось лишь в образовании глетчеров в Шотландии и Ирландии. В настоящее время некоторые геологи принимают 4 и даже 6 или 7 колебательных наступаний и отступаний ледника.

Во время этого ледникового периода Британские о-ва неоднократно находились в соединении с материком. В период между первым и вторым оледенением Англия соединяется с Францией широким перешейком; во время второго оледенения их разделяет узкий пролив, исчезающий во время второго межледникового периода. Во время третьего оледенения это соединение снова затопляется морем, и плавучие льды из Немецкого моря доходят до Бретани. В начале послеледникового времени регрессия моря восстанавливает эту материковую связь. Позже в результате новой трансгрессии моря устанавливается современное географическое положение Британских о-вов и их изоляция от Франции.

Об этих еще недавних материковых соединениях свидетельствует нахождение на дне моря во многих местах близ берегов Британских о-вов затопленных лесов.

Палеоботанические данные

Прошлое растительности Британских о-вов в настоящее время нам хорошо известно благодаря опубликованным Рейдом и Чандлером (E. M. Reid and M. E. Chandler, 33) результатам изучения ископаемых плодов, найденных в эоценовых отложениях в окрестностях Лондона (London Clay), и тем выводам, которые позволяют сделать полученные данные. Из 314 видов, к которым относятся означенные плоды, не вызывают никаких сомнений определения 234 видов, в том числе пальм сабаль и нипа. Значительная часть этих видов относится к уже вымершим родам. Сопоставляя же остающуюся часть родов, имеющих и в настоящее время своих представителей, авторы приходят к выводу, что эта вымершая лондонская флора стоит в наиболее близкой фито-географической связи с тропической флорой Ю. Азии, а именно флоры Малайского архипелага, в составе которой сейчас имеется 73% родов изученной ими ископаемой флоры. Эти же соотношения с современной флорой Малайского п-ова выражаются в 67%, а с флорой Индии и Цейлона — в 61%.

Вместе с тем устанавливается почти полное отсутствие ботанико-географических связей с современной флорой Европы и З. Азии. Связь с тропической флорой появляется лишь от Гималаев, все усиливаясь к югу и юго-востоку и достигая своего наивысшего проявления, как мы сейчас видели, во флоре Малайского архипелага.

Из имеющихся в настоящее время представителей этих родов, произраставших в третичном периоде на Британских о-вах, 47% родов сосредоточены исключительно в нижнем тропическом поясе. 41,5%, помимо тропической зоны, поднимаются также на склоны гор в пределах тропиков или вне их. Только приблизительно 17,5% не растут в нижней тропической зоне, а свойственны исключительно горным возвышенностям. Этот анализ дает авторам полное право сделать заключение, что флора London Clay носила тропический характер.

Вторым обстоятельством, свидетельствующим о тропическом характере этой флоры, является наличие в ее составе 97% древесных видов, в то время как в современной флоре их имеется лишь 17.

Особое внимание следует обратить на наличие в лондонской ископаемой флоре всего 1% широко распространенных родов, остальная же часть их ограничена в своем распространении юго-восточной Азией. В современной британской флоре их имеется 26%, а в кромерской ископаемой флоре (нижний четвертичный период) их 46%. Это указывает на то, что обогащение британской флоры родами с широкими ареалами распространения шло начиная с эоцена, очевидно, в связи со сменой тропических климатических условий умеренными.

Происшедшее впоследствии уменьшение процентного содержания таких родов стоит в связи с обеднением британской флоры, вызванным ледниковым периодом.

Одним из наиболее показательных элементов рассматриваемой ископаемой флоры было наличие в ее составе тропической пальмы — Nipa, которая в настоящее время растет в тропиках в теплых соленых водах.

Отсюда авторы делают заключение, что описанная ими среднеэоценовая лондонская флора распространилась из юго-восточной Азии вдоль побережья существовавшего в третичном периоде древнего Средиземного моря — Тетиса, отделявшего с древнейших времен северные континентальные массивы от южных. Это море непрерывно простиралось от Ю. Азии на запад до Европы и возможно и далее — до Центральной Америки. Авторы, вполне естественно, отрицают возможность заноса целой флоры водами этого моря или реками. Описанные ископаемые растения должны были расти вблизи мест их нахождения. Отсюда вытекает заключение, что климатические условия З. Европы в эоцене должны были приближаться к современным условиям тропиков. Средняя годовая температура должна была соответствовать нижнему температурному пределу возможности произрастания тропической растительности, т. е. 21°.

В дальнейшем началось постепенное охлаждение климата, достигшее своего кульминационного пункта во время ледникового периода. Этому охлаждению климата соответствовало и постепенное изменение видового состава флоры, выразившееся в медленном обеднении ее тропическими элементами и изменении географических связей образовывавших ее видов.

Так, ископаемые флоры Англии последовательных эпох третичного периода, от олигоцена до начала четвертичного периода (Кромер), рисуют нам замечательную картину изменения видового состава британской флоры. Среднеэоценовая индо-малайская тропическая флора с ее почти полным отсутствием умеренных, европейских и западноазиатских элементов сменяется флорой (Hordle flora), в которой доминирующий характер приобретают элементы Бирмы и южного Китая, тогда как элементы тропической части Гималаев и Индии, а также малайские элементы утрачивают свое господствующее значение. Начинают появляться роды, устанавливающие связь с флорой Европы. Вместе с этим усиливаются связи с американской флорой (Вест-Индия и США), в то время как в среднеэоценовой флоре Англии (London Clay) они еще очень слабо представлены лишь тропическими и субтропическими элементами.

В противоположность этому связь тропических элементов лондонской эоценовой флоры с аналогичными элементами Африки значительно слабее, чем с элементами флоры юго-восточной Азии. В более поздних флорах связь с флорой Америки значительно ярче выражена, чем с флорой Африки. Это может быть объяснено существованием в это время большого морского бассейна, отделявшего Африку от Евразии.

В дальнейшем в олигоцене (Cembridge flora) главное место занимают северокитайские и японские элементы, тогда как элементы южного Китая и Бирмы начинают убывать. Южноевропейские, в особенности средиземноморские, элементы делаются более заметными; индо-малайские связи еще продолжают существовать.

Еще позже — в начале плиоцена (Pont-de-Gail flora) — доминирующее значение во флоре уже окончательно переходит к японским и северокитайским элементам, за которыми следуют гималайские связи. Индо-малайские элементы еще продолжают занимать значительное место; западноазиатские и европейские связи приобретают все большее значение. Элементы флоры восточной части США приобретают в это время такое же значение, как и элементы В. Азии. На смену этой флоре приходит нижнеплиоценовая флора (Reuverian flora), причем все больше усиливаются японские и северокитайские элементы и продолжает все увеличиваться значение гималайских, западноазиатских и европейских связей. Индо-малайские элементы в это время заметно убывают. В верхнем плиоцене (Teglian flora) западноазиатские, гималайские и европейские связи настолько усилились, что приобрели такое же значение, как северокитайские и японские. В эту эпоху, как и в предыдущую, тропические элементы Америки исчезают, уступая место все возрастающему значению элементов флоры восточной части США. Наконец, в конце плиоцена и начале четвертичного периода (флора Кромера) доминирующее значение приобретают уже европейские элементы, что характерно и для современной флоры.

Ледники, покрывшие, как мы видели, почти всю поверхность Британских о-вов, уничтожили эту богатую растительность, так что еще не скоро после отступления ледников вновь восстанавливаются леса. Об этом свидетельствуют первые послеледниковые торфяные болота, в которых пыльца лесных видов содержится в ничтожном числе, количественно увеличиваясь лишь значительно позднее.

Исследования ископаемой пыльцы, произведенные Эрдманом (Erdman, 26; 29), рисуют нам смену видового состава британского леса в разные моменты его послеледниковой истории. Первыми лесными видами в «пребореальную» эпоху являются ива и береза, несколько позже появляется сосна, а затем и лещина. В начале следующей бореальной эпохи лещина достигает, так же как и на северо-западе Европы, максимального распространения.

Во второй половине бореального периода начинается быстрое убывание лещины и проникновение дуба. В это же время вклинивается короткая зона обилия пыльцы сосны, следующая за максимумом орешника в Шотландии и Ирландии и одновременная этому максимуму на юге Англии. Затем начинается развитие ольхи, которой сосна уступает место.

Таким образом, во время первой части послеледникового периода, до отделения островов от материка, на них последовательно проникают: ива, береза, сосна, лещина, вяз, дуб и ольха. Во время же второй части этого периода происходят уже последовательные смены пород в составе этих лесов и их видоизменения. Смешанные леса из дуба и вяза довольно часто встречаются в это время. Липа известна только в пределах Англии.

Бук и граб появляются в конце субатлантической эпохи и то лишь в виде отдельных пыльцевых зерен. Сосновые леса продолжают сокращаться, сохранившись до наших дней лишь в нескольких изолированных местах Шотландии. Пыльца падуба (Ilex aquifolium) очень часто встречается в некоторых ирландских болотах.

Реликты

Остается еще решить вопрос, была ли флора Британских о-вов целиком уничтожена во время оледенения и притом не только в местах покрытия ледником, но и к югу от него, а затем уже в послеледниковое время мигрировала с материка Европы, или же часть флоры уцелела и послужила одним из центров восстановления флоры островов. Часть авторов, останавливавшихся над этими вопросами (C. Reid, Moss, Boulger, Salisbury и др.), принимает лишь первую точку зрения. Для них вопрос происхождения британской флоры не представляет затруднений.

Другая часть авторов, число которых все увеличивается (Forbes, Praeger, Wilmott, Woodhead и др.), считает, что вся флора не могла быть уничтожена. Они возвращаются к первоначальной точке зрения Форбса, считавшего ряд упомянутых выше астурийских видов в южной Ирландии реликтами третичного периода.

Изучение ледниковых образований показало, что даже в моменты наибольшего развития ледника, покрывавшего значительную часть поверхности островов, некоторые возвышенные территории, в частности, в южных Пеннинах, оставались необледенелыми. Они возвышались над ледником, как уже было указано выше, подобно нунатакам. Это уже дает основание предполагать, что здесь могли продолжать существовать горные виды, пережившие тут ледниковый период.

Вильмотт (Wilmott, 30) указывает, что в этих верхних долинах южных Пеннин, остававшихся все время вне ледника, в настоящее время произрастает ряд крайне редких для Британских о-вов видов, как то: Viola rupestris, Alsine stricta, Myosotis alpestris, Gentiana verna, Potentilla fruticosa, Thlaspi «sylvestre», Dryas octopetala, Helianthemum canum, Polygala uliginosa, Senecio spathulaefolius, Saxifraga hirculus и др. Трудно предположить случайность скопления на такой незначительной территории такого количества редких видов, многие из которых больше нигде в пределах островов не растут. Эти виды в других частях З. Европы в настоящее время растут в горах у границы вечного снега и по краям ледников. Упомянутое дает еще лишнее подтверждение предположению, что все эти виды являются остатками доледниковой флоры Британских о-вов.

Сюда же может быть отнесен ряд северных видов, как Arenaria gothica, Hutchinsia alpina, Arenaria ciliata, Polygala vulgaris v. Ballii, растущие на вершине Столовых гор, например, в Иоркшире, также в качестве нунатаков, возвышавшихся над ледником. Указанное предположение тем более вероятно, что нет достаточных доказательств для того, чтобы утверждать, что здесь, у края ледника, существовала тундра. Единственный вид — Salix polaris — приводился, повидимому, на основании неправильного определения. Указанное выше отсутствие лесов, установленное пыльцевым анализом, еще не говорит об арктических условиях и уничтожении всей растительности, а лишь о более холодном климате, чем в настоящее время.

Еще больше сомнений вызывает утверждение о полной гибели растительности в южной части Британских о-вов, не подвергавшейся оледенению. Здесь имеется полная вероятность сохранения если не первоначальной доледниковой растительности, то во всяком случае растительности, покрывавшей эту территорию в последний межледниковый период и пережившей последнее оледенение, граница которого лежала значительно севернее предыдущих.

В этом отношении большой интерес представляет работа Стапфа (Stapf, 14), посвященная анализу южных элементов британской флоры. Этот анализ показал, что около 9% этой флоры составляют южные виды, отсутствующие во флоре Центральной Европы. Эти южные элементы он подразделяет на две группы: к первой относятся «атлантические» виды, распространенные лишь в западной, прилегающей к Атлантическому океану части Ю. Европы; во второй — «средиземноморские» виды, распространенные и далее на восток вдоль побережий Средиземного моря.

Из атлантических видов особый интерес представляют те, распространение которых на Британских о-вах ограничивается лишь южной Ирландией, как, например, Erica Mackaiana — запад Ирландии, Испания; Saxifraga geum — запад Ирландии, северная Испания, Пиренеи; Habenaria intacta — Ирландия, Канарские о-ва, С. Африка.

Из числа средиземноморских видов отметим: земляничное дерево (Arbutos unedo) — Ирландия, Средиземноморская обл.; в западной и центральной Франции оно отсутствует; Daboecia polifolia — Ирландия, Азорские о-ва, Испания, южная Франция: Erica mediterranea — Ирландия, Испания, Португалия, Франция; Erica vagans — Англия, Испания, Португалия, Франция и др. Сюда же может быть причислен и ряд других средиземноморских видов, более широко распространенных на Британских о-вах, как: падуб (Ilex aquifolium), Tamus communis, Ruscus и др.

Стапф не пришел ни к какому собственному выводу о происхождении этих элементов британской флоры. Но он показал, что они составляют вполне определенную группу видов, связанную общностью своих ареалов, и поэтому объяснить, как это делали, присутствие их на Британских о-вах заносом птицами или тому подобными случай-

ными факторами, а также и человеком — не представляется возможным.

К такой же точке зрения еще раньше пришел и Энглер (Engler, 79), не допускавший тем не менее возможности сохранения здесь этих видов с третичного периода.

На другую точку зрения в отношении этих же элементов флоры Ирландии стал Прегер (Preger, 10; 39). Согласно последнему, эти виды представляют собой реликты флоры, некогда распространенной по западному побережью Европы от Ирландии до Испании. К такой же категории реликтовых растений, переживших ледниковый период, относится несколько видов, произрастающих, кроме Британских о-вов, еще в С. Америке или С.-В. Азии, как Spiranthes Romanzoffiana (орхидея), растущая в Ирландии и С. Америке; Eriocaulon septangulare — Гебриды (Шотландия), Ирландия, С. Америка; Sisyrinchium angustifolium — Ирландия, северная Германия, арктические области Старого Света и С. Америка.

Единственное объяснение, которое Прегер считает допустимым, это предположение проникновения этих видов во время существования материкового массива в северной части Атлантического океана, в состав которого входили Британские о-ва, а также Исландия и Гренландия.

Обращаясь теперь к вопросам, относящимся уже к послеледниковым распространениям растений на Британских о-вах, необходимо отметить интересную гипотезу Stomps (23). Он связывает нахождение в Англии ряда видов с заносом их водами Рейна в те времена, когда Рейн, как мы видели, протекал по Англии и когда устье его находилось у Кромера в северной части Норфолька. Существование ряда видов, связанных на материке в своем обитании с берегами и дюнами Рейна, а позже произрастающих в Англии на песчаных почвах, происхождение которых может быть в свою очередь объяснено наносом их древним Рейном, по мнению указанного автора, свидетельствует о проникновении этих видов в Англию путем заноса их водами Рейна, что в послеледниковое время могло продолжаться вплоть до времени дуба. Из числа таких растений могут быть названы растения, обычные по берегам Рейна: Eurucastrum Pollichii — в Англии найдено в Эссексе, Eryngium campestre — в Англии растет в двух местонахождениях — в Кенте и Суффольке; Silene otites и Artemisia campestris — на песчаных почвах в западном Норфольке и Суффольке.

Эта гипотеза пока не может считаться признанной: ей противопоставляют объяснение обитания этих видов наличием сходных экологических условий.

Но, конечно, несомненно, что основная масса флоры достигла Британских о-овов уже в послеледниковое время благодаря материковым соединениям с З. Европой. Сравнение флоры западной и северо-западной Франции с флорой Британских о-вов, произведенное Шевалье (Chevalier, 23), привело его к заключению, что существующая разница в этих флорах не может быть объяснена климатическими условиями, довольно однородными на обоих побережьях Ламанша. Отсутствие ряда видов этой флоры на британских берегах Ламанша говорит о том, что не вся флора во всем ее составе успела во время имевших место соединений проникнуть из западной Франции на Британские о-ва. Новое отделение их от материка водами вновь возникшего пролива приостановило дальнейшую миграцию видов, обусловив современную бедность британской флоры. Эту точку зрения оспаривает Гуд (Good, 28), объясняющий разницу в этих флорах современными условиями обитания.

Сложные вопросы исторической географии растений британской флоры подверглись детальному рассмотрению в специальной дискуссии, организованной в 1935 г. Королевским обществом в Лондоне (Discussion, 35), но тем не менее это не дало никаких решающих выводов. Сторонники полного уничтожения флоры во время ледникового периода и сторонники сохранения части третичной флоры не нашли никаких примиряющих эти две точки зрения научных фактов, и вопрос все еще ожидает своего окончательного решения.

Центральная Европа

Субтропическая флора Германской низменности между плиоценом и четвертичным периодом еще приближалась к современной флоре северной границы Средиземноморской области. По данным Вебера (Weber, 06), ископаемые остатки растений указывают, что в это время даже на севере З. Европы, в Голландии произрастала пихта (Abies pectinata), орех (Juglans tephrodes), стафилея (Staphylea pinnata), водяной орех (Trapa natans), кизил (Cornus mas) и виноградная лоза.

В несколько более поздних торфяных отложениях близ Бремена найдены остатки сосны, березы, папоротника, осок и вида, близкого к малине. Таким образом, в это время видовой состав флоры северной части Центральной Европы приблизился к составу современных северных лесов Европы. В еще более поздних отложениях, уже, повидимому, относящихся к началу ледникового периода, среди сфагновых мхов найдена ель (Picea omorikoides). Она представляла собой более мелкую, приспособленную к холодным климатическим условиям форму, родственную сохранившейся до настоящего времени в горах Балканского п-ова реликтовой ели (Picea omorika). Кроме того, здесь была найдена горная сосна (Pinus montana var. pumilio) и вид, родственный современным бруснике, клюкве и чернике (Vaccinium priscum), близко стоящий к восточноазиатским и североамериканским видам этого рода. В непосредственном соседстве с этими остатками растений была найдена карликовая береза (Betula nana) и несколько видов распростертых полярных ив. Растительность, как видно, уже приняла альпийский характер.

Наконец, в еще более поздних отложениях начала ледникового периода найден был незначительный слой торфа, образованный несколькими видами гипнового мха. Кроме незначительных остатков одного или двух видов осоки, здесь никаких других высших растений найдено не было. На тех же местах, где в третичном периоде росла субтропическая растительность, расстилалась лишенная деревьев и кустарников моховая тундра. Вслед за этим всю Центральную Европу покрыл ледник, уничтоживший и эти бедные последние остатки растительности.

С отступлением ледника растительность начала постепенно восстанавливаться. По данным пыльцевых анализов мы можем установить все последовательные стадии развития современного леса Центральной Европы. В настоящее время это не трудно сделать, так как недавно Бертшем (Bertsch, 40) опубликована сводка всех многочисленных данных пыльцевых анализов, относящихся к истории германского леса.

Последовательность смен состава этого леса рисуют пыльцевые диаграммы, полученные из серии проб, взятых с одного и того же места. Бертш в качестве примера такой смены воспользовался данными пыльцевого анализа, полученными из отложений торфа и озерных отложений Федерзее, лежащего на юге Германии, немного севернее Боденского озера. Самые нижние из этих отложений содержали еще незначительное количество пыльцы, принадлежащей карликовой березе (Betula nana), полярным ивам (Salix polaris и S. herbacea) и горной

сосне (Pinus montana). Очевидно, отложение этой пыльцы относится к ледниковому времени, а само-местонахождение лежало к югу от края ледника.

В расположенных выше слоях количество пыльцы возрастает. Наибольшее количество пыльцы принадлежит сосне. Внизу лежит пыльца горной сосны (Pinus montana), но выше к ней примешивается во все возрастающем количестве пыльца обыкновенной сосны (Pinus silvestris), что подтверждается находкой ее шишки. Таким образом, после отхода ледника лес первоначально был образован горной сосной.

На следующем этапе появляется береза, пыльца которой в отложениях, лежащих выше первых, составляет 57% общего количества. Горная сосна занимает в этих лесах уже второе место. Еще позже появляется обыкновенная сосна, которая вместе с горной сосной обеспечивает вновь господство сосны. В это время появляется и орешник, в дальнейшем доминирующий: 60% пыльцы уже принадлежит орешнику.

Вслед за этим появляется дуб, образующий вместе с берестом и липой смешанные леса, орешник же становится подлеском этих лесов. Дуб в свою очередь уступил место буку, а этот последний — ели, господствующему положению которой в настоящее время способствует уже человек.

Таким образом, историю германского леса можно подразделить по господствовавшему составу леса на 5 периодов: время сосны, время орешника, время дуба, время бука и время ели. Этот ход развития растительности подтверждается и пыльцевыми анализами, полученными во всех частях Германии.

Распределение растительности в Центральной Европе во время последнего оледенения, по данным этих же анализов, представляется в следующем виде. К югу от края ледника была расположена зона тундры. Это была кустарниковая тундра с карликовой березой, полярными ивами, злаками и травянистыми двудольными. За тундрой следовала широкая лессовая зона, также лишенная лесной растительности, о чем свидетельствует наличие пыльцы кустарниковых видов.

Южная граница этой безлесной зоны не доходила на 450 км от границы скандинавского ледника и на 200 км от границы альпийского оледенения.

Вся остальная часть Европы была покрыта лесами. На северной окраине этого леса отложения ледникового периода содержат остатки березы и сосны, а на востоке и ели. Этот хвойный лес с примесью пихты, ольхи и орешника растет вплоть до района Пизы в Италии и даже еще южнее до Понтийских болот, в которых найдены остатки пихтовых лесов. В настоящее время эти леса растут на вершинах Апеннин.

Но широколиственные виды на южной границе этого леса, в Севеннах, в средней Италии и в северной части Балканского п-ова не были уничтожены; их пыльца примешивается к пыльце хвойных видов. К югу отсюда господствовали уже лиственные, а также и средиземноморские вечнозеленые леса.

По данным пыльцы отдельных видов восстановление лесной растительности в Центральной Европе, продвигавшейся на север из ледниковых убежищ, рисуется в следующем виде. Продвижение березы в пределы территории современной Германии шло с юго-запада: чем дальше на восток, тем позднее она появляется. По данным Гросса, пыльца березы в восточной Пруссии начинает встречаться впервые примерно за 12 000 лет до нашей эры, т. е. на 5000 лет позже, чем на Боденском озере.

Распространение обыкновенной сосны начинается также с юго-

запада, в частности из ее главного убежища в восточных Карпатах. До наступления времени орешника сосна господствует во всей Германии. После этого она начинает убывать, достигая наименьших размеров во время господства бука.

Убежища орешника находились, по всей вероятности, также в Ю.-З. Европе, откуда он и начал распространяться. Ко времени среднего каменного века он был распространен уже по всей Средней Европе. В неолите он достигает северной Швеции и средней Финляндии, а на восток доходит до Днепра.

Количество пыльцы орешника в пробах максимально на западе, убывая к востоку: во Франции до 86%, в Моравии (юго-восточная Верхняя Швабия до 65%, в юго-восточной Баварии до 46%, в Саксонии и западной Силезии до 26%, в бывшей южной Польше до 17%, в Волыни до 14%, на Украине до 5%.

В то время как на западе орешник был повсеместно и равномерно распространен, на востоке Средней Европы он приурочен уже к горным областям, низины же были заняты степной растительностью.

Смешанные дубовые леса, по данным пыльцевых анализов, были образованы видами трех родов: дуба, береста и липы. Находки древесин и плодов указывают, что к ним примешивались ясень и клен. Эти три главных лесных дерева в послеледниковое время имели совершенно одинаковое распространение. Их пыльца появляется в пробах тем позднее, чем дальше на восток взята проба. Таким образом, распространение и этих родов из лежащих на юго-западе убежищ является несомненным.

Иной характер распространения имела ель. В настоящее время ель в Центральной Европе занимает три основные, в значительной степени изолированные друг от друга области обитания: 1) область Альп с их предгорьями, Шварцвальд и Швейцарская Юра, 2) Карпато-среднегерманская область с оторванными островными обитаниями в Гарце и Люнебурге (Lüneburger Heide) и 3) в восточной Пруссии. Такое распространение находит объяснение в данных пыльцевых анализов, свидетельствующих о заселении Центральной Европы в послеледниковое время елью по трем направлениям: 1) с юго-востока вдоль Альп — от юго-восточных Альп к Шварцвальду и через горные проходы в Тессине к Боденскому озеру, 2) в центральногерманской области от восточных Карпат к Татрам и через Судеты к Рудным горам (Erzgebirge), 3) также с востока, но значительно севернее: из Среднеевропейской части СССР к Литовской ССР и Пруссии.

Этому распространению из трех центров соответствует и наличие трех убежищ ели в ледниковом периоде: одним из них были возвышенности побережий Тирренского и Адриатического морей, вторым — Карпаты, третье же лежало в В. Европе. Бертш считает, что район Костромы был областью обитания ели в ледниковом периоде; вероятнее, что ее надо отодвинуть дальше на восток, к Уралу.

Пихта (Abies alba) является третичным обитателем З. Европы. В плиоценовых отложениях пыльцы на германо-голландской границе, на р. Маасе и в бассейне р. Майнца пихта составляет 36%. Во время последнего межледниковья она шла на север значительно дальше своего современного обитания — до Гамбурга, Позена, Гродно и г. Копысь на Днепре в Витебской области.

Третичное распространение пихты в Европе подтверждается и произрастанием в Средиземноморской области в настоящее время 11 видов, ограниченных небольшими ареалами: Abies pinsapo — в южной Испании, A. marocana — северо-западном Марокко, A. numidica — в Алжире, A. nebrodensis — в Сицилии, A. cephalonica — в Греции, A. Borisii regis — в Македонии, A. equi trojani — в горах близ Трои,

A. Bornmülleri — также в М. Азии, в горах ее черноморского побережья, A. Nordmanniana — в западном Закавказье и A. cilicica — на Тавре и Либаноне. Одна только A. alba имеет более широкий ареал, доходя на юге до южной Италии и Албании. Можно предположить, что ее ледниковыми убежищами были полуострова Средиземноморской области, что подтверждается нахождением ее остатков в Италии в Тоскане и южнее Рима. С этих трех средиземноморских полуостровов и шло распространение пихты в пределы Центральной Европы в послеледниковое время.

Главнейшее дерево лесов Германии — обыкновенный бук — достигает наибольшего своего распространения в Центральной Европе к концу бронзового века, примерно за 800 лет до н. э. Нанесение на карту данных пыльцевых анализов дает основание предполагать, что его послеледниковое распространение шло с Балканского п-ова вдоль Альп. Это подтверждается также реликтовым обитанием бука на полупути, в долине Инна близ Инсбрука совместно с Ostrya carpinifolia, характерным деревом иллирийских лесов. Это хорошо гармонирует с обитанием на Балканском п-ове обыкновенного бука и несомненно третичного бука (Fagus orientalis), который, по нашему предположению, и является его родоначальником. Бук в своем распространении сопровождался рядом травянистых спутников, что подтверждается также данными пыльцевых анализов.

Это распространение лесных деревьев и послеледниковые смены лесов происходили уже во время обитания в Центральной Европе человека, о чем свидетельствуют данные палеолитических и неолитических находок.

В районе Федерзее, смена лесов которого была выше очерчена, остатки человека палеолита, охотника на оленей, относятся ко времени кустарниковой тундры, когда леса еще отсутствовали. Ряд стоянок человека, расположенных вокруг озера и относимых к среднему периоду каменного века, совпадает со временем убывания сосны и временем орешника вплоть до начала появления смешанных дубовых лесов. Господство последних совпадает с началом неолита. Во время позднего неолита уже происходила смена дубовых лесов буковыми. В бронзовом веке бук уже доминирует в составе лесов.

Европейская часть СССР и Сибирь

Флора В. Европы подверглась такому же уничтожающему влиянию ледникового периода, как и З. Европы. В С. Азии это влияние сказалось на растительности не так катастрофически, как в Европе. Причиной этого является, с одной стороны, меньшее развитие ледниковых явлений в Азии, чем в Европе, с другой стороны — отчасти и то обстоятельство, что в то время как в Европе в третичном периоде флора носила тропический и субтропический характер, в Сибири в течение всего третичного периода она имела умеренный характер, что позволяло ряду ее элементов лучше противостоять холоду.

В Европейской части СССР, как мы видели (гл. VI), субтропическая флора с пальмой сабаль доходила до южного Урала, а может быть, и проникала в пределы западной Сибири. Наступания ледников, спустившихся к тому же на 10° южнее, чем в Сибири, уничтожили эту флору, за исключением, вероятно, лишь небольшого количества уцелевших рефугиумов, на которых мы в дальнейшем и остановимся. Это было причиной отсутствия преемственности и постепенности в развитии флоры В. Европы. Ее современная флора носит пришлый характер. Таким образом, флора Сибири в отличие от флоры Европейской части СССР хотя и пострадала во время ледникового периода, но тем не менее сохранила преемственность со сформировавшейся на ее основе современной флорой. Вследствие этого ископаемые третичные флоры Сибири представляют большой интерес для понимания современного ее состава, почему мы кратко и остановимся на них в этой главе.

Палеоботанические данные

Основные черты развития третичной флоры Сибири, согласно А. Н. Криштофовичу (36), рисуются в следующем виде. В конце мелового периода флора среднего Урала (р. Лозьва) носила тепло-умеренный характер. В ее состав входили: Sequoia, Populus, Magnolia, Ficus, Ilex, Macclintockia. Крупные листья свидетельствуют о благоприятных климатических условиях. Этот флористический состав очень сходен с имевшимся в это же время в Гренландии. В первой половине третичного периода на всем протяжении от Урала до Камчатки и Аляски флора отличалась исключительным однообразием и была представлена секвойями, ольхой, грабом, буком, каштаном, платаном, тополем, комптонией и ликвидамбаром. Сходная флора описана И. В. Палибиным (36) и для Байкала. Эта тургайская флора нигде не включала элементов субтропической, а тем более тропической флоры.

Тургайские элементы сначала по горным хребтам, а с миоцена и более широкими путями проникали в Европу, вытесняя вымиравшую субтропическую флору. В плиоцене она уже широко представлена во всей З. Европе, включая горные склоны Средиземноморской области.

Вторая половина третичного периода была временем вымирания значительной части элементов этой тургайской флоры, в первую очередь ее листопадных деревьев. Миоценовые флоры, найденные у г. Тары на р. Иртыше, а также с р. Бухтармы, еще носят тургайский, хотя и обеднелый характер: в них уже отсутствуют бук, каштан, комптония. В это же время, с миоцена по плиоцен, на севере Сибири флора приобретала ксерофитные черты: листопадные роды, за немногими исключениями, исчезали и флора приобретала характер хвойного леса, сходного с лесом тихоокеанской С. Америки. Последний в это же время также обособился от широколиственного леса ее атлантической части. Так, в пределах Якутской области Воллосовичем были найдены между нижними течениями Лены и Яны, по р. Омолою, шишки хвойных, которые были определены Сукачевым (10) как принадлежащие сосне (Pinus monticola), растущей сейчас в качестве реликта лишь в горных районах Калифорнии, и ели (Picea Wollosowiczi), также близкой к реликтовой высокогорной калифорнийской ели (Picea Breweriana), и др. Эти находки свидетельствуют о наличии уже в это время более суровых климатических условий, но вместе с тем говорят и о богатстве североазиатской флоры и связанности ее с северо-западноамериканской.

Наконец, еще далее к востоку для Алдана Криштофовичем (15) определены найденные здесь Зверевым шишки уже упомянутой ели (Picea Wollosowiczi) и плоды американского серого ореха (Juglans cinerea), сейчас растущего в диком состоянии лишь в С. Америке, но найденного в плиоценовых отложениях во многих местах З. Европы.

В настоящее время число ископаемых местонахождений этого ореха в Азии увеличилось: его ископаемые плоды найдены в Японии в нескольких местонахождениях на Хоншю, что подтвердило имевшиеся уже ранее указания о нахождении серого ореха в ископаемом состоянии в Японии. В 1936 г. Дементьевым были вновь найдены плоды этого ореха в Сибири, в окрестностях с. Демьянского на р. Иртыше. А. Н. Криштофович (36) относит эту находку к плиоцену, т. е. к тому же времени, к какому относят нахождение этих ископаемых орехов и

в З. Европе. К западу от Урала этот орех в СССР пока еще не был найден. Еще далее, для крайнего востока С. Азии — Анадырского района — Криштофович (28) описал новую ель — Picea anadyrensis, имеющую сходные черты с канадской сосной (P. canadensis) и уже упомянутой калифорнийской (P. Breweriana). Криштофович считает возможным допустить, что хотя последняя ель, как и остальные из только что упомянутых растений, и являлась представительницей доледниковой лесной флоры Сибири, но само время ее погребения, возможно, соответствует уже началу эпохи оледенения.

На северо-востоке, вероятно, в это время из состава общей восточноазиатской флоры уже закладывалась современная сибирская лесная флора. Это прекрасно показал В. Н. Сукачев (24), анализируя историю развития лиственниц. В современной горной флоре Китая сохранились виды, наиболее близкие ко всему эволюционному ряду лиственниц, в котором европейская, сибирская и даурская лиственницы являются конечными звеньями. Об этом говорит и нахождение шишки лиственницы в ископаемом состоянии по р. Омолою в северо-восточной Якутии. По всей вероятности, аналогичную картину эволюции выявил бы анализ и кедровой сосны.

С наступлением ледникового периода растительность территорий северной окраины Сибири, оставшихся непокрытыми ледником, приняла характер тундры. Лесная флора из ели, сибирской пихты, сибирской кедровой сосны, лиственницы, березы перемещалась к югу.

Восстановление благоприятных климатических условий в межледниковые эпохи позволяло растительности вновь продвигаться на севере, с тем чтобы при новом охлаждении климата опять отступить к югу. Но и при этих миграциях видовой состав растительности с каждым разом продолжал беднеть, утрачивая все более и более свои третичные элементы.

Растительность ледникового периода

Изменения климатических условий в четвертичном периоде и связанные с ними изменения в составе и распределении растительности на территории СССР доказаны рядом макроскопических и микроскопических исследований межледниковых отложений торфяных болот, а также и другими наблюдениями. В числе их и пыльцевой метод начиная с 1919 г. был применен при исследовании наших торфяников, и в настоящее время уже имеется ряд работ, основанных на многочисленных пыльцевых анализах. Но количество пунктов исследования тем не менее при громадности территории нашей страны еще чересчур ничтожно, чтобы можно было уже нарисовать полную картину смены древесных пород в В. Европе и С. Азии в послеледниковую эпоху. Все же для ряда отдельных районов черты происходивших изменений уже вполне обнаружены имеющимися исследованиями.

Для миндель-рисской межледниковой эпохи мы имеем по СССР очень незначительное количество данных, но тем не менее то, что нам известно, очень показательно. Так, например, В. Н. Сукачевым (08) были описаны ископаемые находки, сделанные в 1906 г. в межледниковых озерных отложениях, по всей вероятности, миндель-рисской эпохи, близ г. Лихвина у р. Оки (Калужский район). Среди них наибольший интерес представляют семена водяного растения — Euryale ferox, очень близкого к тропической виктории регия (Victoria regia), растущей в наших условиях лишь в оранжереях. Euryale ferox в настоящее время растет в Ю.-З. Азии: в Индии, Китае, Манчжурии, на Дальнем Востоке СССР, на о. Формозе и в Японии.

Вместе с этим видом найден и ряд других, носящих менее суб-

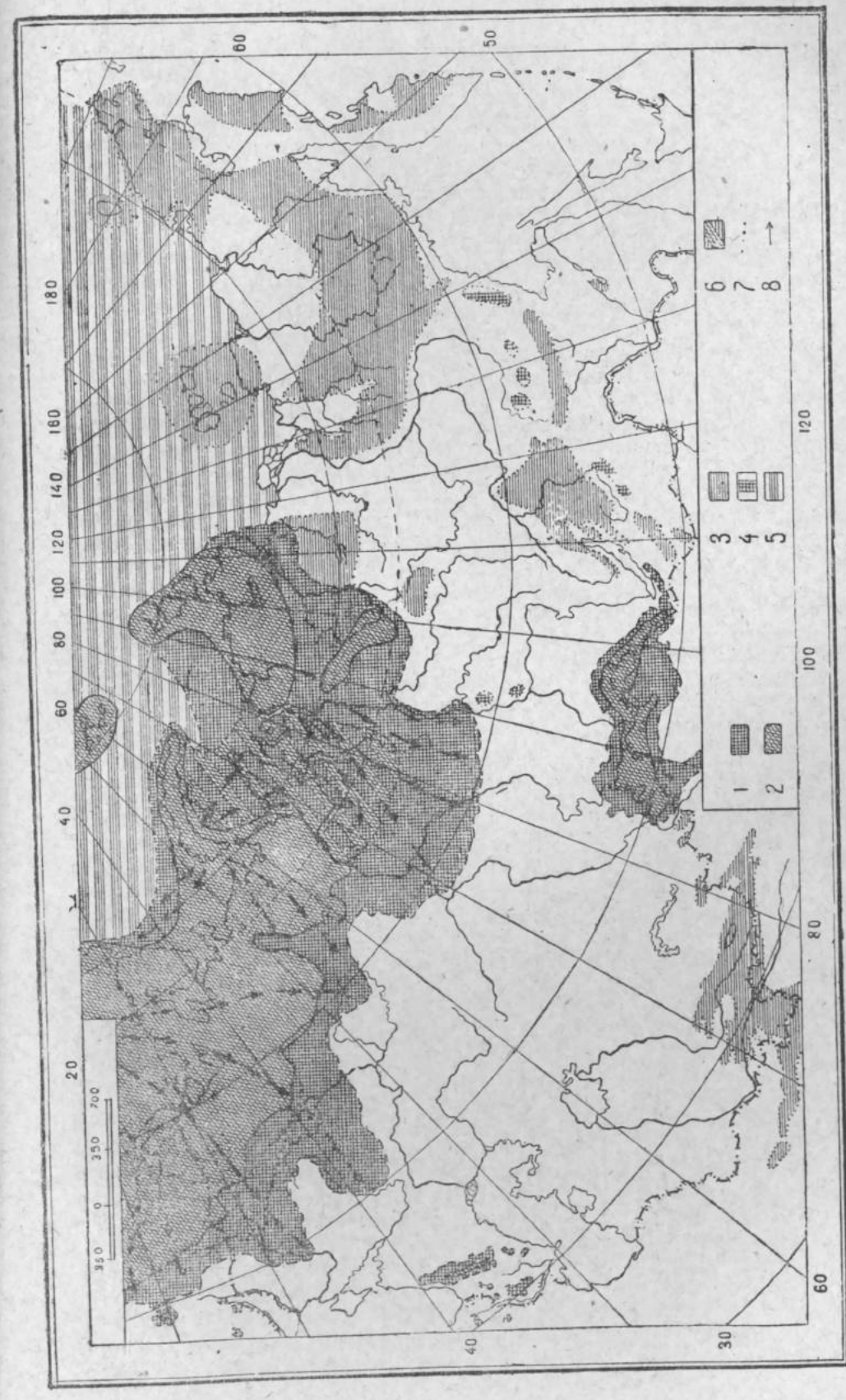


Рис. 51. Карта оледенения СССР.

1 — области распространения максимального (предположительно русского) оледенения, *2* — область распространения последнего (предположительно вюрмского) оледенения, *3* — области распространения четвертичного оледенения точно неизвестного возраста, *4* — области возможного распространения четвертичных оледенений, *5* — предполагаемое распространение сплошных льдов на море в ледниковый период, *6* — области предполагаемого распространения последнего оледенения, *7* — южная граница миндельского оледенения в Европейской части СССР, *8* — предполагаемые направления движения ледников (из Большого Советского Атласа, № 90 Б, 1938)

тропический характер, но тем не менее растущих у нас в настоящее время значительно южнее. К ним, например, относятся тисс, бук, граб, водяной орех (Trapa natans), роголистник (Ceratophyllum demersum), наяда (Najas marina) и др. В менее глубоких слоях этого же отложения найдены уже остатки растений более северного характера, в том числе и лиственницы. Они свидетельствуют, что вскоре наступили более низкие температуры, вызвавшие, очевидно, новое отступление и вымирание этих южных растений и замену их более северной флорой, которая через некоторое время тоже должна была исчезнуть под влиянием наступавшего ледника.

Значительно больше данных мы имеем для следующей, рисс-вюрмской межледниковой эпохи, суммированных в ряде работ В. С. Доктуровского (29, 30, 31, 32; см. там литературу). Эти данные говорят о существовании еще ряда теплолюбивых видов в широтах, где они у нас в настоящее время совершенно отсутствуют. Вместе с тем они свидетельствуют и о том, что растения, как указанные Euryale, тисс и бук, заходившие во время предшествующей межледниковой эпохи севернее 54° с. ш., в последующую рисс-вюрмскую эпоху здесь уже отсутствуют. Так, В. Н. Сукачев (28), подводя итоги исследований послетретичных пресноводных отложений близ с. Троицкого около Москвы как своих, так и других авторов, рисует следующую картину постепенного изменения климата и растительности, которая может быть разбита на три фазы.

1. Наиболее древняя флора, характеризующаяся холодным лесным климатом, — растительность представлена в преобладающем количестве еловым лесом из Picea obovata с примесью обыкновенной сосны, а также Nuphar luteum, Chara и др.

2. Более теплая фаза — растительность представлена смешанным лесом с преобладанием дуба и примесью сопровождающих его видов, а также таких видов, как татарский клен (Acer tataricum), в настоящее время в Московской области не произрастающий. В отложениях и нижнего (13,5%), и среднего слоев (0,8%) найдена пыльца пихты, ближайшие же местонахождения сибирской пихты находятся на расстоянии 400 км, а европейской — 1000 км.

3. Начавшееся в предшествующую фазу возрастание сухости климата продолжало прогрессировать, вследствие чего озеро высохло и установились степные условия — степная фаза.

В межледниковых отложениях ряда пунктов, исследованных В. С. Доктуровским, были найдены в числе других водяные растения — Salvinia natans, Aldrovanda vesiculosa, Ceratophyllum demersum, Najas marina, Nymphaea alba, Nuphar luteum, Stratiotes aloides, Trapa muzzanensis, отличающаяся от обычного водяного ореха [(Trapa natans), указываемого также для межледниковых отложений, например, у Ануфриева (23), для Калининской области, б. Тверской губернии] наличием, кроме обычных четырех рогов на плодах, еще четырех выступов-бугров между ними, а также плоды древесных пород, образовывавших леса вокруг этих водоемов, в том числе граба (Carpinus betulus), клена (Acer platanoides), липы (Tilia platyphylos), и др. Но наиболее характерным ископаемым растением этих отложений является бразения (Brasenia purpurea) (по современной терминологии — Br. Schroeteri), семена которой найдены были во многих пунктах и в большом количестве.

Бразения является характерным руководящим ископаемым для межледниковых отложений. Нахождение ее в гипновом торфе говорит о том, что она произрастала не в очень глубоких водоемах. С началом заболачивания последних должны были создаться совершенно иные экологические условия, которые не могли не вызвать вымирания бразении. Бразения относится к семейству нимфейных (Nymphaeaceae) и в настоящее время в Европе не растет. Современное ее обитание связано с субтропическим и тропическим климатом. Ее ареал охватывает С. Америку (от Новой Шотландии до Калифорнии, Флориды, Кубы и Мексики), Анголу в Африке, Ю.-В. Азию (Ост-Индия, Япония, Манчжурия, Уссурийская область, низовья р. Буреи в Амурской области) и В. Австралию. В ископаемом состоянии она известна из третичных и послетретичных отложений Европы, но в достоверно послеледниковых отложениях она, повидимому, ни разу найдена не была, хотя на это и имеются указания (Сукачев, 10). Очевидно, в Европе она вымерла во время второй межледниковой эпохи, не пережив последнего вюрмского оледенения.

В новых местонахождениях по р. Мга, в Петрозаводске, Повенце и Беломорско-Балтийском водоразделе, относимых И. П. Герасимовым и К. К. Марковым (39) к рисс-вюрмскому межледниковому времени, в противоположность В. Н. Сукачеву (38), считающему их интерстадиальными, найдена пыльца дуба, орешника и ольхи со значительным преобладанием последних двух.

В. Н. Сукачев (38) в новейшей сводке растительности плейстоцена СССР приводит 176 видов, из которых 135 высших, найденных в различных местонахождениях в Европейской части СССР и относящихся к рисс-вюрмской межледниковой эпохе.

Для Сибири П. А. Никитин (38) опубликовал результаты своих определений четвертичных ископаемых спор папоротников, а также пыльцы, листьев, плодов и семян покрытосеменных растений, относящихся к 58 видам. Они были найдены в низовьях р. Иртыша и, по его мнению, должны быть отнесены к миндель-рисскому межледниковому времени. Среди этих растений имеются как папоротникообразные Salvinia, Azolla и Selaginella selaginoides, так и семенные деревья, кустарники или полукустарники: ель, пихта, береза (Betula nana, B. humilis и B. pubescens), кизил (Cornus), брусника, клюква, водяника (Empetrum nigrum), многочисленные травянистые растения как однодольные, так и двудольные. Бо́льшая часть этих растений (28,5%) имеет в настоящее время распространение на севере умеренной области, 19,8% из них часто заходят в арктическую зону. Даже Salvinia растет в западной Сибири от Томска до Семипалатинска, Selaginella selaginoides произрастает на торфяных болотах северного Урала и в северном Приуралье. Исключением является лишь Azolla, но, как указывает автор, на основании ее нахождения нельзя делать каких-либо выводов климатического характера. Если же к этим северным видам добавить 71,5% широко распространенных в лесной и степной зонах Евразии растений, среди которых нет ни одного выраженного южного вида, то можно сделать заключение, что в это время климат Сибири был даже несколько холоднее современного.

На основании анализа найденных растений западная Сибирь времени этого межледниковья представляется автору заболоченной низиной, покрытой лугово-болотной травянистой растительностью с небольшой примесью мелких кустарников и еще меньшей — деревьев, с большим числом стоячих водоемов, с более холодным, чем современный, климатом, что препятствовало образованию торфа. Еще неопубликованные сборы ископаемых флор с рек Оби и Пнеми, между Сталинском и Обдорском, рисуют ту же картину «необычайной устойчивости, консервативности сибирского климата и растительности за все время квартера». Происходили незначительные колебания климата, вызвавшие некоторые изменения в составе флоры: вымерла Azolla, отошла в более южные районы Salvinia, поднялась в горы и отошла к северу Selaginella selaginoides, ископаемый кизил Cornus Su-

kaczevii эволюционировал в C. sibirica, «но все это происходило в условиях издревле сибирского, континентального, мало менявшегося климата».

Изменения растительности в послеледниковое время

Переходя теперь к изменениям в составе и распределении растительности в период, протекший со времени последнего отступания ледника, мы можем констатировать новое ее возвращение на занятые ледником территории или на находившиеся под непосредственным его влиянием. Вместе с тем имеют место и изменения в составе растительности, стоящие в связи с происходившими колебаниями климата.

Исследования П. Никитиным (27, 28) растительных остатков в ряде последовательных отложений, начиная с конца третичного периода, по водоразделу Дон — Воронеж и прилегающему правобережью Дона в пределах Воронежской области, вполне отчетливо показали смену растительности на этой южной окраине ледника. Растительность наиболее ранних из этих отложений переходного времени, между средним и верхним плиоценом, характеризуется значительным богатством и разнообразием (по предварительному подсчету растительные остатки относятся не менее чем к 140 видам), отчетливой теплолюбивостью, большим количеством современных североамериканских и восточноазиатских форм, наличием таких водяных растений, как водяной папоротник (Salvinia natans), насекомоядное растение альдрованда (Aldrovanda vesiculosa) и бразения (Brasenia). Количество видов современной воронежской флоры равно приблизительно 50%. Характерна бедность древесными формами; число их все же достигает 16, в том числе сосна, пихта, ель (типа omorica), ольха, ивы и др. Из растений, уцелевших и до настоящего времени, в Воронежской области и других районах средней и южной Европейской части СССР, в качестве третичных реликтов надо отметить сальвинию и альдрованду.

В более позднем отложении, по всей вероятности верхнеплиоценового времени, выпадает уже значительная часть элементов, отсутствующих в современной флоре, число древесных форм снижается до 6—8, общее количество видов примерно равно только 40.

В еще более молодом отложении, уже очень близком к рисскому леднику, экзотические элементы совершенно исчезают. Флора носит уже близкий к современному характер, хотя в ней еще и встречаются некоторые западные элементы (например, Potamogeton trichoides).

Наконец, растительные остатки послерисских отложений характеризуются наличием 100% современных видов, скудной древесной растительностью и сходством флоры северной и южной частей области.

Таким образом, эти данные являются вполне наглядным доказательством постепенного обеднения растительности от плиоцена до рисского оледенения соответственно постепенному непрерывному ухудшению климата. Окончание рисского оледенения явилось поворотным моментом, после которого последовало восстановление растительности и, в частности, уже в более позднее время, обогащение ее древесными видами. В заключение необходимо отметить отсутствие здесь, у края ледника, арктических видов, появляющихся в отложениях, образовавшихся тотчас же после отступания ледника уже значительно севернее. Точно так же и в средней Европейской части СССР, несмотря на имеющиеся 40 местонахождений межледниковой и интерстадиальной ископаемой флоры, остатков арктических видов найдено не было (Сукачев, 38).

Нахождения ископаемой арктической флоры, начиная с 1870 г., когда впервые она была установлена Натгорстом для южной Швеции, в настоящее время известны из многочисленных мест З. Европы до Прибалтийских стран включительно (Финляндия, а также близ Везенберга, г. Дерпта, г. Феллина — Натгорст, по р. Аа, близ Тательмюнде — Толль).

В Европейской же части СССР ископаемые остатки арктической флоры были найдены впервые в окрестностях Ленинграда. Здесь С. А. Яковлев (14) нашел в местности «Песчанка» по р. Тосно остатки таких растений, как полярные ивы (Salix reticulata и herbacea), карликовая береза (Betula nana) и характерная для этой флоры дриас (Dryas octopetala), по названию которой и обозначают эту флору — «дриасова». Позднее Ануфриевым (23) вблизи Пушкина (Детского Села) были найдены в Тололовском болоте в большом количестве остатки этих же растений, а также несколько полярных, тундровых мхов, как Aulocomnium turgidum, Drepanocladus latifolius и Calliergon turgescens и др. Все эти виды являются представителями полярной флоры, входящими обычно в состав флоры арктической зоны СССР. В пределах Ленинградской области эти растения, за исключением Betula nana, в настоящее время не растут. Только карликовая береза сохранилась на болотах северо-западной и даже отчасти средней Европейской части СССР, в том числе и на Тололовском болоте, где она была найдена и в ископаемом состоянии в качестве ледникового реликта.

Отложения, в которых найдены эти растительные остатки, относятся к раннему периоду послеледникового времени, когда значительная часть территории Ленинградской области была покрыта водами «Рыбного озера», образовавшегося от талых вод последнего ледника и названного так Яковлевым вследствие встречающихся в его отложениях остатков рыб. Позже вся эта территория была покрыта трансгрессией Иольдиевого моря. На оставшейся же суше господствовала арктическая растительность, остатки которой и сохранились в указанных отложениях. Впоследствии аналогичные растения были найдены и в ряде других местонахождений Ленинградской области.

К. И. Солоневичем и А. А. Корчагиным (34) опубликованы чрезвычайно интересные данные об аналогичном нахождении ископаемой арктической флоры близ Тотьмы по р. Сухоне в Вологодской области. Здесь, помимо остатков ряда водяных растений, были найдены листья Dryas octopetala, незначительные остатки карликовой березы (Betula nana), большое количество остатков полярной ивы (Salix polaris), а также Thalictrum alpinum и Armeria sibirica. Последние два вида для четвертичных отложений СССР приводятся впервые. Современное распространение A. sibirica ограничено побережьем Ледовитого океана от полуостровов Канина и Колгуева до альпийской области Урала, причем ближайшие местонахождения лежат на расстоянии 650—850 км от Тотьмы.

Произведенный пыльцевой анализ показал крайнюю бедность взятых проб пыльцой древесных пород. Последняя была представлена преимущественно пыльцой ивы при ничтожном количестве пыльцы сосны и березы и при полном отсутствии пыльцы ольхи и ели. Это говорит о более суровом климате, чем в районе нахождения арктической флоры, описанном Яковлевым, и большей удаленности мест произрастания лесных пород. В это время, вскоре после отступания вюрмского ледника, растительность окрестностей Тотьмы носила безлесный, близкий к тундровому характер.

Очень сходные данные получены Солоневичем (38) и для окрестностей Великих Лук. Здесь на береговой полосе послеледникового озера

были заросли Betula nana, красной толокнянки (Arctostaphylos uva ursi), дриады (Dryas octopetala), осоки, ивы, а также плауны и мхи.

Древесная растительность представлена небольшим количеством пыльцы сосны, одним пыльцевым зерном липы, ивы, ольхи и облепихи (Hippophae rhamnoides). Весьма вероятно, что эта деревянистая растительность находилась южнее, откуда ее пыльца была занесена в исследованное местонахождение. Об этом говорит отсутствие в нем макроскопических остатков этих деревьев.

В дальнейшем происходило постепенное потепление климата, позволившее более южной растительности проникнуть в широты, ранее занятые ледником, и вытеснить эту арктическую флору. Но как и в З. Европе, на территории СССР климат изменялся неравномерно; он подвергался вековым колебаниям, во время которых более холодные и влажные периоды сменялись теплыми и сухими. Для СССР мы имеем ряд доказательств, что в течение послеледникового времени существовал период с климатом, более теплым и сухим, чем современный. Об этом говорят данные пыльцевого анализа, об этом говорят и нахождения во многих пунктах в торфяниках пограничного горизонта, об этом, наконец, свидетельствуют находки ископаемых растений, заходивших на север в широты, в пределах которых они в настоящее время расти уже не могут.

Одним из наиболее наглядных доказательств существования в послеледниковую эпоху времени с более теплым климатом, чем современный, может служить водяной орех (Trapa natans). Водяной орех распространен в настоящее время в Средиземноморской области от Алжира и Испании до Передней Азии, Средней и Восточной Европы, где он заходит на север до средней Франции, Бельгии и Голландии, восточной части Балтийской области и Европейской части СССР до Мологи на 58°10′ с. ш. Вне Европы он распространен в Средней и Южной Азии до Манчжурии, Формозы и Японии, а в Средней Африке представлен рядом рас (или видов); в С. Америку и Австралию он занесен человеком. Главным препятствием распространению этого растения является необходимость высокой температуры воды для развития цветов и завязывания плодов.

Trapa, как это установлено нахождением в ископаемом состоянии ее орехов, и в межледниковую, и в послеледниковую эпохи в своем распространении заходила значительно дальше на север, чем в настоящее время. Ряд таких ископаемых местонахождений известен на Скандинавском п-ове, почти до 63° с. ш., а также в Дании и Финляндии, где этот вид сейчас совсем не произрастает (на юге Швеции он сохранился в одном лишь месте и то в культуре). В СССР водяной орех точно так же заходил значительно севернее своего современного распространения. Так, его орехи были найдены Алабышевым (24) при исследовании болот Ленинградской области, а Марковым и Порецким (34) в южной части побережья Онежского озера близ с. Жабиницы. Упомянутые находки дополняют ранее известные нахождения этих орехов в псковских, гдовских и других глубоких торфяных болотах.

Таким образом, несомненно, что это растение не раз сокращало свой ареал и затем опять его восстанавливало. Последнее расширение ареала падает уже на послеледниковую эпоху. Конечно, самым простым объяснением является допущение, что в промежутке от отступания ледника и до современного времени был момент, когда климатические условия были более благоприятны, чем теперь. С их ухудшением произошло новое и пока последнее сужение ареала этого растения.

Имеется очень большая литература, посвященная вопросу распространения водяного ореха, причем каждый автор считал своим долгом

придумать свою, часто в высшей степени фантастическую, «теорию» для объяснения географии этого вида. Два вопроса требовали разрешения: 1) как происходило распространение Trapa и 2) чем объяснить сокращение ее ареала. Не останавливаясь детально на этой полемике, укажем лишь, что часть авторов считала, что распространение Trapa происходит благодаря заносу человеком, птицами, рыбами и т. д. Все эти предположения, как это обычно при такого рода догадках, не подкреплены никакими фактами и наблюдениями. Единственно правильный взгляд был высказан Танфильевым. Он указал, что Trapa растет в неглубоких бассейнах или на неглубоких местах водных бассейнов и прикрепляется ко дну, как якорем, своим четырехрогим плодом, который не утрачивает механической связи с растением, из которого оно выросло. В половодье растения отрываются от места их прикрепления и разносятся ветром и течениями по всему бассейну.

Хитрово дополнил (05) эти указания интересным наблюдением над биологией водяного ореха. Наблюдения показали, что прорастающий стебель растения тянется к поверхности водоема, где уже и образует розетку листьев. После образования розетки Trapa готова при первом подъеме воды подняться с места и временно превратиться в плавающее растение. Благодаря наличию якоря в виде связанного с растением плода, Trapa укоренится лишь на таком месте водоема, где глубина в момент наивысшего уровня воды не будет превышать длину стебля с якорем.

Таким образом, вполне понятно, что в эпоху отступания ледника обилие водоемов и рек должно было способствовать широкому распространению водяного ореха.

По вопросу о причине вторичного сокращения ареала имеется не меньшая разноголосица в научной литературе, чем по вопросу ее распространения. Из всех точек зрения единственной приемлемой является допущение изменения климатических условий, повлекших за собой отступание Trapa к югу из своих северных пределов распространения (Gams *in*: Hegi; Хитрово, 0,5, см. цитированную литературу).

В качестве еще одного примера, свидетельствующего об изменении климатических условий, можно привести нахождение Араповым (14) веточки лиственницы на глубине 3 м при обследовании мохового болота в пределах Псковского района. Подобная находка повторилась в другом месте — при обследовании одного из заторфованных бывших заливов Псковского озера (Кузнецова, 27), где была найдена часть шишки. Озера окаймлено торфяником, в месте исследования имевшим 3 км ширины. В настоящее время торфяник порос болотистым лесом из ели, березы и ольхи, на значительном протяжении вырубленным и замещенным луговыми болотами.

Произведенное бурением исследование торфяника показало, что первая наземная растительность в нижних слоях торфяника могла отложиться лишь в момент значительного понижения уровня воды в озере, так как она лежит на 4—5 м ниже современного уровня воды в Псковском озере. Этот момент может быть отнесен к бореальному времени с теплым и континентальным климатом, после чего с наступлением более теплого и влажного атлантического времени началось новое поднятие воды в озере. В конце этого периода на исследованном торфянике появляется ель, а с ней и лиственница. В настоящее время ближайшее к Псковскому озеру местонахождение лиственницы находится в расстоянии 600 км.

Ряд фактов говорит об имевших место колебаниях климата и в Сибири. В настоящее время также известна ископаемая арктическая флора и из Сибири. Так, В. Н. Сукачевым опубликованы определения ископаемой растительности, найденной им у с. Демьяновского, на

р. Иртыше, в пределах Тобольской области. В ней оказались полярные ивы (Salix polaris и herbacea), дриас (Dryas octopetala) карликовая береза (Betula nana), а также голубика (Vaccinium uliginosum) и трехлистная вахта (Menyanthes trifoliata), которые хотя и растут в настоящее время главным образом на торфяниках в лесной области, но заходят и в тундру; Pachypleurum alpinum, растущий в настоящее время в арктической зоне СССР и в альпийских областях Сибири и Средней Азии. Эти данные говорят о том, что во время ледникового периода арктическая флора в Тобольской области опускалась значительно южнее современной ее границы.

Но вместе с тем имеется ряд фактов, свидетельствующих о том, что в дальнейшем, в течение послеледникового времени, в Азии, как и в Европе, был период с более теплым климатом, чем в настоящее время. Так, Сукачев (22) обнаружил в Карской тундре, между берегом Карского моря и р. Щучьей, левым притоком р. Оби (между 67° 50′ и 68° 25′ с. ш.), значительные толщи торфа, большей частью сфагнового. В настоящее время эти торфяники лежат в пределах безлесной тундры, севернее современной границы не только леса, но и древесной растительности и являются мертвыми, погребенными под современной тундрой. Их значительная мощность свидетельствует о том, что во время формирования этих торфяников шло энергичное торфообразование, между тем как сейчас в тундре торф почти не образуется. Растительные остатки в виде древесины, шишек, листьев и семян, обнаруженные в этом торфе, говорят о том, что в момент отложения этого торфа древесная растительность находившегося на этом месте леса была представлена елью (Picea obovata), лиственницей (Larix sibirica), пихтой, березой (Betula pubescens и B. nana), ольхой (Alnus fruticosa) и ивами. Помимо того, здесь росли и такие растения, как малина и роголистник (Ceratophyllum demersum), современная граница распространения которых проходит значительно южнее. Нахождение указанных лесных видов было подтверждено анализом найденной здесь пыльцы. Этот анализ показал увеличение процента сосны по направлению к верхней части торфяника, что говорит о преобладании ее к этому времени над елью (Егорова, 30).

Приводимые данные указывают на то, что древесные породы доходили в момент образования указанного торфяника до значительно более северных широт, чем в наше время, так как теперешняя северная граница распространения сосны проходит на 200 км южнее самого южного из обследованных пунктов торфяника. Эти обстоятельства не оставляют сомнения в существовании в течение послеледниковой эпохи периода с более теплым климатом, чем в настоящее время. Сукачев считает эти торфяники послеледниковыми.

К аналогичным выводам пришел и Зубков (31) на основании исследования такого же погребенного торфяника в Гыданской тундре, недалеко от устья р. Юрибей (70°37′ с. ш. и 76°34′5″ в. д.). Здесь на контакте торфяного слоя и подстилающей породы были найдены в большом количестве горизонтально лежащие стволы и ветки березы (Betula alba), а пыльцевой анализ обнаружил наличие, помимо березы, и сосны.

Отложения торфа с древесными и растительными остатками, не связанными с современной растительностью Арктики, указывались, помимо того, еще для ряда пунктов как Европы, так и Азии (см. Танфильев, 11, и Зубков, 31).

Давались и иные толкования нахождению этих растительных остатков. Например, Танфильев видит причину гибели этой древесной растительности не в изменении климатических условий, а в чисто почвенных условиях, связанных с заболачиванием леса. Сейчас можно

считать общепризнанным, что захождение леса в современные арктические широты было связано с существованием и в Азии более теплого, чем современный, климатического периода.

Возможно, что о более северном, чем в настоящее время, пределе лесной растительности говорят и исследованные Сукачевым (13) растительные остатки пищи мамонта, найденного на р. Березовке в Якутской области, если только существование этого мамонта можно отнести к послеледниковому времени. Главной пищей мамонта служили, как показали эти исследования, луговые травы, в особенности злаки и осоки, как Alopecurus alpinus, Beckmannia eruciformis, Agropyrum cristatum и др. Состав этих видов говорит о климате, приближающемся к современному, хотя, по всей вероятности, более сухому, способствовавшему развитию луговой растительности за счет болотно-тундровой (Толмачев, 28).

Совокупность имеющихся в настоящее время исследований ископаемой растительности четвертичного периода в СССР, найденной в отложениях торфа в виде как макроскопических остатков, так и пыльцы, дает нам возможность проследить в ряде районов последовательную смену растительности. [Для района Ленинграда такая сводка дана С. А. Яковлевым (26).] Согласно этой сводке, упомянутую арктическую растительность во время регрессии Иольдиевого моря сменили: ольха, ива, высокоствольная береза, малина (Rubus idaeus), осоки и др. Вслед за тем в эпоху Анцилового моря на смену ей пришла растительность, в состав которой входили сосна, ель, ольха, а из водяных растений кубышка (Nuphar luteum) и пятилепестник (Comarum palustre).

Ко времени регрессии Литоринового моря климат становится влажным и теплым, что влечет за собой появление дуба, клена, липы, вяза, орешника, водяного ореха (Trapa natans), водяной лилии (Nymphaea alba), кубышки (Nuphar luteum), ириса (Iris pseudacorus) и др., распространение которых продолжается до балтийской трансгрессии. С началом же балтийской регрессии климат начинает ухудшаться, что приводит к вытеснению широколиственных пород хвойными и постепенному установлению флоры современного характера.

В работе, посвященной климату и лесам послеледникового времени в пределах Карельского перешейка, включающей и район Ленинграда, Нуурä (33) приходит к заключению, что тундровая дриасовая флора была здесь ограничена лишь узкой полосой в непосредственной близости к краю ледника и очень скоро уступила свои позиции березе и сосне. Ель, главным образом Picea obovata и ольха (Alnus incana), появилась в окрестностях Ленинграда уже в первой половине позднепослеледникового времени. В конце же иольдиевого времени началось убывание этих пород в связи с наступившим изменением климата, по мнению автора, в смысле его большей влажности. Таким образом, образование здесь лесов должно быть отнесено к значительно более раннему времени, чем это обычно принимается. Точно так же и Сукачев (38) приходит к заключению, что «по периферии плейстоценового ледника были условия, по крайней мере местами, таковы, что к арктической флоре близко могла подходить более южная, в том числе и лесная растительность».

Большой интерес представляют исследования В. Н. Сукачевым (37; 38) пыльцы, найденной в лессовидных суглинках и в лессе в южной части Курской области и по р. Сейму на западе. Первый район расположен в 100 км к востоку от края днепровского языка рисского ледника, второй же в пределах отложений этого оледенения. Здесь, кроме пыльцы и кусочков древесины сосны, ели, ивы, лещины, вересковых, найдены споры папоротников видов Dryopteris, Athyrium, Po-

lypodium vulgare и плаунов: Lycopodium annotinum и L. complanatum. Это свидетельствует о близости лесов к днепровскому языку ледника.

Главнейшие этапы развития лесной растительности центральной Европейской части СССР можно представить, по данным Герасимова и Маркова (39), следующим образом. Начиная с конца оледенения и до настоящего времени эволюция леса в северной зоне СССР прошла шесть основных этапов.

1. Фаза приледниковой лесотундры с елью.
2. Фаза нижнего максимума широколиственных пород (окончательно установленной считать еще нельзя).
3. Фаза березово-сосновых лесов.
4. Фаза главного максимума широколиственного леса и ольхи. Дуб, вяз и липа проникают на 200—300 км севернее современного нахождения — до Онеги и Архангельска, граница хвойного леса сместилась к северу, березовый лес сменил тундру по берегу Баренцова моря и горла Белого моря. В Сибири потепление климата сказалось также продвижением тайги к северу. Об этом свидетельствуют многочисленные находки древесины и реликтовых торфяников в тундре на всем ее протяжении от Урала до Чукотского п-ова.
5. Фаза верхнего максимума ели: отодвигание к югу зоны смешанных лесов, тайги и тундры; ель, благодаря своей холодостойкости, выдвигается на первое место, ей сопутствуют кедровая сосна и лиственница.
6. Фаза современного леса.

Реликтовые виды как показатели истории современной флоры

Этапы в изменении современной флоры с конца третичного периода, помимо палеоботанических данных, могут быть восстановлены по реликтовым видам, оставшимся в ее составе от каждого из этих этапов.

Уже говорилось о сохранении и в настоящее время в оледенелых областях Арктики, например, в Гренландии, отдельных растений на возвышающихся над ледником скалах и поднятиях. Вершины гор в непосредственном соседстве с ледниками далеко не лишены растительности. Хорошо известно, что в Ю. Америке, на Огненной Земле и в Новой Зеландии значительно более южная флора, чем у нас, произрастает на конечной морене ледника.

Таким образом, не может быть никакого сомнения, что во время ледникового периода на возвышенностях, лежавших к югу от ледника, растительность имелась, и в ее составе должны были быть виды, уцелевшие от третичной флоры этих мест. Но, помимо этого, не исключена возможность, что и в пределах оледенелой области, в южных ее частях, на поднятиях, остававшихся непокрытыми ледником, сохранилась часть присущей им ранее растительности.

С отходом ледника на территории, которая была им покрыта, началось постепенное формирование флоры, одной из фаз которого мы и являемся сейчас свидетелями. Эта флора должна была образоваться в Европейской части СССР из растений, мигрировавших с юга — из Крыма и Кавказа, с запада — из южной части З. Европы, с востока — с южного Урала, возвышенностей Сибири и из Средней Азии. Но несомненно, что и те очаги растительности, уцелевшие во время ледникового периода, о которых мы сейчас говорили, явились также центрами заселения освобожденной территории.

Это заселение продолжалось в течение всего послеледникового времени и, по всей вероятности, и сейчас еще окончательно не завершено. Вследствие этого состав вновь образовавшейся флоры должен

определяться наличием элементов различного возраста: наиболее древними являются указанные третичные виды; к ним должны быть добавлены элементы, проникшие на наши территории во время межледниковых периодов и, наконец, мигрировавшие и продолжающие еще мигрировать в послеледниковое время.

Но если для некоторых групп реликтов — алтайских и уральских видов, представителей северной флоры, среднеазиатских сухолюбов — время их появления на Среднерусской возвышенности и в пределах южной Украины может быть относительно легко установлено, то этого нельзя сказать в отношении представителей южной и западной горной флоры. Точке зрения авторов (в том числе и нашей), считающих многие из этих растений третичными реликтами, пережившими ледниковый период на местах, не подвергавшихся уничтожению ледником, и дошедшими до наших дней в качестве свидетелей прошлого флоры этих мест, противопоставляется другое воззрение, отрицающее третичный характер этих реликтов и обоснованное Клеоповым (34) следующими положениями. Реликтовые растения иногда, как, например, произрастающие на правобережье Днепра, занимают местообитания, заведомо покрывавшиеся ледником и, следовательно, не имевшие возможности сохраниться в этом месте. Помимо того, указанные виды являются горными растениями, в то время как третичная флора Украины, по данным палеоботанических находок, была представлена влаголюбивыми субтропическими видами. Эта флора не могла сохраниться на Украине и нашла себе убежище южнее под защитой горных хребтов. Отсюда Клеопов делает вывод, что эти растения являются реликтами не третичной флоры, а рисс-вюрмской межледниковой эпохи. Для последней принимаются более влажные и теплые климатические условия, чем для настоящего времени. Леса в этот период должны были быть гораздо шире распространены и приходили в соприкосновение с лесами восточной части СССР и Северного Кавказа. С наступлением засушливого периода эти леса и сопутствующие им виды сосредоточились по долинам рек, и тогда возникли те разрывы ареалов, которые мы сейчас наблюдаем.

С третьей точкой зрения на происхождение этих реликтовых видов выступил Гроссет (33). Исходя из данных изучения ареалов этих реликтовых лесных видов, он приходит к выводу, что они имеют ряд изолированных местонахождений глубоко в пределах области, подвергавшейся оледенению, или же расположенных у границы последнего, что говорит о том, что эти растения уже в послеледниковое время распространились далеко на север и восток. Таким образом, эти изолированные в настоящее время местонахождения являются остатками их более обширных ареалов, относящихся к теплому и влажному времени послеледникового периода. С наступлением более холодного времени эти ареалы подверглись сильному сужению, оставив в местностях с сильно рассеченным рельефом, как, например, в области Урала, Приволжской возвышенности и др., ряд изолированных местонахождений.

Мы имеем еще очень мало данных для категорического суждения о происхождении этих реликтовых местонахождений. Против каждой из изложенных точек зрения могут быть выставлены серьезные возражения. Несомненно, конечно, что равнинные реликтовые местонахождения, распространенные в районе бывшего оледенения, должны быть отнесены к послеледниковому времени. Но вместе с тем Гроссет совершенно обходит вопрос о тех убежищах, откуда должно было начаться их распространение после отступания ледника.

А между тем сохранение ряда видов доледниковой флоры на возвышенных местах, как это нами указано, совершенно не исключено. Возможность нахождения видов горных местностей на таких воз-

вышенностях, как Донецкий кряж, которые в третичном периоде должны были быть значительно выше, чем сейчас, является с нашей точки зрения вполне вероятной. Хотя значительная часть означенных видов и связана с горными районами, но растет не на вершинах этих гор, а в лесах, покрывающих их склоны, подножья и долины, как, например, Arum orientale, Equisetum maximum и др. Эти виды, несомненно, входили в состав третичных лесов и могли сохраниться, в то время как вечнозеленые и влаголюбивые его элементы совершенно вымерли. Эта различная степень обеднения третичных растительных формаций очень наглядно выступает при сравнении видового состава лесов южного Крыма и Западного Закавказья. Первые подверглись и подвергаются и сейчас, вследствие меньшей высоты ограждающих их хребтов и иного их направления, значительно большему воздействию низких температур и недостатку влаги. Указанные обстоятельства вызвали почти полное исчезновение их вечнозеленых, влаголюбивых элементов, уцелевших в значительно большем количестве в лесах западного Закавказья.

История этой сложившейся в послеледниковое время флоры содержит ряд интереснейших страниц, свидетельствующих о направлении ее эволюции.

Украина

Упомянутые палеоботанические находки показали, что растительность Украины в третичном периоде была представлена лесами. Видовой состав этих лесов на протяжении рассматриваемого периода постепенно терял свой субтропический характер и приобретал черты флоры умеренной области в соответствии с имевшими место изменениями климатических условий. Плиоценовая лесная флора, судя по незначительным, имеющимся в нашем распоряжении данным, была уже сильно обедненной и приближалась по своему характеру к современной бореальной растительности (см. сводку Алехина). Эта лесная растительность не могла удержаться в течение ледникового периода и погибла почти нацело, уцелев значительно южнее в Крыму и на Кавказе под прикрытием горных хребтов, защищавших ее от надвигавшегося с севера холода.

Но, как показали исследования последних лет, на возвышенных местах Украины, не подвергавшихся действию ледников или возвышавшихся над уровнем моря в моменты наибольшей трансгрессии, сохранились виды, большей частью травянистые, растущие после значительного перерыва в Крыму, на Кавказе или в З. Европе. Их можно рассматривать как реликты этой древней флоры. К числу таких реликтовых районов должна быть прежде всего отнесена Подольская возвышенность, исследованию реликтовой растительности которой И. К. Пачоским был посвящен ряд работ, на чем мы остановимся в дальнейшем в связи с историей флоры Белоруссии.

Вторым очень важным реликтовым центром, окончательно установленным и уже давно обратившим на себя внимание таких исследователей, как Танфильев, Пачоский, Талиев, Новопокровский, является Донецкий кряж (Лавренко, 26). Донецкий кряж отличается значительным расчленением и приподнят над окружающей местностью. Средняя высота кряжа колеблется в пределах 240—320 м, но имеются участки, достигающие 360 м. Со всех сторон его окружают равнинные местности, высота которых не превышает 80—200 м. Среди этих равнин Донецкий кряж выделяется в виде острова не только по своему рельефу, но и по повышенному количеству осадков, достигающему 450 мм, тогда как на окружающей его низине выпадает всего 400 мм (Берг, 38).

В пределах этой возвышенности, главным образом. по р. Донцу с притоками, между Изюмом и Каменской и в северной части системы р. Миуса, сосредоточено довольно значительное количество лесов, образованных широколиственными породами, преимущественно дубом и ясенем. С трех сторон (кроме севера) к Донецкому кряжу примыкают безлесные степи.

Среди растительности этих лесов найден ряд растений, в высшей степени интересных по своему распространению. Основные районы обитания этих видов большей частью значительно удалены от этой части Украины и связаны с горными районами Ю. Европы, в особенности Средиземноморской области, а также с Крымом, Кавказом и М. Азией.

Из числа этих видов отметим как наиболее интересные: аронник (Arum orientale) (по всей вероятности, вернее — A. elongatum), ареал распространения которого охватывает всю восточную часть Средиземноморской области от Балканского п-ова до северного Ирана и Туркмении, включая Крым и Кавказ; жабрицу (Seseli peucedanoides), также преимущественно средиземноморской вид, распространенный от южной Франции до М. Азии; вербейник (Lysimachia verticillata), ареал которого охватывает Кавказ, Крым и М. Азию, встречается также в пределах Подольской возвышенности; физоспермум (Physospermum aquilegifolium), распространенный почти по всей Средиземноморской области, от Португалии до Крыма, Кавказа и М. Азии, с изолированными местообитаниями в Англии и на Среднерусской возвышенности в Воронежской области; вероннку (Veronica umbrosa), растущую, помимо этого изолированного местонахождения, еще только в горном Крыму, на Кавказе — в Кубанской области, в западном Закавказье от Новороссийска до Кутаиса, а по всей вероятности, и дальше в пределах турецкого Закавказья и М. Азии.

Этот последний вид близок, но несомненно не тождественен кавказско-малоазийской Veronica peduncularis. Эта вероника была найдена в окрестностях г. Лисичанска еще в 1893 г. Шмальгаузеном и опубликована в 1913 г. Бордзиловским. Реликтовый характер этого местонахождения (Вульф, 15) в настоящий момент может считаться уже совершенно доказанным всем последующим изучением этого района и сделанными в нем находками еще других редких растений. Это подтверждается и вторичным нахождением вероники в 1927 г. Зозом (28) в том же Лисичанском районе, но уже в пяти различных местонахождениях.

Произрастание здесь этого вида, а также и других упомянутых растений уже не оставляет сомнений в наличии объединяющего их реликтового центра. Снова возникает вопрос о существовании в прошлом связи флоры Донецкого кряжа с крымско-кавказско-малоазийской флорой, по всей вероятности, через посредство Северного Кавказа.

Новопокровский (21) подчеркнул наличие в Сталинской (Донской) области реликтов трех различных моментов истории его растительности. Представителями первой группы этих реликтов являются имеющиеся здесь в верховьях р. Миуса островные местообитания граба (Carpinus betulus). Ближайшими местонахождениями граба являются северная часть Николаевской области, окрестности Полтавы, горы Крыма и Северный Кавказ (Ставрополь). Такой характер ареала дает основания предполагать, что эти изолированные донецкие островки обитания граба представляют собой остатки некогда сплошного ареала того времени, когда теперешние безлесные степи, разделяющие эти разорванные части ареала, были покрыты лесами. Подтверждением этого служит нахождение близ станции Матвеев Курган богатой третичной (сарматской) флоры, в составе которой, на ряду с болотным

кипарисом, тюльпанным деревом, третичными орехами, буком, платаном и каштаном, имеются остатки и граба (Carpinus grandis) (Криштофович).

Вторую категорию реликтов образуют представители более северной флоры, как торфяной мох (Sphagnum Girgensohnii и другие виды), кукушкин лен (Polytrichum commune), два вида березы (Betula verrucosa и B. pubescens), плауны (Lycopodium clavatum и L. inundatum и др.), растущие здесь на песчаных террасах. Местонахождения их совершенно изолированы от обычных местообитаний в средней части СССР, где они связаны преимущественно с хвойными лесами. Это, несомненно, остатки флоры ледникового и начала послеледникового периода, когда хвойные леса спускались значительно южнее своей теперешней южной границы. Косвенным доказательством этого обстоятельства служит нахождение в доледниковых отложениях северной части Сталинской (Донской) области ели, лиственницы и сосны, в настоящее время во всем крае нигде не встречающихся, а также нахождение пыльцы сосны в Кардашинском торфянике близ Херсона (Лавренко, 28).

Третью группу реликтов образуют виды, имеющие основную часть своего ареала в степях Средней Азии. В Сталинской (Донской) области они растут островками на сухих местообитаниях и представляют собой остатки флоры, распространившейся с востока во время наступления сухих климатических условий послеледникового периода, сопровождавшегося сильным развитием степей.

Чрезвычайно интересно нахождение в 1929 г. Дохман (30) в Сальском округе, вблизи Сало-Манычского водораздела (близ станицы Пролетарской, б. Великокняжеской), очень редкого растения из семейства норичниковых — цимбарии (Cymbaria borysthenica). Сам род Cymbaria является несомненно реликтовым, так как в настоящее время он представлен двумя или тремя видами, из которых один растет в В. Европе, а остальные — в В. Азии. Европейский вид — C. borysthenica найден в нескольких разобщенных местонахождениях южнорусских степей, а именно в южной части Днепропетровской, в восточной части Николаевской областей, а также в северной, степной части Крыма. По мере распашки целин это растение постепенно исчезает и, в частности, в крымских степях в настоящее время уже не существует (Вульф, 27).

Объяснить историю происхождения этого замечательного вида далеко не легко и по существу это еще и не решено, так как все упомянутые местонахождения почти в течение всего третичного периода, вплоть до плиоцена, были покрыты водами моря и, следовательно, являются вторичными.

Но где же находились тогда основные местообитания, в которых этот вид был распространен в третичном периоде?

Об этом мы можем пока лишь высказывать догадки. Пачоский считает, что таким местообитанием явилась порожистая часть Днепра, откуда Cymbaria после отступания моря и распространилась к югу. Дохман, основываясь на геологических данных, высказывает предположение о существовании в районе Манычского водораздела возвышенности, впоследствии опустившейся и находившейся в соединении с Донецким кряжем, которая и могла быть местом исходного обитания рассматриваемого вида, откуда он потом перешел на свои современные места произрастания. Во всяком случае в этих, якобы, исходных районах C. borysthenica сейчас нет, и ее происхождение продолжает оставаться загадкой.

Клеопов (33) относит проникновение лесных элементов, имеющих крымско-кавказское или среднеевропейское происхождение, в область

Донецкого кряжа к межледниковой эпохе, следовавшей за наибольшим оледенением. При этом он считает, что эти лесные реликты должны быть отнесены не менее чем к двум экологическим группам, соответствующим различным климатическим фазам указанной межледниковой эпохи. Проникновение в эту область ксерофитных, сейчас изолированных, элементов среднеазиатского или крымско-кавказско-малоазийского происхождения (растительность скал) должно было произойти в сухие фазы ледникового и послеледникового периодов. Наконец, наличие во флоре Донецкого кряжа горных и горноарктических элементов должно быть объяснено миграцией их в эпоху наибольшего оледенения.

Аналогичный Донецкому кряжу реликтовый центр представляют собой гранитные выходы в районе Мариуполь — Бердянск. Здесь также найдены (Клеопов, 30) Arum orientale и Lysimachia verticillata, указанные выше для Донецкого кряжа. К числу этой же категории реликтовых растений должен быть, по всей вероятности, отнесен и дрок (Genista scythica), найденный Клеоповым по рр. Кальмиусу и Волковаса, а также ластовень (Cynanchum minus), растущий в горах М. Азии, Балканского п-ова и в Далмации, а на Украине, помимо Мариупольского, еще и в Криворожском районе. К этой же группе видов можно еще присоединить ряд ксерофитов средиземноморского происхождения.

Помимо этих южных реликтов, мы имеем ряд северных и северо-восточных также несомненно реликтовых растений. Таков, например, шлемник (Scutellaria lupulina), проникший сюда, очевидно, с урало-алтайских возвышенностей.

Следующую группу реликтов образуют высокогорные альпийские виды, как, например, папоротник (Woodsia alpina), гречиха (Polygonum undulatum var. ciliatum).

Интересным, также несомненно реликтовым видом, здесь найденным, является хвощ (Equisetum maximum), обычный в З. Европе и по всей Средиземноморской области в широком смысле. Восточная граница сплошного распространения этого вида совпадает с границей граба, плюща, тисса, бука. Поэтому этот вид в Мариупольском районе, на Донецком кряже, и, что особенно интересно, вместе с изолированным местообитанием граба, а также в Змиеве Харьковского района (Лавренко, 24), где найдены и другие реликтовые растения, представляет несомненно ценнейший памятник прошлого флоры Украины.

Наконец, последним из районов обитания реликтовых видов является правобережье Днепра, где также найден ряд реликтовых видов, в том числе в районе г. Канева Orobus variegatus. Ареал этого вида сосредоточен в восточной части Средиземноморской области от Италии до М. Азии; помимо того, он найден еще в Харьковской, а также и в Курской областях (Клеопов, 31). Близким и также несомненно реликтовым видом, имеющим сходное распространение, является Coronilla elegans, найденная в Змиевском районе Харьковской области, а также после перерыва в Николаевской области. Сплошной же ареал этого вида точно так же сосредоточен в восточном Средиземноморье, охватывая Балканский п-ов, Боснию, Румынию и северо-западную Венгрию (Лавренко, 27). Эти последние два вида были вновь найдены Клеоповым (37) в Чигиринском районе Киевской области в ближайшем соседстве с реликтовым карликовым бересклетом (Evonymus nanus) (см. о нем ниже).

Анализ флоры Украины, сделанный Е. М. Лавренко (32), выявляет наличие в ее составе элементов не менее шести главнейших центров происхождения.

1. Бореальный центр, которым явились районы, лежащие к северу

от Украины, откуда во время понижений температуры в четвертичном периоде вдоль рек мигрировал к югу ряд северных видов. И сейчас на песчаных почвах и в долинах этих рек находятся места главной концентрации этих видов.

2. Среднеевропейский и карпато-балканский центры явились исходными областями для ряда среднеевропейских видов, неоднократно проникавших на Украину, причем последняя крупная миграция, по предположению автора, должна была иметь место во время рисс-вюрмского межледникового периода. К числу этих видов относятся граб, дуб и другие лесные растения.

3. Крымско-кавказский центр, давший также ряд видов, входящих в состав лиственных лесов, проникновение которых, надо думать, должно было итти с Северного Кавказа, причем, по мнению автора, также во время рисс-вюрмского межледникового периода.

4. Средиземноморский центр, сыгравший также весьма важную роль в формировании флоры Украины, причем опять-таки Кавказ, по всей вероятности, служил путем для этой миграции.

5. Арало-Каспийский центр дал Украине ряд ксерофитов, заселивших его сухие степи, солончаки и пески.

6. Джунгаро-алтайский центр, давший хотя и небольшое количество, но зато интересных растений.

Помимо этого, в формировании флоры Украины значительную роль сыграла область, называемая автором «понтийской провинцией» и охватывающая венгерские пушты и степи, начиная от украинских и далее на восток до Урала. Здесь из видов, проникших сюда из упомянутых ксерофитных центров, возникли свои аутохтонные элементы.

Вопрос о безлесии степей, являющийся предметом почти столетней научной дискуссии, до сих пор не получил окончательного, всеми принятого разрешения. Этот вопрос относится, без всякого сомнения, не только к области экологической, но и исторической географии растений, как это недавно было подчеркнуто Е. М. Лавренко (39). Согласно его сводке, все теории и гипотезы, связанные с этим вопросом, могут быть сведены к следующим 7 основным точкам зрения: 1) степи не были извечно безлесны (как это принимали Бэр, Веселовский, Ф. Кеппен и др.); их безлесие — явление вторичное и является результатом уничтожения лесов человеком (Талиев); 2) безлесие степей — явление климатическое (Бэр, Миддендорф, Высоцкий, Гризебах, Шимпер и др.); 3) безлесие степей — явление почвенное, результат засоления почв (Танфильев); 4) безлесие степей — явление, обусловленное физическими особенностями степных почв, их мелкоземлистостью и малой водопроницаемостью (П. А. Костычев); 5) безлесие степей — результат равнинного их рельефа и вызываемого этим их слабого дренирования (Краснов); 6) безлесие степей в полосе лесостепи — результат еще незаконченного надвигания леса на степь (Коржинский); 7) лес и степь в лесостепной зоне находятся в состоянии постоянной циклической смены в зависимости от вызываемых ими изменений свойств и состава почв, совершающихся, якобы, всегда в одном и том же направлении, как бы в замкнутом круге (Гроссет); согласно этой теории, южные степи не были извечно безлесны: широколиственные леса равнинной Европейской части СССР доходили и смыкались с такими же лесами Крыма во влажные межледниковые и послеледниковые эпохи.

В настоящее время наиболее широко признанной точкой зрения является невозможность объяснить безлесие степей действием какого-либо одного фактора или одной причиной. Несомненно, что это явление обусловливается совокупностью факторов.

Историю степей необходимо рассматривать отдельно для южных, для северных степей и для зоны лесостепи. Южные степи, поздно вышедшие из-под вод моря, по климатическим (бедность осадков, сильное испарение) и почвенным условиям (засоленность почв, характер подпочвы) покрыты лесами не были. Древесная растительность имелась и имеется лишь в поймах рек. Смыкания южнорусских широколиственных лесов и лесов Крыма никогда не существовало. Это подтверждается нахождением здесь уже в четвертичных лессах пыльцы степных растений (Гричук, 40).

Такое смыкание было возможно лишь в отношении древесной растительности поймы Днепра. Последний в третичном периоде впадал в Черное море значительно южнее вследствие того, что в то время северная часть последнего представляла собой сушу.

В лесостепной же зоне климатические, а также и почвенные условия не являются препятствием отсутствию леса. Здесь лес и степь находятся в состоянии борьбы друг с другом, и можно считать, что доминирующим является наступление леса на степь. Это наступление идет с севера на юг из лесной зоны, но в послеледниковое время оно должно было также итти и из тех убежищ леса в руслах рек, балках и пр., где к югу от ледника сохранились его островные обитания. И если до настоящего времени лес еще не сомкнул своих территорий, то причиной этого является человек, расширяющий пахотные поля и препятствующий наступлению леса (Докучаев, Н. Ф. Комаров).

Белоруссия

Во время ледникового периода флора почти всей Белоруссии была уничтожена покрывшим ее ледником. Отступающий ледник оставил на всей территории Белоруссии, кроме юго-западного ее угла (не подвергшегося оледенению), мощный слой подонной морены. Вследствие этого флора Белоруссии является очень молодой, сформировавшейся уже в послеледниковое время из элементов, заселивших ее с запада и востока. Но возраст флоры отдельных частей Белоруссии неодинаков: флора северной ее половины значительно моложе, чем южной. Это объясняется тем, что первая пережила три оледенения (миндельское, рисское и вюрмское), а вторая — только первые два: вюрмский ледник до нее не дошел, вследствие чего она освободилась от льда значительно раньше северной Белоруссии. Этими двумя обстоятельствами — характером флоры, заселявшей территорию Белоруссии после освобождения ее от ледяного покрова, и различным временем этого заселения — и объясняется разница в видовом составе растительности современной флоры Белоруссии.

В южной части Белоруссии — в Полесье — произрастают широколиственные леса, образованные главным образом дубом и грабом. При движении к северу к ним примешивается во все возрастающем количестве ель, приобретающая в северной части страны доминирующий характер. Помимо того, в южной части в составе растительности имеется ряд западноевропейских видов, при движении на восток постепенно исчезающих.

Эти исторические моменты в жизни флоры оставили следы в ее составе. Так, главным образом на болотах, благодаря низкой температуре, сохранились ледниковые реликты — первые поселенцы, двинувшиеся на освободившуюся территорию вслед за отступающим ледником; таковы, например, водяника (Empetrum nigrum), кассандра (Cassandra calyculata), два вида ивы (Salix myrtilloides и S. lapponum) и др.

Но, помимо этих ледниковых реликтов, в составе флоры Полесья сохранились и третичные реликты, хотя число их очень ограничено. Последнее обстоятельство объясняется покрытием почти всей терри-

тории ледником, а также и тем, что юго-западная часть Белорусского Полесья, хотя и не была покрыта ледником, но после отступания последнего подверглась опусканию, вследствие чего бо́льшая часть ее оказалась покрытой водой — плавнями реки Припяти. Благодаря этому большинство третичных реликтов, сохранившихся в составе этой флоры, являются водными видами, как альдрованда (Aldrovanda vesiculosa), водяной орех (Trapa natans) и водяной папоротник (Salvinia natans). Но, помимо этих водных реликтов, имеется и замечательный сухопутный реликт, азалея — Azalea pontica (Rhododendron flavum), кустарник с кожистыми листьями и крупными желтыми цветами.

Для того, чтобы понять историю растительности южной Белоруссии и нахождение в составе ее флоры этих реликтовых растений, нам необходимо ознакомиться с флорой так называемой Подольской возвышенности, послужившей центром, откуда, повидимому, пошло заселение Полесья после освобождения его от ледяного покрова. История развития этой флоры прекрасно изложена И. К. Пачоским (10), посвятившим более 25 лет ее изучению.

Эта возвышенность своей западной частью упирается в Карпаты. Северная ее граница идет через Злочев в Волынский район, где далее на север постепенно теряется, переходя в Полесскую низменность. Восточная граница приблизительно от Житомира идет к Днепру, продолжаясь затем вдоль него до порогов. На юге резкой границы не существует, так как возвышенность постепенно переходит в Причерноморскую равнину. Наивысшая точка этого поднятия достигает 515 м н. у. м.

В то время как примыкающая с севера наиболее молодая часть района была покрыта до конца ледникового периода льдами, а в настоящее время занята лесами и болотами, часть территории, примыкающая с юга, до конца третичного периода была покрыта водами моря и представлена сейчас безлесными причерноморскими степями. Сама возвышенность, лежащая между ними, не подвергалась непосредственному воздействию ледника и не затоплялась водами моря. Сейчас она покрыта лесами, местами образованными дубом или березой, местами же буком и грабом, а на севере и сосной, чередующимися с участками луговой степи и образующими в совокупности то, что называется лесостепью.

Такое положение Подольской возвышенности и геологическое прошлое окружающих ее местностей делают понятными своеобразность ее флоры и изолированность ареалов многих (263 вида) из образующих ее видов от районов их сплошного распространения. 27 этих видов имеют свое сплошное распространение к западу — в З. Европе, столько же видов встречается на юго-востоке — в Крыму, на Кавказе и в Передней Азии [1], а 18 видов — к востоку; в восточной Европейской части СССР, Сибири и в горах Средней Азии. Этот растительный остров, окруженный районами, в послеледниковом периоде опустошенными ледником, и послужил впоследствии одним из центров постепенного заселения их растительностью.

Основным районом распространения упомянутой реликтовой азалеи является Кавказ, где она растет в изобилии, поднимаясь до 2100 м н. у. м., и М. Азия, в составе флоры которых она имеется вместе с несколькими близкими, родственными видами. Помимо Волынского Полесья, где она занимает значительную и сплошную территорию, азалея найдена также в Галиции и в Белоруссии, в Мозырском округе. Последние местонахождения являются самыми северными пунктами ее

[1] В 1938 г. на Подольской возвышенности Мадальским был найден восточный бук (Fagus orientalis) (Вульф, 39).

распространения. Географическое распространение этого растения трудно объяснимо, так как нет никаких данных, чтобы допустить возможность ее современной миграции с Кавказа на Волынь. Единственное предположение, которое можно сделать, это то, что азалея является реликтом третичного времени и некогда была значительно больше распространена в Европе, чем в настоящее время. Согласно Пачоскому, бо́льшая часть местонахождений этого вида в Волынском Полесье лежит в области, некогда покрытой ледником, за исключением самого южного пункта его распространения (Полонное), находящегося уже вне южной границы ледника. Это дает основание предположить, что азалея пережила ледниковую эпоху близ окраины ледника, а затем уже, после отступления последнего к северу, распространилась в остальной части своего полесского ареала.

Согласно другой гипотезе — Шафера, в третичном периоде, в киммерийское или куяльницкое время, существовала скифская антиклиналь, которая была связана с Северным Кавказом, откуда в это время и могла произойти миграция этого вида в Полесье. Последовавшее затем опускание Скифской цепи и покрытие ее южных частей трансгрессией моря образовали существующий сейчас разрыв ареала. Приуроченность же азалеи к Скифской возвышенности в пределах Полесья, которая не была покрыта ледником, дала ей возможность пережить ледниковый период — предположение, в котором нет ничего невероятного, если мы припомним, что эта азалея доходит до высот, превышающих 2000 м, и переносит значительные понижения температуры.

Возможность миграции реликтовых видов с Кавказа некоторыми авторами принимается для более позднего времени. Так, например, для карликового бересклета (Evonymus nanus), распространенного в пяти местонахождениях Могилевского и Немировского районов Подолии, Клеопов и Гринь (33) проникновение его в Подолию относят к межледниковому времени. Этот вид является несомненным третичным лесным растением, имеющим сейчас трижды разорванный ареал распространения: 1) Буковина, Подолия, Бессарабия; 2) Северный Кавказ; 3) восточный Туркестан и западный Алтай. Во время оледенения Европы он имел убежищем Кавказские, Балканские и Карпатские горы. Согласно указанным авторам, этот вид проник в Подолию во время рисс-вюрмской межледниковой эпохи вместе с широколиственными лесными видами, достигшими почти Днепра. В наступившую затем ксеротермичную фазу этот бересклет, как считают те же авторы, мог сохраниться лишь во влажных долинах рек. Это и вызвало образование разрывов в ареале распространения данного вида в пределах Украины, где он в настоящее время не дает плодов и находится в стадии постепенного вымирания.

В этих случаях очень трудно притти к какому-нибудь определенному категорическому мнению, так как для этого нет достаточных данных, и примыкание к той или иной гипотезе — дело личных взглядов. С нашей точки зрения, миграциями растений чересчур легко оперируют. Гораздо вероятнее сохранение реликтов в некоторых участках бывшего ареала, чем сложные, позднейшие миграции их в эти изолированные и удаленные местонахождения. Проникновение карликового бересклета с Карпат в Подолию нам кажется не менее, если не более вероятным, чем с Кавказа. Существование понтийской азалеи в третичном периоде в З. Европе, восточным форпостом которой и было ее полесское местонахождение, не имеет ничего невероятного. В качестве параллели можно указать на очень близкий к понтийской азалее вид — понтийский рододендрон (Rhododendron ponticum). Последний также широко распространен на Кавказе и в М. Азии, относительно недавно обнаружен на Балканском п-ове и найден в ископаемом со-

стоянии в третичных отложениях в знаменитой геттингерской брекчии в Тироле. И быть может, описанное Рациборским, изолированное и сейчас необъяснимое местонахождение нашей азалеи в Галиции, в Сандомирской пуще, находящейся в пределах ледниковых отложений, и говорит о нахождении к западу в Европе мест ее обитания еще в четвертичном периоде, откуда она и могла проникнуть в пределы Полесья.

Примером противоположного характера не сужения, а наоборот, происходящего в настоящее время расширения ареала является распространение ели (Picea excelsa). Ареал ее представлен двумя основными областями распространения: западноевропейской и восточноевропейской, которые отделены друг от друга имеющимся разрывом. Наиболее узкая часть этого разрыва приходится на бывшую Польшу (Szafer, 31), расширяясь к северу в пределах восточной Пруссии и к югу — в сторону Полесской низменности. В северной части Белоруссии ель является господствующей породой, но Белорусское Полесье лежит вне границы ее сплошного распространения, причем в его пределах распространение ели носит островной характер. Полянская (31), посвятившая специальную статью происхождению этих островных местонахождений ели, пришла к заключению, что они являются не остатками сокращающегося ареала, а наоборот, аванпостами его расширения. Полесская низменность представляла собой в эпоху отступания ледника исполинские плавни, что и послужило причиной их более позднего заселения елью, которое совершается только в настоящее время, вследствие большого благоприятствования развитию сосновых боров, чем еловых лесов. Но вместе с тем возникает вопрос, где же находилось убежище этого растения в ледниковый период, откуда оно начало свое распространение. Существование двух изолированных частей ареала, только сейчас находящихся в стадии смыкания, говорит о необходимости допущения существования двух таких убежищ: одного в Западной (Карпаты), другого — в В. Европе, но где именно, мы пока не имеем достаточных данных для суждения.

Средняя Европейская часть СССР

С историей флоры этой части СССР, как ее нам рисуют данные исследования пыльцы, сохранившейся в торфяных болотах, мы уже познакомились. Но и на современной растительности остался отпечаток изменений в составе этой флоры в послеледниковое время, с которыми нас знакомит ряд посвященных ей работ.

Так, для Горьковской области С. С. Станков (26), на основании данных Ненюкова (см. Аверкиев, 28), указал на покрытие ее льдом во время ледникового периода, уничтожившим всю ее растительность. В это же время южная, степная растительность была отодвинута далеко на юг. С отступлением ледника эта степная флора двинулась к северу, а с северо-востока из Сибири начали проникать элементы тайги. Позднее к этим элементам присоединилась флора западноевропейских широколиственных дубрав. Благодаря этому растительность области приобрела свойственный ей в настоящее время смешанный характер.

Надвигание с северо-востока лесных таежных видов было приурочено к холодному и влажному послеледниковому, а может быть, и более ранним межледниковым периодам, тогда как продвижение к северу южных степных элементов соответствовало теплым и засушливым эпохам. В настоящее время растительность приобрела характер, соответствующий современным климатическим условиям, но уцелевшие реликты растительности как первого, так и второго моментов в истории

этой флоры дают нам возможность реконструировать последовательность фаз ее развития.

К числу таежных реликтов относятся такие редкие у нас растения, как Cystopteris sudetica, папоротник скалистых мест, свойственный Судетам и Карпатам, в СССР же произрастающий в Архангельской области, в Новгородском районе, в Молотовской (Пермской) области, на Урале и в Сибири; в центральной части СССР он найден был лишь в Сергачском районе Горьковской области.

Вторым реликтовым растением этого же типа является также папоротник (Phegopteris Robertiana), растущий в горах З. Европы, очень редко в Крыму, на Кавказе, Урале, в З. Азии и С. Америке; в средней Европейской части СССР он найден был в местах, известных своей реликтовой растительностью, как Жигулевские горы в Куйбышевской области по р. Осетру, под Веневом в Тульской области. Замечательная находка этих растений, сопровождавшихся целым комплексом растений северных еловых лесов, стоящим в резком контрасте с окружающей флорой, была сделана П. А. Смирновым в глубоких (до 10—30 м глубины) воронковидных провалах, в расщелинах известковых скал, в сосновых борах по окраине террасы р. Пьяны, в районе так называемого Межпянья, в Сергачском и Арзамасском районах Горьковской области (предварительные отчеты 1925—1928 гг.). В таких же карстовых провалах в Ичкаловском бору по берегу р. Пьяны А. Д. Смирнова (36) нашла новый для средней Европейской части СССР папоротник — Asplenium viride, растущий на Кавказе и в З. Европе. Автор считает, что этот вид в Горьковской области так же, как и найденный в Марийской АССР в долине р. Визимбир Asplenium ruta muraria (39), является послеледниковым реликтом.

На нахождение степных реликтов в лесах Горьковской области, в количественном отношении постепенно угасающих в направлении к северу, указано рядом исследователей, в том числе А. Е. Жадовским (см. там же). Последний приводит списки видов таких степных колоний, в том числе два вида ковыля, найденные в пределах Арзамасского района. Автор рассматривает эти комплексы степных видов как несомненные реликты степей, когда-то занимавших территории, теперь входящие в состав лесного района Горьковской области, но где лесная растительность почти совершенно уничтожена человеком. Аналогичные степные реликты, как то: овсяница (Festuca sulcata), ломонос (Clematis recta), медведица (Anthyllis polyphylla), тимофеевка (Phleum Boehmeri), вероника (Veronica spicata), были обнаружены А. П. Ильинским в лесах, относящихся к Верхней Волге (Калининская область).

Возникает вопрос, каким образом эти степные элементы, растения открытых пространств, могли уцелеть до нашего времени. С изменением климата в сторону современного, более влажного, произошло быстрое развитие леса, покрывшего эти безлесные места их обитания. Сохранение указанных видов, несмотря на эти обстоятельства, Ильинский (22) приписывает человеку, стоянки которого найдены в отложениях, относящихся к этой безлесной эпохе. В местах своего обитания человек препятствовал лесу занять безлесные участки и тем самым создавал условия, благодаря которым указанные растения получали возможность дальнейшего существования в борьбе с наступавшим на них лесом.

Интересная находка горных папоротников в Горьковской области, сделанная П. А. и А. Д. Смирновыми, могла бы получить еще и другое толкование. Можно предположить, что эти виды являются уцелевшими представителями не послеледниковых переселенцев, а третичной флоры, известной под названием, предложенным Д. И. Литвиновым, флоры «горных» боров. Последние в отличие от низинных, песчаных

боров занимают незначительные поднятия, имеющиеся в южной части так называемой Среднерусской возвышенности, и приурочены к выходам мела или известняков. В данном случае имеются те же условия, так как эта местность является наиболее возвышенной в районе и несомненно оставалась непокрытой ледником.

Проблема «горных боров» Среднерусской возвышенности явилась темой продолжительной и очень горячей дискуссии, длившейся около 50 лет. В книге, озаглавленной «В стране живых ископаемых», Б. М. Козо-Полянский (31) подвел итоги этого, как нам кажется, уже законченного спора. Отсылая читателя для ознакомления со всеми перипетиями последнего к означенной книге, мы можем свести всю сущность различных мнений к двум основным точкам зрения.

Первая и первоначальная из них, формулированная Д. И. Литвиновым и поддержанная И. К. Пачоским, может быть названа реликтовой гипотезой. Согласно последней, обычные в настоящее время местообитания сосны на песчаных низинных местах являются вторичными, послеледниковыми. Относительно же редкие места произрастания сосны на известняках или меловых обнажениях, как это имеет место в Крыму, на Кавказе и вообще в Средиземноморской области, а также в пределах центральной Европейской части СССР, являются более древними, первичными, дошедшими до нас еще с третичного периода. Такого рода горные боры находятся или в местах, не подвергавшихся покрытию ледником, или же они приурочены к небольшим возвышенностям, которые в прежнее время могли быть значительно более приподняты, чем сейчас, и вершины которых находились выше уровня ледника.

Реликтовый характер этих боров подтверждается нахождением сопутствующих им растений, очень мало гармонирующих с современной растительностью, главнейшими из которых будут следующие: 1) проломник мохнатый (Androsace villosa), распространенный во всех западноевропейских Альпах, в горах Крыма, на Урале и на всех азиатских хребтах от М. Азии и Кавказа до Китая. В пределах Среднерусской возвышенности это растение найдено в Курской, Воронежской и Харьковской областях, где его нужно считать ледниковым реликтом, пути и время проникновения которого в его современный среднерусский ареал еще не поддаются окончательному определению (Kozo-Poljansky, 31); 2) волчеягодник Софьи (Daphne Sophia) — небольшой кустарник, несколько напоминающий сирень или бирючину (Ligustrum vulgare); он растет сейчас в немногих местах в Курской, Воронежской и Харьковской областях, в районе их соприкосновения. Этот вид чрезвычайно близок к алтайской Daphne altaica и кавказской D. caucasica. Мы не будем здесь излагать бесконечный спор о самостоятельности этого вида. Сейчас, кажется, уже для всех вполне очевидно, что здесь мы имеем дело с реликтовыми, третичными видами. Чрезвычайно вероятно, что основная форма последних имела громадный ареал распространения, охватывающий территорию от Алтая до Украины. В дальнейшем на значительной части этого ареала дафна погибла под влиянием условий ледникового периода. Сохранившиеся же в указанных разобщенных пунктах особи, под влиянием изоляции и различных условий обитания, приобрели характер несколько отличающихся друг от друга викарных видов. Но возможно, что Daphne Sophia является дериватом D. caucasica, и появление ее на среднерусской территории надо вести не с востока, а с юга (Keissler, 98). Для окончательного решения этого вопроса мы еще не имеем достаточно материалов, хотя первое предположение кажется нам более правильным.

Этих двух растений было бы, быть может, еще и не достаточно для подтверждения гипотезы Литвинова, но к ним нужно добавить

еще ряд других, как, например, Schivereckia podolica, Scutellaria lupuhna, Potentilla tanaitica и др. Литвинов приводит 96 таких видов, по характеру своего распространения и своей многочисленности исключающих случайность их нахождения на указанных возвышенностях.

Очень важное подтверждение реликтовой гипотезы доставило исследование Лащевской (27; 30) ржавчинного гриба, обитающего на упомянутой Schivereckia podolica. Этот паразит был определен как Puccinia drabae. Обычными хозяевами этого гриба являются несколько видов рода Draba, произрастающих в горах Средней Европы, в Альпах, по всей арктической области, в С. Америке, в горах Кавказа, М. Азии (Анатолия), на Урале, в горах Сибири, Камчатки, Средней Азии и Гималаев. Самый род Schivereckia очень близок к роду Draba; он распространен в Сибири, на Урале и на Подольской возвышенности. Нахождение этого ржавчинника в Курской области свидетельствует о существовании здесь некогда условий, аналогичных его обычным обитаниям, и о его широком распространении в прошлом. Находка же его в настоящее время в таком изолированном пункте вместе со своим хозяином-растением говорит о реликтовом характере обоих. Едва ли имеются какие-нибудь основания предполагать возможность их одновременного заноса. Но, несмотря на это, вторая гипотеза, автором которой был В. И. Талиев, рассматривающая все эти растения как случайно занесенные человеком, имела своих сторонников, число которых, правда, как уже указано, с каждым годом все уменьшалось. Сам Талиев до смерти оставался ей верен и еще в 1930 г. опубликовал работу, призывавшую к осторожности в тех выводах, которые в настоящее время являются уже вполне очевидными.

Для такой уверенности служит основанием ряд новых и замечательных находок, сделанных Б. М. Козо-Полянским (27) в пределах Курской области, в бассейне верхнего течения р. Оскола, левого притока Северного Донца. Здесь на относительно небольшой площади в несколько десятков квадратных километров найден реликтовый центр ряда горных видов, разобщенных от своих основных обитаний. Среди них имеются уже ранее известные виды, но, помимо того, и ряд новых и крайне важных, причем все эти растения найдены в большом изобилии, в состоянии пышного развития. В числе этих видов наиболее замечательной находкой является новый вид рода Daphne волчеягодник Юлии (Daphne Juliae), вид, очень близкий к западноевропейской Daphne cneorum. Существование этой эндемичной расы того же рода Daphne отвергает все сомнения в реликтовом характере Daphne Sophia.

Дафна Юлии — уже типично третичное растение, так же, как и западноевропейская Daphne cneorum, свойственная в настоящее время лесному поясу гор З. Европы, а на востоке встречающаяся в Подолии — Волыни и доходящая до Киевского, Переяславского и Черкасского районов. Все близкие виды этого рода являются горными растениями, так что местонахождение новой дафны вне гор, в борах на песке или реже на мелу, очень редко в степи, надо рассматривать как уже позднейшее приспособление к необычным условиям обитания. Горное происхождение этого растения сказывается во всем его облике: это карликовый (до 10—26 см высоты) кустарник с многочисленными мелкими, кожистыми, иногда зимующими листьями и крупными яркорозовыми душистыми цветами, что дало основание Козо-Полянскому назвать его «черноземный рододендрон».

Вторым растением, на котором мы не можем не остановиться, является карликовая береза, произрастающая в рассматриваемой нами области на меловой возвышенности, что и способствовало выработке особой расы, называемой Betula humilis var. cretacea. Упомянутый

характер обитания является для этой березы совершенно необычным, так как она в настоящее время широко распространена в лесной области З. Европы, особенно по северным склонам Альп, в северо-западной Европейской части СССР, после перерыва — на Урале и затем в нагорной Сибири от Алтая до Камчатки и Алеутских о-вов, где в пределах всего этого ареала она растет на торфяных болотах. Литвинов (13) посвятил этой березе особую статью, подчеркнув аналогию двойственного характера ее местообитаний с таковым, наблюдающимся у обыкновенной сосны. Это дало ему основание притти к такому важному выводу: «подобно сосне, третичные предки торфяной B. humilis были горным растением, и кустики ее на меловых склонах урочища Вислика есть драгоценный остаток той третичной флоры, переживший ледниковый период и опустошительную человеческую культуру последних веков и теперь готовый вот-вот исчезнуть окончательно».

Сосна и береза — не единичные примеры такого двойственного обитания; оно свойственно ряду видов, и всегда возвышенные, каменистые места являются редкими и несомненно первичными, тогда как торфяные болота — сейчас обычные местообитания, носящие вторичный характер. Но, помимо упомянутых видов, тут растет еще ряд интереснейших по своему распространению растений, как, например, Bupleurum ranunculoides, Chrysanthemum alaunicum, Molinia coerulea, Carex humilis и др., на которых мы подробно останавливаться уже не можем. Описанные местонахождения реликтовых видов являются не единственными: они теснейшим образом связаны с такими же убежищами доледниковой или одной из межледниковых флор в других частях средней Европейской части СССР.

Впервые, как мы уже упоминали, обратил внимание на произрастание реликтовых горных видов на Среднерусской возвышенности В. Я. Цингер (85). «Вдоль северной границы Черноземной области, — писал он, — проходит более или менее широкая полоса чернозема, представляющая не только чрезвычайно резкое различие с лежащими к северо-западу нечерноземными пространствами, но значительно отличающаяся и от простирающихся на юго-восток степных местностей. В этой полосе распространены известковые обнажения. Она почти повсюду представляет наибольшее возвышение над уровнем моря сравнительно с окружающими местами: известная Орловская возвышенность переходит к юго-западу в Курскую и Киевскую губернии, а к северу продолжается через Пензенскую и южные части Нижегородской, Казанской и через северную часть Самарской губернии до Урала. Невольно приходит на мысль, что эта полоса представляет собой более или менее непрерывную известковую гряду, идущую от Урала по направлению к Карпатам...». «Границы чернозема представляют собой юго-восточный предел распространения ледника, существенно изменившего почвенные и топографические условия находившихся под ним стран и остановленного в своем поступательном движении — между прочими другими причинами — возвышением указанной известковой гряды. Флора и почвы черноземной области, не затронутой этим могущественным деятелем, должны поэтому иметь гораздо более древнее происхождение, чем флора и почвы северо-западной России, сложившейся и населявшейся уже после ледникового периода». Из числа этих горных видов он указывает на следующие: Schivereckia podolica — Урал, Каменец, Новая Земля; Artemisia sericea — Урал, Сибирь и ряд видов, свойственных «каменистым местам гористых стран как России, так и Западной Европы», а именно: Echinospermum deflexum, папоротники — Phegopteris Robertiana и Asplenium ruta muraria и аконит (Aconitum anthora).

И действительно, позднейшие исследования подтвердили наличие

ряда островов реликтовой растительности, «горных боров» Литвинова, в средней Европейской части СССР. Если итти с юга на север, это будут прежде всего острова обитания сосны и сопутствующих ей реликтовых видов в районе Старого Оскола и прилегающих к нему местностей в Курской области, а также в окрестностях Льгова и Курска (Мальцев, 07; Алехин, 26). К этому реликтовому центру относится Бекарюковский бор, сохранившийся по обрывам р. Нежегали, получивший известность благодаря нахождению здесь впервые Черняевым дафны (Daphne Sophia). Эти реликтовые местообитания находятся в значительной близости к Донецкому кряжу и Святогорским возвышенностям, являющимся, как мы видели, также центром сохранения реликтовой растительности.

Севернее этих курских местонахождений, в пределах Елецкого и Ливенского районов Орловской области, имеется второй остров реликтовой растительности. В этом районе находится Галичья гора, известная своей реликтовой флорой (Хитрово, 04; 13), и вновь описанная, аналогичная по своей растительности Сокольская гора (Камышев, 34).

Еще севернее, уже в пределах северной части Тульской области, имеется третий остров, образованный лесами Засеки и берега р. Осетра в Веневском районе. К ним непосредственно примыкают такие же реликтовые местонахождения по южной границе Московской области на берегах Оки. Существовавшее предположение о приносе этих растений рекой с юга (Милютин, 90) было опровергнуто Литвиновым (95), пришедшим к выводу, что эти растения надо считать «местными аборигенами — остатком древней доледниковой или ледниковой флоры».

К востоку, в пределах приволжских возвышенностей, находится пятый остров реликтовой флоры. Сюда относятся упомянутые местонахождения в Сергачском и Арзамасском районах Горьковской области, Жигулевские горы в Куйбышевской области и восточная часть Тамбовской области (район Пензы).

На древность имеющихся здесь ассоциаций с господством сосны указал И. И. Спрыгин (08, 25). К отдельным элементам этих древних боров он относит плаун (Lycopodium selago), папоротник — Nephrodium phegopteris, Circaea alpina, Gymnadenia cucullata, Trifolium lupinaster, Digitalis ambigua и ряд других. Остатки этой флоры, согласно его точке зрения, сохранились здесь в период оледенения с конца третичного периода и только впоследствии уступили вместе со степью, пришедшей на смену третичным сосновым лесам, значительную часть своей территории лиственным лесам.

Наличие в этой части Тамбовской области остатков древней флоры подтверждается еще находкой в ее пределах алтайской ветреницы (Anemone altaica), имеющей центр своего распространения на Алтае и широко распространенной в Западной Сибири. Помимо этого сплошного ареала, она имеет еще оторванные местонахождения в Японии и в Европейской части СССР, где она, кроме указанного нахождения этого алтайского вида вблизи Пензы, была найдена в Вологодской и Архангельской областях, доходя на северо-запад до 15° в. д.

Помимо лесных реликтов Приволжье и Заволжье характеризуются наличием степных реликтов, как Globularia Willkommii, Schivereckia podolica, Draba Gmelini и др. И. И. Спрыгин (38) считает эти виды третичными реликтами и объясняет возможность сохранения их здесь тем, что границы рисского и вюрмского оледенений проходили на востоке Европейской части СССР значительно севернее, чем на ее западе. Данные изучения ареалов таких степных видов, как Avenastrum desertorum, Stipa dasyphylla и др., приводят его к выводу, что Поволжье занимает одно из первых мест в ряду ледниковых убежищ степной растительности.

Часть перечисленных реликтовых островов (Курский, Орловский и, возможно, Тульский, Пензенский, а также Жигулевские горы) расположена в промежутке между днепровским и донским языками ледника или к востоку от последнего и никогда ледником не покрывалась. Здесь мы имеем много оснований считать свойственную им реликтовую флору уцелевшей с третичного периода. Остальные же реликтовые местонахождения (по р. Оке и в Сергачском районе), возможно, представляют остатки продвижения этой растительности к северу во время рисс-вюрмского межледникового периода.

Знакомство с этой древней растительностью восстанавливает перед нами картину растительности Среднерусской возвышенности. Картина эта охватывает последние моменты третичного и начало четвертичного периодов перед надвиганием с севера ледников, обошедших эти немногие, более возвышенные места, и продвижение растительности в межледниковое и послеледниковое время.

Но мы имеем свидетелей и более поздних изменений в составе флоры, борьбы и смены одних видов другими. Так, свидетелем былого существования в пределах Московской области дубовых лесов, впоследствии вытесненных елью, является ветреница (Anemone nemorosa), растение, распространившееся на восток в пределы нашей страны из З. Европы, где оно является обычным растением, спутником широколиственных лесов (Алехин, 30).

Северо-западная Европейская часть СССР

Итоги ряда работ, посвященных отдельным моментам истории развития растительности Ленинградской области и Карелии, сведены Ю. Д. Цинзерлингом в исследовании, посвященном географии растительного покрова этой части СССР (32).

Во время ледникового периода растительность этой области была совершенно уничтожена, за исключением отдельных растений, уцелевших на местах, оставшихся непокрытыми ледником. К числу таких растений, уцелевших от флоры межледникового времени и переживших последующее оледенение, может быть причислен западноарктический злак — Vahlodea atropurpurea. Он нередко встречается сейчас на восточной части Кольского п-ова, после перерыва появляется к западу от оз. Имандры, а затем наиболее распространен в пределах Норвегии. Указанные разъединенные местонахождения представляют собой, очевидно, остатки некогда сплошного ареала, цельность которого нарушилась благодаря вымиранию растения на части территории своего обитания, по всей вероятности под влиянием последующего оледенения. К числу межледниковых реликтов относят еще Castilleja pallida и Paeonia anomala восточного, сибирского происхождения (Солоневич и Цинзерлинг, 38).

Освобождавшиеся вслед за отступанием ледника участки суши, поскольку они не были покрыты особенно многочисленными в то время озерами, занимались тундровой растительностью. Ряд многочисленных тундровых растений, как, например, полярная ива, карликовая береза, дриада (Dryas octopetala), ряд мхов и др., найденных в ископаемом состоянии в пределах современной лесной зоны, свидетельствует о том, что граница тундры в то время проходила значительно южнее, чем в настоящий момент.

Примерно к этому же времени относится покрытие части этой области Иольдиевым морем, соединившим через пролив Ловена Атлантический и Ледовитый океаны.

Это обстоятельство способствовало распространению растений, свойственных морским побережьям, оставшихся кое-где в местах своего обитания и после прекращения морских трансгрессий. Произрастающие по берегам Ладожского, Онежского, Чудского озер, Сегозера и Выгозера такие растения, как Juncus balticus, Lathyrus maritimus и др., имеют именно такое происхождение; о связанности их с морскими побережьями говорят и их видовые названия.

С дальнейшим изменением климатических условий в направлении все большего потепления тундра сменилась лесами. Но и до настоящего времени сохранились в пределах последних, преимущественно на торфяных болотах, отдельные тундровые растения. К ним относятся, например, карликовая береза (Betula nana) в Лужском, Псковском и Великолуцком районах, осока (Carex livida) на Кольском п-ове, в Карелии, до Онежского озера (была найдена даже на Лахтинском болоте, близ Ленинграда), и еще ряд других.

Состав лесной растительности неоднократно менялся соответственно изменению климатических условий. Эти смены, поскольку мы можем о них судить на основании данных исследования пыльцы, найденной в торфяных отложениях, представлялись в следующем виде. Лесо-тундровый период, повидимому, характеризовался господством берез и ив, вслед же за вытеснением тундры лесом последний был образован березой и сосной.

В дальнейшем, в особенности с наступлением более теплого, так называемого атлантического периода, появляются широколиственные породы, как дуб, ольха и др., достигающие в это время максимума своего развития. Это подтверждается, например, нахождением дуба в ископаемом состоянии на южном побережье Ладожского озера за пределами его современного ареала.

Теплый и влажный атлантический период сменился сухим, но также теплым суббореальным периодом. В это время произошло значительное усыхание болот и занятие их лесом. Примерно в это же время сюда проник ряд видов, свойственных степям и южным борам, местами сохранившихся и до нашего времени, образуя реликтовые островные местонахождения. На нахождение этих степных элементов в местах, в настоящее время поросших лесом, в окрестностях Ленинграда, было указано Литвиновым (15).

Суббореальный период сменился субатлантическим периодом, близким по климатическим условиям к современному. Это сопровождалось сокращением лиственных пород и завоеванием елью господствующего положения в большей части области.

Состав растительности в различные моменты ее исторического развития определялся не только климатическими факторами, но также и миграциями видов из других районов. В этом отношении не только климатические условия, но и трансгрессии моря и увеличение площадей, занятых озерами, создавали препятствия к распространению одних видов. С другой стороны, — они благоприятствовали тем самым проникновению по другим направлениям иных видов и занятию ими всей территории, что в дальнейшем, с устранением препятствий распространению первой категории видов, создавало для них трудно преодолимые условия конкуренции с ранее поселившимися растениями.

Эти послеледниковые изменения климата и состава флоры оставили также свои реликты. Так, реликтами климатического оптимума является ряд древесных видов, сокративших с ухудшением климатических условий свой ареал. К их числу относится изолированный ареал ольхи (Alnus glutinosa) в районе побережья Онежской губы Белого моря, а также отдельные местонахождения между Выгозером и Онежским озером; местонахождения береста (Ulmus montana) на Заонежском п-ове; единичные местонахождения липы в пределах Ругозерского района; изолированное местонахождение орешника (Corylus

avellana) в районе Лодейного Поля. Основные ареалы перечисленных видов лежат южнее этих изолированных местообитаний. К числу реликтов этого же времени относится и ряд эпифитных лишайников. Предшествующие климатические смены отражены также в реликтовых местообитаниях лишайников в восточной Прибалтике (Миняев, 38).

Наконец, ряд южноборовых и лесостепных видов в южных частях Ленинградской области (Anemone patens, Astragalus arenarius, Helichrysum arenarium, Filipendula hexapetala) являются реликтами более сухого, ксеротермического периода.

Северо-восточная Европейская часть СССР

Во флоре рассматриваемой части СССР имеется значительное количество реликтов различного возраста, характеризующих все этапы ее исторического развития, начиная, по А. И. Лескову (38), с рисс-вюрмской межледниковой эпохи. Сохранение реликтов дорисского оледенения едва ли было возможно, так как последнее покрыло всю рассматриваемую область.

Палеоботанические данные свидетельствуют о сходстве этой межледниковой флоры по составу хвойных с современной, но с большим участием широколиственных видов. Есть основание предполагать, что последующее вюрмское оледенение не уничтожило всей флоры целиком. В предгорьях Урала, а возможно, и южного Тимана, сохранились ее реликты, к числу которых относят Avena callosa, Cardamine macrophylla, Carex mollissima и др.

Вюрмская перигляциальная флора оставила также свои реликты, к числу которых относится флора известняков по рекам Пинеге, Цильме и Печорской Пижме. В то же время арктическая флора вошла в контакт с флорой тогдашней высокогорной тундры Урала. Эти аркто-уральские виды спускались на равнины вплоть до левобережья Печоры. Ледниковые реликты сохранились в лесах Приуралья лишь там, где создавали возможность их существования отсутствие конкуренции или меньшее ее проявление. Вследствие этого все места их обитания носят характер островов среди чуждой им таежной флоры.

К числу таких островов ледниковых реликтов относятся местообитания реликтов на известняках и гипсах: Dryas octopetala, Tofieldia palustris, Saxifraga caespitosa, S. nivalis и др. — по р. Сойве (Юдин, 38), Saxifraga caespitosa, S. nivalis, Arnica angustifolia и др. — по р. Б. Кожве и Соплясу (Лесков, l. c.), Dryas punctata — в западном Приуралье на известняках Камня Плакун на р. Чусовой (Пономарев, 38), Dryas octopetala — по р. Пинеге (Федоровы, 29; Толмачев, 38) и р. Ылычу (Говорухин, 29).

Проникновение этих видов в указанные местонахождения легче всего могло произойти непосредственно с севера или с востока через посредство Урала. Предположение Толмачева (l. c.) о возможности допущения проникновения этих арктических реликтов с западноевропейских Альп, где они также имеются, в В. Европу, вдоль края ледника, весьма мало вероятно.

В послеледниковое время наступивший период засушливого климата дал возможность видам современной лесостепи и степи, как Anemone silvestris, Koeleria glauca, Veronica spicata и др., проникнуть в глубь лесной флоры и зайти далеко на север. В дальнейшем распространение сибирских хвойных в пределы В. Европы нарушило непрерывность их ареалов, сведя их также лишь к реликтовым местообитаниям.

Сибирские хвойные дошли до Фенноскандии, но позже были оттеснены широколиственными видами, распространившимися с запада.

С отходом последних обратно к югу остались их реликты в виде обитаний дуба, клена, береста и многих травянистых их спутников. Эти хвойные, также отойдя на восток к Уралу, оставили свои островные обитания в виде лиственницы в восточной Карелии и на Онего-Двинском водоразделе, пихты на этом же водоразделе, а также и им сопутствующих травянистых видов.

Урал

В конце третичного периода начинается охлаждение климата Урала, вызвавшее обеднение его флоры южно-умеренного характера, в конечном итоге приведшее к ее современному составу. Это обеднение должно было принять особенно сильные размеры во время ледникового периода, хотя средний и южный Урал оледенению почти и не подвергался. Последнее обстоятельство должно было способствовать сохранению в составе современной флоры Урала, образующего как бы горный остров среди окружающих его равнин, ряда видов травянистой растительности доледниковой флоры, современное обитание которых должно было, таким образом, оказаться изолированным вследствие вымирания этих видов к западу и востоку от Урала.

И, действительно, еще Коржинским (94) было указано, что флора Урала, несмотря на ее чрезвычайное сходство с флорами прилегающих с запада и востока равнин и бедность эндемичными элементами, содержит ряд древних видов. Эти последние образуют ничтожный процент общего видового состава флоры Урала, образованного видами, проникшими сюда уже в позднейшее время как с запада, так и с востока. Коржинский подразделил эти реликтовые виды на две группы. К первой из них он отнес 7 видов западного происхождения, растущих в З. Европе и заходящих оттуда в Европейскую часть СССР, а также растущих на Кавказе и в М. Азии; ко второй же группе — 2 вида, помимо Урала, растущие еще лишь на Кавказе или же стоящие в наиболее близких родственных отношениях к кавказским видам. К числу первых относятся: горечавка (Gentiana ciliata), аконит (Aconitum anthora), наперстянка (Digitalis ambigua), орхидея (Cephalanthera ensifolia), подлесник (Sanicula europaea), цирцея (Circaea lutetiana), а ко вторым короставник (Knautia montana) и лактук (Mulgedium hispidum).

Разрыв ареала этих видов между Уралом и лежащими к западу местообитаниями вызван уничтожением растительности в промежуточной полосе во время ледникового периода. Этот разрыв говорит о прежней связанности ареала и, в частности, также и о связи в третичном периоде лесной флоры Кавказа и Урала. В настоящее время мы застаем эти виды в различных стадиях своего продвижения на север и восток, на пути к вторичному заселению территории, откуда они были вытеснены. Причем возможно, что многие виды современной флоры Урала, не имеющие таких разорванных ареалов, лишь в относительно недавнее время достигли Урала. В дальнейшем западная часть их ареала сомкнулась с ранее существовавшими в его пределах местообитаниями этих видов.

Эти данные Коржинского последующими исследованиями были значительно пополнены и расширены. В 1922 г. М. М. Ильин привел еще четыре интересных лесных вида такого же западного происхождения, встречающихся также и на Кавказе. Из них два вида: шлемник (Scutellaria altissima) и чина (Lathyrus Litwinowi), викарный кавказскому L. rotundifolium, на Урале имеют крайнее островное распространение по направлению к востоку, тогда как два других: овсяница (Festuca silvatica) и костер (Bromus ramosus), растут также изолированно и так-

же несомненно в виде реликтов еще дальше на восток в пределах Новосибирской области.

И. М. Крашенинников (19; 27) указал на наличие в составе современной флоры Урала несомненно реликтовых элементов сибирского происхождения, разорванные ареалы которых продолжаются не на запад, как у предыдущих видов, а, наоборот, на восток. Из приведенных им 16 видов одна часть относится к лесным и луговым формам, другая же включает представителей горных каменистых степей. При этом интересна приуроченность европейских и кавказских реликтов к западным склонам Урала в противоположность сибирским, сосредоточенным в лесных районах Уральской возвышенности или ее предгорьях, но уже восточного склона.

К числу этих сибирских реликтов С. Ю. Липшиц (29) добавил несколько новых видов с аналогичным распространением. Он описал очень интересное сфагновое болото, найденное им на вершине хребта Баскак в южном Урале, представляющее собой, очевидно, остатки растительности ледникового периода, и описал новый, замечательный, реликтовый вид подмаренника (Galium Syreitschikovii).

В 1930 г. Сочава также указал на наличие значительного количества видов, растущих в восточной и средней Сибири, а затем после перерыва встречающихся в западной Сибири и на Урале. Но вместе с тем им отмечена возможность образования независимо друг от друга, под влиянием сходных условий, на Урале и в восточной Сибири самостоятельных рас. Поэтому автор считает, что в этих случаях нет надобности говорить о существовании в прошлом сплошного ареала этих рас с последующим вымиранием их в зоне, промежуточной между современными местообитаниями. С нашей точки зрения, приведенные автором соображения хотя и очень интересны, но недостаточно доказательны.

В настоящее время И. М. Крашенинниковым в работах, богатых фактическим материалом, дан полный анализ уральских реликтовых видов (37) и на его основе прослежены основные пути развития растительности южного Урала (39). Этот анализ показал, что реликты Урала не однородны как по времени вхождения в состав его флоры, так и в экологическом отношении. Вследствие этого их можно разбить на несколько категорий, соответствующих такому же числу этапов в развитии флоры и растительности области Урала.

Наибольшую группу реликтов, относящихся к различным типам растительности — от альпийских до луговых и горно-степных, образуют виды, связывающие флору Урала с флорой всей горной системы Сибири от Алтая до Байкала, а вероятно, и далее на восток. Относящиеся к этой категории виды Урала тождественны видам горной Сибири или же образуют с ними викарную серию мало отличающихся форм.

Вторую группу образуют уже циклы близких видов, помимо Урала и гор Сибири произрастающие также в горах Средней Азии, Кавказа, Крыма и З. Европы. Дизъюнкции ареалов этих видов приходятся обычно на равнины, разделяющие эти горы.

Третью группу образуют уральские реликтовые эндемики, приуроченные к уральской возвышенности и потому или имеющие ареалы в виде меридиональных полос или же распадающиеся на два изолированных островных ареала: один в северном Урале и в прилегающей к нему возвышенной части среднего Урала, другой же в южном Урале. Разрыв этот приходится на пониженную часть хребта между 55—56° и 58—59°.

Эти реликтовые элементы по времени вхождения их во флору Урала также не однородны. Горностепные элементы представлены

двумя группами видов. Одна из них объединяет древние виды горной сосново-лиственничной, березовой лесостепи и субальпийского пояса, которые обитают на Урале и в горах южной Сибири со времени ледниковых и отчасти межледниковых эпох. Сюда же относится и часть уральских эндемиков. Вторую же группу образуют ксерофитные виды более позднего поселения, в том числе и прогрессивные неоэндемики, мигрировавшие на север уже в различные эпохи послеледникового времени с юга, преимущественно средиземноморского происхождения.

Что касается реликтов широколиственных лесов Кавказа и З. Европы, считавшихся Коржинским третичными реликтами Урала, то, согласно Крашенинникову, они сохранились на Урале лишь с миндель-рисской межледниковой эпохи, а само рисское оледенение пережили вне собственно уральской возвышенности, к западу и юго-западу от нее. Весьма вероятно, что это убежище послужило также центром заселения широколиственными видами Европейской части СССР, наравне с миграцией аналогичных видов из З. Европы.

Процесс изменения растительности Урала в его исторической последовательности заключается в смене лиственно-хвойных лесов с разнообразным видовым составом однообразными современными хвойными лесами, которые бедны видами. Наиболее древней фазой этой исторической смены растительности на Урале являются фазы широколиственных смешанных лесов, приурочиваемых преимущественно к межледниковым эпохам. Понижение температуры в конце рисс-вюрмского межледниковья привело к внедрению в эти леса ели, а местами и пихты. Этот процесс завершается во время вюрма выпадением широколиственных элементов и возникновением чисто хвойного леса, в составе которого, помимо указанных родов, большую роль играет обыкновенная сосна, а отчасти и кедровая сосна.

В периоды усиления засушливости при условиях холодного климата начинал господствовать комплекс лесов лиственнично-сосновых с примесью березы. В это же время внедрялись группировки древних горностепных видов, возникавших преимущественно в горных областях Сибири.

Позже, в послеледниковое время, в сухие, но теплые периоды, когда эти горностепные элементы вымирали и стягивали свои ареалы, им на смену шли из области древнего Средиземья южные ксерофиты.

При приближении к современному периоду на уральской возвышенности стали проявляться черты холодно-континентального режима, что сближало ее с горными областями Сибири и обусловило наличие на ней сходных лиственничных, сосновых и березовых лесов. Это особенно выразилось на восточном склоне Урала, где упомянутый растительный комплекс распространился и на степные пространства. Так, Тюлина (29) на основании своих исследований растительности Ильменского заповедника, находящегося в пределах восточных предгорий южного Урала, отметила связанность в настоящее время произрастания лиственницы с опушками степных полян, которые по характеру своей растительности должны считаться первично-безлесными реликтами древней горной степи. В теплый, засушливый послеледниковый период с увеличением территории степей произошло оттеснение лиственницы, которая с наступлением влажного периода заняла вновь свои местообитания, облесив степные районы. Упомянутые старые лиственницы, расположенные на опушках Ильменских полян, являются последними свидетелями этого наступления лиственницы на степь. В настоящее время роль лиственницы в этом отношении сыграна, и ее место в качестве активных облесителей начали занимать береза и сосна.

На западном же, согласно И. М. Крашенинникову, более влажном склоне поступательное движение обнаружил тип широколиственных

лесов, который постепенно захватывал как степные территории, так и прилегающие к нему хвойно-березовые леса.

В центральной возвышенной же части южного Урала активную роль начали играть темнохвойные породы (ель и пихта), вытеснявшие сосну, лиственницу и березу. Частично они проникли и в пределы широколиственных лесов, образовав особого типа смешанный лес. Вместе с тем нижняя граница альпийского пояса отодвигалась вверх.

Реликты водной растительности

Помимо горных систем, окаймляющих с юга нашу страну, хранителями древних элементов флоры явились также болота, водоемы и реки. О нахождении в болотах видов, являющихся остатками флоры ледникового периода, уже говорилось выше. В частности, даже в Крыму в болотцах, распространенных в пределах букового леса в Крымском заповеднике, найдены такие виды, как пузырчатка (Utricularia vulgaris), роголистник (Ceratophyllum submersum) и красовласка (Callitriche verna) (Поплавская, 28), являющиеся, несомненно, остатками того периода в истории флоры Крыма, когда северные элементы под влиянием охлаждения климата во время ледникового периода получили сильное развитие и распространение.

Но помимо этих остатков холодных периодов в составе флоры, водоемы и реки сохранили элементы водной растительности и более теплых периодов, чем современный. Особенно крупный интерес для истории флоры СССР представляет растительность дельты Волги, уже давно привлекавшая внимание исследователей (Палибин, 04). В начале XIX столетия врач Лерхе прислал ботанику Фальку плоды индийского лотоса (Nelumbo nucifera), собранные им в устье р. Волги. Этот факт нам известен, благодаря сообщению о нем Фальком в письме к Линнею (Липский, 13). С тех пор это растение в дельте Волги неоднократно собиралось.

В настоящее время лотос в диком состоянии произрастает в тропических водах Индо-Малайской области, в В. Азии (Япония, Китай, Корея, Манчжурия) и у нас в бассейне р. Амура. Западными оторванными частями его ареала являются: Иран, юго-западная часть Каспийского моря (Кизыл-Агачский залив близ Астары), устье р. Кара-су и разливы Аракса к северу от Кизыл-Агачского залива (Шелковников, 08), дельта Волги и средняя Италия. Еще в историческое время лотос произрастал в долине Тигра и Евфрата (Месопотамия) и в ряде стран Средиземноморской области (Греция, Сицилия, Сирия, нынешняя Турция — Мраморное море под 41° с. ш.).

В гербарии Ботанического института Академии Наук имеется экземпляр лотоса, найденный Карелиным в 1836 г. в Аральском море. Борщов (65) не нашел больше там этого растения и считал, что здесь были перепутаны этикетки, а растение было найдено в действительности в Каспийском море. Но прежняя связанность Аральского и Каспийского морей не исключает возможности произрастания в прошлом лотоса и в Аральском море.

Замечательным обстоятельством, несомненно подтверждающим реликтовый — по всей вероятности, третичный — характер этих местонахождений лотоса, является произрастание здесь же, в дельте Волги, целой группы реликтовых растений тропических вод. Таковым прежде всего является найденное Коржинским (87) насекомоядное растение альдрованда (Aldrovanda vesiculosa). В третичном периоде она была широко распространена в водах почти всех материков, а сейчас сохранилась лишь в очень редких, изолированных местонахождениях З. Европы, в Центральной Африке (на 9° с. ш.), в Индии (Калькутта), Японии и Австралии (Квинсленд). В СССР, помимо дельты Волги, это

водное растение было найдено на Украине, в Воронежской области и в Пинском округе Белоруссии. Вторым аналогичным растением является валиснерия (Vallisneria spiralis), также спорадично встречающаяся в водах Средиземноморской области, единично в Тироле и в Швейцарии, в Китае, Японии, тропической Африке, в северной и тропической Америке.

Совместно с ним растут реликтовый водяной орех (Trapa natans) и древние разноспоровые водяные папоротники (Salvinia natans и Marsilia quadrifolia). Такое сочетание реликтовых растений не может иметь случайного характера и с несомненностью свидетельствует не о заносе лотоса кочевниками в дельту Волги (Чугунова-Сахарова, 24), а о наличии здесь остатков богатой водной флоры третичного периода.

Дельта Волги является не единственным хранилищем третичной водной флоры: реки Кавказа, река Амур и другие явились также убежищами третичных видов, откуда некоторые из них с улучшением климатических условий в послеледниковое время частично продвинулись к северу.

Западная и Средняя Сибирь

Аналогичные уральским смены растительности происходили и в пределах Сибири в течение всего четвертичного периода, сопровождаясь такой же прогрессирующей ксерофитизацией растительности. Этот процесс особенно ясен из той картины эволюции растительности Казахских степей, лежащих на грани Западной Сибири и Средней Азии, которую в ее исторической перспективе рисует нам И. М. Крашенинников (23). Еще не так давно (в геологическом масштабе времени) вся низменная часть Западной Сибири и прилегающие к ней равнинные пространства Средней Азии были ареной совершенно иных физико-географических условий. Там, где сейчас расстилаются степи и пустыни, море катило свои волны. Но уже в олигоцене начинается регрессия моря и местами замена его пресноводными бассейнами, чередовавшимися с участками суши, которые все увеличивались за счет неуклонно сокращавшейся водной поверхности. Во второй половине третичного периода, когда западная часть Евразии стояла еще в преддверии грозившего ей оледенения, между Европой и Сибирью устанавливается окончательное материковое соединение.

Во время ледникового периода Западная Сибирь, за исключением своего крайнего севера и северо-востока оставшаяся свободной от ледникового покрова, подверглась так же, как и Казахские степи, действию холодного климата. Последнее содействовало увеличению количества осадков, вызвавшего новое развитие озер и рек, а вместе с тем и процессы эрозии, в значительной степени изменившие условия рельефа.

Впоследствии, когда наступление ледниковых масс закончилось и началось потепление климата, когда растаяли ледники, питавшие еще некоторое время эти водоемы, растительность постепенно приобрела свой современный состав и облик. Но как в том, так и в другом еще сохранились следы той смены физико-географических условий, которую мы только что очертили.

В то время как уже с конца миоцена в южных районах Казахской степи развивается пустынный тип растительности, на севере ее происходит обеднение лесной растительности и возникновение в горных областях высокогорной, альпийской флоры. Наступившее охлаждение климата в ледниковом периоде повлекло за собой отступление к югу и вымирание теплолюбивых элементов растительности, место которой заняли новые пришельцы. Миграция последних в это время приняла значительные размеры.

По мнению Крашенинникова, смена климатических условий, в частности условий влажности, во время смен ледниковых и межледниковых периодов должна была способствовать выработке ксерофитных рас среди некоторых групп альпийских видов, спустившихся к этому времени с гор в низины. Этот комплекс форм и должен был положить основание современной флоре северных травяно-злаковых степей. К нему присоединились разнородные мигранты, проникшие сюда же из областей различных экологических условий обитания: из лесной полосы виды, способные выдержать засуху, а также ксерофиты и галофиты из пустынь, лежащих к югу. И эта-то растительность должна была, по предположению автора, двинуться в дальнейшем на запад и заселить степные территории Европы.

Подтверждением этого процесса выработки степных ассоциаций растительности на границе субальпийской области, являющихся в западной части Евразии отголоском далекого исторического прошлого, служит то обстоятельство, что на высотах Центральной Азии, в пределах северной Монголии, эта выработка степных элементов находится еще в стадии своего роста и развития (Б. Полынов и И. Крашенинников, 26).

Но вместе с тем в плейстоцене северная часть Казахстана была покрыта еще крупными лесными массивами, образованными как хвойными (сосна и, может быть, ель или лиственница), так и лиственными (дуб, сейчас здесь уже не существующий, береза, осина) породами. Об этом говорят ископаемые остатки дуба и шишек ели или лиственницы, найденные в ископаемом состоянии в отложениях долины р. Джиланчика (Криштофович, 15), и ряд северных лесных видов современной флоры. Об этом говорят и изолированные сосново-березовые лески, сохранившиеся в речных долинах горных районов Казахстана как пережитки более влажных эпох и находящиеся сейчас в стадии вымирания.

В. В. Ревердатто (27), посвятивший статью происхождению растительности Бийской степи, относит ее образование к первой ледниковой эпохе. Площадь, занятая степями, по предположению автора, не оставалась постоянной, уменьшаясь во время влажных периодов, когда часть ее покрывали леса, и увеличиваясь в засушливые периоды, когда эти леса сокращали площадь своего обитания.

Основной флористический элемент этой степи является общий с Барабинско-Кулундинской степью. Это дает основание считать, что заселение Бийской степи растительностью после освобождения ее от ледниковых вод должно было итти с запада, а не с Алтая, как это можно было бы предположить.

Наиболее древним участком степи нужно считать ее центральное ядро, покрытое разнотравно-луговой растительностью. Во влажные периоды, когда степные площади сокращались, это степное ядро, повидимому, являлось хранителем степных элементов. Они вновь заселяли отсюда степь, вслед за отступавшими с началом нового засушливого периода лесами.

История развития послетретичной флоры и растительности средней Сибири, по новейшим данным В. В. Ревердатто (40), может быть охарактеризована следующим образом.

В настоящее время в южной части средней Сибири с севера из-зз р. Ангары (Верхняя Тунгузка) распространяются лиственнично-сосновые леса; к югу они прерываются островами степей. Типичными степями в отличие от этой лесостепи являются лишь приенисейские. Далее к югу леса опять смыкаются и опоясывают Саяны, а на западе — Кузнецкий Алатау. Еще дальше на юг на склонах гор эти светлохвойные леса сменяются темнохвойными и пихто-кедрово-еловой тайгой. В верхних поясах этот лес переходит в альпийскую область «гольцов».

На некоторых горах, например, в Западном Саяне (Хакассия), на высоте 1400—1600 м вместо пояса темнохвойных лесов имеются участки горной степи, которые непосредственно переходят в альпийский пояс.

Эти соотношения в распределении растительности, а также наличие реликтов различного возраста: 1) третичных остатков широколиственных лесов в долинах рек, в темнохвойных лесах, в горах и предгорьях; 2) ледниковых реликтов в степях, на степных склонах, на солончаковых болотах, в долинах степных речек; 3) степных и ледниковых реликтов в горно-лиственничных лесах — могут быть объяснены лишь исторически.

Согласно В. В. Ревердатто (40), широколиственные леса, господствовавшие до конца миоцена в средней Сибири (тургайская флора), с плиоцена начали вытесняться спускавшимися с севера темнохвойными лесами и, в конце концов, стали играть в составе последних подчиненную роль. Препятствием дальнейшему отступанию этих элементов на юг явились на западе степи, на востоке — горы. Сибирские горы, согласно Обручеву (36), представляют собой результат третичных поднятий, подвергавшихся затем длительному размыву и омоложенных дальнейшим четвертичным поднятием. Таким образом, до ледникового периода сибирские горы уже существовали, без чего происхождение сибирской горной флоры, значительной части видового состава флоры Арктики, а также флоры западноевропейских Альп было бы совершенно непонятно. Но поскольку эти возвышенности не достигали высоты современных сибирских гор, иссушающее влияние с юга должно было оказывать свое влияние на климат Сибири и сказываться гораздо глубже в пределах ее лесной зоны, чем в настоящее время.

Это влияние пустынного климата, по мнению В. В. Ревердатто, сказывалось до широты современного среднего и нижнего течения р. Ангары, о чем свидетельствуют данные изучения почв и горных пород. Это дает основание предположить, что к началу четвертичного периода на территории южной окраины Сибири, примерно между 50° и 55° с. ш., существовала особая лесостепь из сосны и лиственницы, сменившая темнохвойные леса. Последние, состоя из пихты и ели с примесью липы и ореха (Juglans), начинались к северу от 55°. На юге же от широколиственных лесов остались лишь острова, например, липы, и отдельные реликтовые растения.

К числу реликтов этих лесов относится описанное П. Н. Крыловым еще в 1891 г. островное обитание липы на предгорьях Кузнецкого Алатау. Помимо этого, липа встречается изолированными, удаленными друг от друга островками в пределах Тобольского и Енисейского районов (Ильин, 34). Наличие в совместном с ними обитании ряда травянистых видов [1], имеющих сплошное распространение в Европе и на Кавказе, а в Сибири являющихся также реликтами, с несомненностью свидетельствует о реликтовом обитании здесь и липы. Формация широколиственных пород в настоящее время отсутствует в Сибири, так что наличие среди однообразных хвойных лесов островков распространения липы представляет собой замечательный памятник прошлой истории флоры Сибири, уцелевший до наших дней. Сохранение липы надо приписать большей влажности мест ее обитания и защите горными возвышенностями от иссушающего влияния лежащих к югу пустынь. Тем не менее, процесс усыхания водоемов Сибири, а вместе с этим и континентальность условий обитания продолжают увеличиваться. А к этому в последние годы прибавилось усиленное уничтожение липы человеком (Л. В. Ревердатто, 25), что, очевидно, еще более приближает тот мо-

[1] По Крылову, в островном обитании липы на Кузнецком Алатау: Asarum europaeum, Geranium Robertianum, Osmorrhiza amurensis, Sanicula europaea, Cardamine impatiens, Circaea lutetiana, Polystichum Braunii, Dryopteris filix mas.

мент, предвиденный П. Н. Крыловым, когда липа в Сибири, как живой объект исследования, «перейдет в достояние геологии».

Эти третичные реликты, согласно М. М. Ильину, имеют различный возраст и различное происхождение. Наиболее древними из них являются те, которые он связывает с широколиственными лесами северного побережья Тетиса. Эта группа реликтов несомненно очень близка по своему происхождению к реликтам, имеющим сейчас значительные связи с лесной восточноазиатской флорой. Группа реликтов, связанная с широколиственной флорой З. Европы, является, вероятно, наиболее молодой.

В плейстоцене еще до оледенения дальнейшее поднятие горных систем вызвало явления вертикальной зональности климата и растительности. В результате увеличения количества осадков горные склоны покрылись сначала лиственничными и березовыми лесами, а позже в более высоких поясах и по речным долинам — видами темнохвойного леса. Эти горные леса через Енисейский кряж вошли в соединение с вышеуказанными лесами севера Сибири, причем возможна миграция этих лесных видов с севера на южносибирские горы.

С дальнейшим поднятием, вертикальная зональность стала проявляться все сильнее, вершины выходят за границу леса — возникает альпийский пояс. Вместе с этим еще до оледенения из лесной флоры Сибири дифференцируются альпийские элементы, начинающие свою миграцию на восток и до Арктики и на запад до Альп.

Наступление ледникового периода и вызванное им оледенение вершин сибирских гор способствовали снижению альпийского пояса растительности. Этим объясняется нахождение в степях Сибири [Хакасские (Ревердатто, 34), Красноярские, Канские, Иркутско-Балаганские степи] ледниковых реликтов, основные ареалы которых в настоящее время находятся в альпийских поясах Сибири и Средней Азии.

В. В. Ревердатто эти реликты подразделяет на две группы: 1) собственно ледниковые глациальные и 2) периглациальные (горные ксерофиты). Первые возникли в альпийском поясе сибирских гор перед оледенением и в начале его. Только в Монголии, Забайкалье и средней Сибири они спускаются с гор и растут на каменистой степи и солончаковых болотах [1].

Опустившись в низины, эти виды смешались со степными ксерофитами. В дальнейшем, с изменением экологических условий, и те и другие дали новые циклы форм, часть же из них сохранилась как реликты.

Вторая группа реликтов выработалась на территории самих степей вблизи края ледников, спускавшихся, повидимому, до равнин. Впоследствии они стали компонентами обширных горных и предгорных степей и известны под названием горных ксерофитов [2].

С окончанием ледникового периода вслед за отступавшим ледником шла флора периглациальной зоны: сниженные альпийцы (по терминологии Литвинова), степные ксерофиты и производные циклы форм. В это время широкая полоса сибирских «холодных» степей на юге переходила в альпийский пояс, на севере же — в лиственничную лесотундру.

С наступлением сухой, но более теплой ксеротермической эпохи через долину Енисея, прорезывавшую уже Саяны, как через ворота,

[1] Например, Stipa mongolica, Koeleria altaica, Phleum alpinum, Aconitum napellus s. l., Papaver nudicaulis, Androsace villosa, Gentiana decumbens, Pedicularis tristis, Leontopodium alpinum

[2] Ревердатто к ним относит: Avena desertorum, Poa stepposa, Erysimum altaicum, Androsace dasyphylla, Aster altaicus и др.

хлынули монгольские ксерофиты [1]. Они проникли по южным степям Хакассии далеко в горы вплоть до альпийского пояса, где смешались с периглациальными ксерофитами.

С наступлением условий более влажного климата начали овладевать степными пространствами лиственничные леса, приурочившиеся к северным склонам, к долинам рек. Предел этому наступлению леса положила лишь деятельность человека. Свидетельством этой смены растительности являются степные виды в лесах, а также почвенные и археологические данные.

Лиственничные леса, расположившись на всхолмленных местах, прервали раньше сплошную полосу, тянувшуюся от Кузнецкого Алатау до Забайкалья. Темнохвойные леса, сохранившиеся в горных ущельях, постепенно заняли современные местообитания: на северных склонах долин и в верхнем поясе гор вплоть до альпийского пояса, а на севере — долины рек и заболоченные места.

Байкал

Флора озера Байкал носит реликтовые черты происхождения и подобно и его фауне представлена многими эндемичными элементами. В составе водорослей озера были найдены мертвые диатомовые, относящиеся к типичным морским представителям этой группы растений, из рода Conscinodiscus, весь облик которых говорит за то, что мы имеем здесь дело с ископаемыми диатомовыми (Мейер, 24; 30); это указывает на нахождение в бассейне Байкала отложений морского происхождения.

Анализ современных обитателей озера дает возможность подразделить их, не считая эндемичных элементов, на три группы: 1) элемент общесибирский, представленный видами, широко распространенными в водах Сибири и обычными в Байкале; 2) элемент древний пресноводный, представленный формами, являющимися остатками древней третичной пресноводной фауны и флоры, некогда широко распространенной, а сейчас сохранившейся, помимо Байкала, лишь в некоторых крупных водоемах Индии, Китая и Балканского п-ова; 3) элемент морской, представленный формами, имеющими ближайших родичей в составе морской флоры и фауны, а в пресных водах встречающихся, помимо Байкала, либо как морские реликты, либо как иммигранты. Наличие этих морских элементов может быть объяснено лишь проникновением их в Байкал, так как непосредственного соединения котловины Байкала с морем, повидимому, не было со времени палеозоя, причем наиболее вероятными источниками проникновения являются: Юрское море, находившееся к югу от Байкала, и бореальная трансгрессия Ледовитого океана к северу от него.

Эта иммиграция могла носить активный характер, например, вверх по рекам с севера, или пассивный при сливании вод из соседних водоемов во время происходивших движений в земной коре (Верещагин, 30).

Восточная Сибирь

Анализу и истории флоры Восточной Сибири посвящено очень незначительное количество работ, которые выявляют лишь отдельные моменты ее эволюции.

История флоры крайнего северо-востока СССР рассматривается в работе В. Б. Сочавы (33). До последнего времени флору этих пограничных областей Азии рассматривали как происшедшую путем смеше-

[1] Cymbaria dahurica, Oxytropis tragacanthoides, Dracocephalum discolor и др.

ния азиатских элементов с североамериканскими. Это смешение было возможно благодаря проникновению последних в Азию через существовавшее узкое материковое соединение на месте современного Берингова пролива. В настоящее время не только ботаники, но и зоологи склонны считать эту своеобразную флору и фауну происшедшей в пределах древней материковой суши, называемой Берингией. Центр ее должен был находиться на месте современного Берингова моря. Краевыми же и поныне существующими ее областями являются не только земли, непосредственно примыкающие к Берингову морю, но также, по Тугаринову, вся Аляска и Чукотский п-ов, а по Сочава, значительная часть Анадырского бассейна и Коряцкого края. Флора высших растений южной части этой области состоит, по данным Сочавы: 1) из циркумполярных видов с сплошным распространением и с разрывом в Европе и в арктической Сибири; 2) из видов, после громадного перерыва встречающихся на западе до Таймыра, а также на севере З. Европы и в Гренландии; 3) из восточноазиатских видов, широко распространенных в Азии, но в естественном обитании отсутствующих в Америке; 4) из азиатско-берингийских видов, свойственных только рассматриваемой области, границы ареала которых почти совпадают с границей Камчатского округа, как, например, Parrya Ermani, Stellaria Escholziana, Salix pseudopentandra и др., и, наконец, 5) из американских видов.

Систематический анализ этих видов и их географического распространения приводит к заключению о тесной связи этой флоры с альпийской флорой Восточной Сибири. Связь эта выражается в наличии общих видов и в существовании родственных связей у ряда берингийских видов с восточносибирскими.

Среди восточносибирских форм имеется ряд видов, основной частью своего ареала тяготеющих к западному побережью Охотского моря. Некоторые из этих видов, имея центром распространения побережье Охотского моря, восточной частью своего ареала захватывают Курильские и Командорские о-ва, а также и Аляску, и даже горы Хокайдо и Хонсюна. Сочава считает эти виды реликтами третичного периода. Эта древняя группа видов, ничего общего с тундровой растительностью не имеющая, была присуща описываемой территории во время всего послеледникового периода.

Растительность азиатской Берингии переживала совершенно иную историю развития, чем другие части тундровой зоны. Лишь по мере приближения климата к современному нивелирующее действие физико-географических условий вызвало постепенно вымирание древесной растительности, усиление вечной мерзлоты и современный характер почвообразовательных процессов, а вместе с этим получил усиленное развитие арктический, наиболее молодой элемент этой флоры, в значительной степени вытеснивший ее древние виды.

Но в послеледниковый термический максимум леса продвинулись на некоторое время вновь севернее их современной границы, о чем говорят, согласно исследованиям Б. А. Тихомирова (38), лесные реликты в тундре в С.-В. Азии, и в частности в Пенжинско-Анадырском районе. Этим же отступлением на юг лесной растительности объясняются разрывы ареалов ряда лесных видов в пределах Анадырского района, в том числе эндемичного для него вида березы — Betula extremiorientalis. Этот вид, описанный В. Н. Васильевым (36), возник, по-видимому, уже в послеледниковое время в результате миграции восточноазиатских лесных элементов по Оймеконскому плоскогорью Гыданского хребта в бассейны рек Пенжины и Анадыря. Флора Охотского побережья, согласно исследованиям того же автора (Васильев, 39), представляет собой часть общей флоры, объединявшей

также Курильские острова, Камчатку, южную часть бассейна р. Анадырь, а на юге доходившей до северного Сахалина, о. Иезо и северного Сихоте-Алина.

Причиной гибели тургайской третичной флоры явились: двукратное оледенение С.-В. Азии, послеледниковые смены климата и неоднократные эпейрогенетические движения в области Охотского моря, а также изолирование его побережья от лежащих к востоку, ранее с ним тесно связанных областей и островов. Тем не менее наличие общих элементов свидетельствует об этих былых связях.

Географический анализ этой флоры установил наличие в ее составе 55% видов, общих с флорой Камчатки, 50% — Сахалина, 34% — Курильских о-вов, 44% — о. Хоккайдо, 31% — С. Америки и 66% — Якутии. Этот же анализ обнаружил различное происхождение упомянутых элементов и отсутствие однородности этой флоры, очевидно, как результат указанных четвертичных изменений физико-географических условий. Южная часть Охотского побережья флористически и фитоценологически тяготеет к Камчатке, Сахалину и Сихоте-Алину, средняя часть — к Якутии, а северная выявляет постепенный переход к лесотундре.

Отдельные виды, а может быть, и целые формации флоры Охотского побережья могут быть отнесены к числу третичных реликтов. Автор считает таковыми вересковые, грушанковые, большинство лилейных, Diapensia, Redowskia, Polygonum Mariae и др. Часть из них является угасающими видами, другие же приспособились к изменившимся условиям и занимают обширные ареалы. Третичное происхождение этих видов доказывается их морфологическими особенностями (вечнозеленые листья), изолированностью систематического положения многих из них и приуроченностью некоторых к дериватам третичных лесов (аянская ель — Picea jezoensis и каменная береза — Betula Ermani).

Из третичных реликтов, произрастающих, помимо Охотского побережья, также на Камчатке, Курильских о-вах и в северной Японии, можно указать (В. Н. Васильев, 39) на Vaccinium praestans, Lonicera Chamissoi, являющуюся викарным видом уссурийской L. Maximoviczii, Sweertia tetrapetala и Diervilla Middendorfiana, произрастающих также и в Уссурийской области.

Свидетельством того, что восточноазиатская третичная флора шла далеко на северо-восток, могут служить не только эти реликты, но и найденные в южной части Охотской области Б. П. Колесниковым (35), в бассейне р. Горин, оторванные от южнее расположенного общего ареала, такие растения, как папоротники (Phegopteris austro-ussuriensis и Osmunda cinnamomea), корейский кедр (Pinus koraiensis), Schizandra chinensis и др.

Четвертичное послеледниковое происхождение имеет лесная растительность, в том числе лиственничные леса, являющиеся непосредственным продолжением лесов Восточной Сибири, в частности Якутии.

Основным элементом охотской флоры — не по количеству видов, а по его значению — надо считать восточносибирский. Он во главе с видами лиственницы дает главный фон всему растительному покрову Охотского побережья. Время проникновения на его территорию относящихся к этому элементу видов надо отнести в основном к четвертичному периоду.

Наличие арктических видов в составе охотской флоры автор связывает с ледниковым периодом и современным охлаждением климата, выражающимся в крутом падении с севера вдоль Охотского побережья летних изотерм.

Флора Охотского побережья включает ряд эндемичных видов. Бо́льшую часть составляют молодые виды, возникшие в результате распадения широко распространенных в Азии видов на географические расы. Возникновение этих неоэндемиков относится уже к четвертичному, возможно, и к послеледниковому периоду времени (В. Н. Васильев, 39).

Камчатка

Средняя часть п-ова Камчатки образована двумя почти параллельными хребтами. Между ними течет р. Камчатка. Ее долина, защищенная от моря этими хребтами, имеет значительно более сухой климат, чем обращенные к морю части полуострова. Этим обусловливается сосредоточие в центральной части Камчатки хвойных лесов, образованных елью (Picea ajanensis = P. jezoensis) и лиственницей (Larix dahurica). На верхней границе леса растет кедровник (Pinus pumila). Пихта (Abies gracilis) в составе этих лесов отсутствует: единственная ее роща находится на восточном берегу полуострова.

Восточное побережье Камчатки покрыто главным образом лесами каменной березы (Betula Ermani), а западное побережье имеет болотистый характер. На севере постепенно снижающиеся горные цепи переходят в тундру.

Согласно заключению В. Л. Комарова (12), «общее впечатление от всей этой растительности таково: сильные вулканические катастрофы и ледниковые покровы вытеснили и уничтожили ту древнюю растительность, которая объединяла когда-то Камчатку с ближайшей частью С. Америки и Японией. Только хвойные леса центральной части, находящие себе аналога в Охотском крае, на Сахалине и даже отчасти в горах северной Японии, остались единственным памятником флористической старины». Но если на значительной части территории Камчатки растительность в целом утратила свои древние черты и является производной ледниковых и послеледниковых воздействий на нее, то тем не менее, как сейчас выясняется, оледенение Камчатки было далеко не сплошным. На таких местах могли сохраниться и действительно сохранились реликты древней флоры.

Согласно С. Ю. Липшицу и Ю. Ливеровскому (37), леса из каменной березы с рядом сопровождающих их редких кустарниковых и травянистых видов, имеющих ограниченный ареал распространения, представляют собой древнюю часть растительности Камчатки, прошедшую длительную эволюцию. Весьма возможно, что эта береза представляет собой более древний остаток флоры, чем указанный остров хвойных лесов.

Несмотря на скудость палеоботанических данных, относящихся к Камчатке, все же можно считать несомненным, что умеренная листопадная флора, в состав которой входила также и береза, была для нее характерна и в третичном периоде (Криштофович, 34; Гультен, 35). Помимо того, исследование ископаемой лыльцы М. И. Нейштадтом констатировало наличие тех же древесных видов, что и в настоящее время, с преобладанием среди них березы (Нейштадт, 36).

Реликтовые виды сохранились также вблизи горячих ключей, создающих здесь, как и в других частях земного шара с холодным умеренным климатом, микроклиматические условия, благоприятствующие произрастанию растений, в окружности вымерших. На о. св. Павла, находящегося в антарктической зоне, вблизи горячих ключей, у которых никогда не бывает снежного покрова, растет тропический плаун (см. гл. XV). Создающиеся вокруг таких источников микроклиматические условия не могли не способствовать сохранению реликтовой флоры, вследствие чего они заслуживают специального изучения. У нас

на побережье Охотского моря, в Якутской области и в других местах Сибири имеются такие источники. Исследование произрастающей вокруг них флоры может вскрыть еще много чрезвычайно важных моментов в истории флоры С. Азии (С. Ю. Липшиц).

Наземная флора, окружающая горячие источники на Камчатке, впервые была детально исследована В. Л. Комаровым (12), описавшим в ее составе ряд новых видов и форм. Им было установлено, что ключи, температура которых доходит лишь до 40°, оказывают незначительное влияние на их береговую растительность. Флора же, окаймляющая источники с температурой воды в 70°, содержит всегда ряд растений, не встречающихся вне таких необычных условий обитания. Им было также показано, что многие из этих редких растений произрастают значительно южнее — в Японии. Нахождение их здесь он объяснял заносом птицами.

Эта термофильная флора Камчатки была подвергнута новому изучению С. Ю. Липшицем (36). Он установил, что она, помимо сорных, занесенных человеком, и болотных видов, являющихся выходцами из окружающих растительных группировок, содержит еще две реликтовые группы видов. Одна из них образована эндемичными видами или разновидностями, вне камчатских терм более нигде не встречающихся. Эти эндемики близки к видам восточноазиатской, в частности японской, или североамериканской флоры.

Вторую группу образуют реликты, распространенные и вне Камчатки. Их в свою очередь можно подразделить на виды: 1) японо-сахалинские, 2) североамериканские и 3) с более широким ареалом распространения: частью это космополиты на Камчатке, более нигде не растущие, частью же виды, растущие в Сибири, на Дальнем Востоке, а также в Манчжурии, Китае и Корее. С. Ю. Липшиц эти реликтовые виды считает остатком древней, не позднее чем постплиоценовой, флоры Камчатки. Занос их птицами он, по ряду веских соображений, совершенно отвергает и считает эти виды остатками травянистой растительности третичных лесов Камчатки, уцелевших в этих теплых убежищах.

История формирования современных лесов Камчатки хорошо очерчена Биркенгофом (38). Хвойные породы, как ель, сосна и лиственница, согласно палеоботаническим данным (Криштофович, 34), входили уже в состав доледниковой флоры Камчатки. Во время ледникового периода, хотя оледенение Камчатки носило лишь горный характер и сплошного ледяного покрова не существовало, климат был холодный, способствовавший возникновению вечной мерзлоты. Такие климатические условия благоприятствовали распространению даурской лиственницы (Larix dahurica), к тому времени выработавшейся из третичной лиственницы.

Характерная для центральной части Камчатки аянская ель (P. jezoensis) систематически связана с секцией Omorica рода Picea. Последняя в третичном периоде имела широкое распространение. Реликтами ее, как уже указывалось, являются P. omorica на Балканском п-ове и P. sitchensis (P. Menziesii) на Аляске. Ископаемые виды этой же секции были найдены не только в разных местах Европы, но и в Сибири (P. Wollosowiczi по р. Омолою, P. anadyrensis — бассейн р. Анадырь).

И. В. Палибиным (34) определено ископаемое семя, найденное в плиоценовых отложениях восточного побережья Камчатки в бассейне р. М. Чожмы к югу от Усть-Камчатска, вместе с отпечатками листьев ивы и камчатского рододендрона, как принадлежащее к P. jezoensis. Находка указывает на обитание этой ели на Камчатке с третичного периода. Во время оледенения она была угнетена и со-

хранялась в убежищах, возможно, приуроченных к горячим источникам. Таким же реликтом третичной флоры является и пихта (Abies gracilis), сохранившаяся, как указано, лишь в одном месте Камчатки — в долине р. Семячика.

Впоследствии, с изменением климатических условий, с отступлением границы вечной мерзлоты к северу и увлажнением климата, лиственница начала сокращать свой ареал обитания. В конце концов, она совершенно исчезла с периферии полуострова, сохранившись лишь в его центральной части, защищенной горами от влажных ветров и поэтому имеющей низкий процент относительной влажности, что создает оптимальные условия для произрастания лиственницы. Вместе с тем создались благоприятные условия для расселения ели, которая в настоящее время вытесняет лиственницу.

В то же время древняя береза Камчатки — Betula Ermani не только уступает свое место в центральной части полуострова, но и вытесняется на периферии белой японской березой (Betula japonica), являющейся более поздним элементом камчатской флоры.

Флоры Командорских, а также Алеутских о-вов представляют собой в значительной степени продолжение камчатской, а отчасти и североамериканской флоры. И те, и другие лишены высокоствольных деревьев; их флора относится целиком к флоре альпийского пояса.

На Алеутских о-вах (Hulten, 37) травянистая растительность представлена в западной части архипелага в значительной степени камчатскими элементами; в восточной же его части большую роль играют виды флоры Аляски. Но растительные центры носят камчатский характер, так как американские виды, за исключением лишь ивы (Salix Baclayi), собственных ассоциаций не образуют.

Флора Алеутских о-вов представляет собой остаток доледниковой флоры, общей с Камчаткой, но очень обедневшей после отделения от нее во время ледникового периода. На это указывает отсутствие на них широко распространенных арктических видов, а также, за единичными исключениями, видов с широким ареалом в Евразии, многие из которых доходят до Камчатки, а некоторые имеются и на Командорских о-вах. Циркумполярная флора имеет здесь пробел, какого нет нигде в пределах остальной части ее ареала. Арктические горные виды, хорошо представленные во флорах Аляски и Камчатки, очень слабо представлены на Алеутских о-вах, несмотря на их горный характер: только 16 таких видов найдено в их горах, тогда как на Камчатке их 175.

В фитогеографическом отношении Алеутские о-ва составляют часть Азии, но очевидно, утратившую связь с Камчаткой еще в доледниковое время или в самом его начале.

ЛИТЕРАТУРА

Скандинавский полуостров

Andersson G. Die Geschichte der Vegetation Schwedens. Engl. Bot. Jahrb., 22, 1897. (См. там цитированную литературу).

Andersson G. Das nacheiszeitliche Klima von Schweden und seine Beziehungen zur Florenentwicklung. Ber. d. Schweiz. bot. Ges., № 13, 1903.

Andersson G. Der Haselstrauch in Schweden. Engl. Bot. Jahrb., 33, 1904.

Andersson G. Die Entwicklungsgeschichte der Skandinavischen Flora. Wiss. Erg. d. internat. Bot. Kongr. Wien,1909.

Andersson G. u. Birger S. Den Nordländska Florans geografiska fördelning och invandring-historia. Upsala, 1912. (См. там указанную литературу).

Andersson G. u. Birger S. Die geographische Verteilung und die Einwanderungsgeschichte der nordskandinavischen Flora. Engl. Bot. Jahrb., 51, 1914.

Blomqvist S. Sind südskandinavische Arten in Verbreitung gegen Norden begriffen. Svensk Bot. Tidsckr., 21, H. 1 (по-шведски), 1933.

Blytt A. Essay on the Immigration of the Norwegian Flora during alternating Rainy and Dry Periods. Christiania, 1876.

Blytt A. Zur Geschichte der nordeuropäischen Flora. Engl. Bot. Jahrb., 17, Beibl., № 41, 1893.

Buschan G. Vorgeschichtliche Botanik der Kultur- und Nutzpflanzen der Alten Welt auf Grund prähistorischer Funde. Breslau, 1895.

De Geer G. Geochronology of the last 12000 years. XI. Congr. Geolog. Intern. Stockholm. 1910, C. R. 1, 1912.

Degelius G. Das ozeanische Element der Strauch- und Laubflechten-Flora von Skandinavien. Upsala, 1935.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig, 1, Cap. 14, S. 138, 1879.

Erdtman G. Die Verbreitung der Fichte in Europa. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 27, H. 1, 1933 (по-шведски).

Faegri K. Some Recent Publications on Phytogeography in Scandinavia. Bot. Reb., III, 1937.

Fries C. Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. Upsala, 1913.

Froman J. Die nördlichsten Fundorte in Schweden für wildwachsenden Ephen-Hedera helix. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 26, H. 1—2, 1926 (по-шведски).

Grevillius A. Ueber die Zusammensetzung einiger jämtländischer Relict-Formationen von Ulmus montana Sm. Engl. Bot. Jahrb., 20, 1895.

Hansen A. Hvorledes Norge faaet sitt Plantesecke. Naturen, 1904.

Holmboe J. Granens indvandring i Norge. Tidskr. for skogbrug. Kristiana, 1901.

Holmboe J. Planterester i Norske torvmyrer. Videnskabsselsk. Skrifter. I. Mathem. naturv. Klasse. № 2, Kristiania, 1903.

Holmboe J. Studien über Norwegische Torfmoore. Engl. Bot. Jahrb., 34, H. 2, 1904.

Hörd ov Segerstad. Pflanzengeographische Studien der nordwestlichen Teil der Eichenregion Schweden's. I—II. Ark. f. Bot., Bd. 27 A, №. 1, 1935.

Montelius O. Les temps préhistoriques en Suède et dans les autres pays scandinaves. Paris, 1895.

Nathorst A. Ueber den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnis von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen. Bihang K. Svensk. Vet. Akad. Handling, 17, 1891.

Nathorst A. Die Entdeckung einer fossilen Glacialflora in Sachsen, am äussersten Rande des nordischen Diluviums. Ofversigt K. Svensk. Vet. Akad. Förhandling., 51, 1894.

Nordhagen R. Zur spätquartären Geschichte der Skandinavischen Flora (Beiträge zur Erforschung der eisfreien Refugien Norwegens). Proc. VI Intern. Bot. Congr. in Amsterdam. Leiden, II, 1935.

Nordhagen K. Om Arenaria humifusa Wg. og dens betydning for utforskningen av Skandinavias, eldste floraelement. Bergens Mus. Arb. Natv., №. 1, 1935.

Nystrom E. Das nördlichste Vorkommen vom wildwachsenden Efen in Schweden. Svensk Bot. Tidskr., 27, H. 1, 1933.

Post von L. Some Features of the Regional History of the Forest of Southern Sweden in Post-arctic Time. Geol. För. Förhandl., 46, 1924.

Samuelsson G. Ueber den Rückgang der Haselgrenze und anderer pflanzengeographischer Grenzlinien in Skandinavien. Bull. Geol. Inst. of Upsala, 13, 1915.

Schulz A. Ueber die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der Skandinavischen Halbinsel und der benachbarten Schwedischer u. Norwegischen Inseln. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle, 22, 1900.

Sernander R. Die Einwanderung der Fichte in Skandinavien. Engl. Bot. Jahrb., 15, 1892.

Steenstrup J. Skovmoserne Vidnesdam-og Lillemose. Dansk Vid. Selsk. naturf. Afhandl., 9, 1842.

Sterner R. The Continental Element in the Flora of South Sweden. Geografiska Annaler. Stockholm, H. 3—4, 1922.

Wille N. u. Holmboe J. Dryas octopetala bei Langesund. Eine glaciale Pseudorelikte. Nyt. Mag. f. Naturvidensk. Bd. 41, 1903.

Wille N. Om indvandringen of det arktiske Floraelement til Norge. Nyt Mag. f. Naturvidensk., Bd. 43, H. 4, 1905.

Wille N. The Flora of Norway and its Immigration. Ann. of the Missouri Bot. Garden, 2, № 1—2, 1915.

Британские острова

Cardot J. Le peuplement bryologique des îles Britanniques. Contr. à l'étude du peuplement des îles Britanniques. Paris, 1930.

Chevalier A. Rapports entre la végétation de la Normandie et du massif Breton et celle de la Grande Bretagne. Bull. Soc. bot. France, v. 70, 1923.

Chouard P. L'histoire des forêts dans les îles Britanniques depuis la dernière glaciation, d'après les travaux de G. Erdtman sur les pollens fossiles des tourbiérés. C. R. Soc. Biogéogr., № 70, 1932.

Discussion on the Origin and Relationship of the British Flora. Proc. of the Roy. Soc. of London. Ser. B., 1935, Vol. 118, № 808 (в том числе E. M. Reid. British Floras Antecedent for the Great Ice Age, p. 197; Chandler M. E. The Effect of the Southern Extension of Glaciers and Ice-sheets on the Pre-Glacial Vegetation. The Nature of the Flora as revealed by Plant remains associated with Glacial and Inter-Glacial Deposits, p. 208; Godwin H. Vegetations phases reconstructed from Pollen-Analysis of Peat, p. 210; Wilmott A. J. Evidence of Favour of Survival of the British Flora in Glacial Times, p. 215; Salisbury E. T. Are most of the present British Plants Post-Glacial Immigrants from Extra-British Regions with Possibly Some Human Introduction, p. 223; Du Rietz E. Glacial Survival of Plants in Scandinavia and the British Isles, p. 226.

Edwards W. N. The Flora of the London Clay. Proc. of Geol. Ass., v. 47/1,1936.

Erdtman O. G. E. On the immigration of some british trees. Journ. of Bot., v. 64, 1926.

Erdtman G. Some Aspects of the Post-glacial History of British Forest. Journ. of Ecology, v. 17, 1929.

Forbes E. On the Connexion between the Distribution of the existing Fauna and Flora of the British Isles, and the Geological Changes which have affected their Area, especially during the Epoch of the Northern Drift. Mem. Geol. Surv. of England, I, 1. 1846.

Good R. Notes on a Comparison of the Angiosperm Floras of Kent and Pas de Calais. Journ. of Bot., 66, № 789, 1928.

Matthews J. B. Geographical Relationship of the British Flora. Journ. of Ecology, v. 25, 1937.

Polunin N. Arctic Plants in the British Isles. Journ. of Bot., v. 77, № 921, 1939.

Praeger L. R. The Wild Flowers of the West of Ireland. Journ. of R. Horticult. Soc., 36/2, 1910.

Praeger L. The Relations of the Flora and Fauna of Ireland to those of other Countries. Proc. Linn. Soc. London, 151 Sess., part 3, 1939.

Reid C. The origin of the British Flora. London, 1898.

Reid Cl. and Reid E. M. On the Pre-glacial Flora of Britain. Journ. Linn. Soc., 38, № 265, 1908.

Reid E. M. On Two Preglacial Floras from Castle Eden. Quart. Journ. Geol. Soc., 76/2, 1920.

Reid E. M. A Comparative Review of Pliocene Floras, based on the Study of Fossil Seeds. Quart. Journ. Geol. Soc., 76/2, 1920.

Reid E. M. and Chandler M. E. The London Clay Flora. London, 1933.

Roi J. Elements biogéographiques de l'Irlande. Stat. Intern. Géol. Medit. Montpellier, Comm. № 51, 1937.

Salisbury E. J. The East Anglian Flora. Trans. Norfolk and Norwich Natur. Soc., 1932, XIII.

Stamps T. I. A Contribution to our Knowledge of the Origin of the Britisht Flora. Recueil des trav. bot. néerlandais, v. 20, 1923.

Stapf O. The Southern Elements in the British Flora. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 50, 1914.

Transley A. G. Origin of the British Flora. Nature, v. 135, № 3415, 1935.

Transley A. G. The British Islands and their Vegetation. Cambridge, 1939.

The Relation of the Fauna and Flora of the British Isles to those of North America. Discussion oppened by H. E. Forrest et the Linnean Society. Nature, v. 127, № 3204, 1931.

Watson H. Outlines of the Geographical Distribution of British Plants. London, 1832.

Watson H. Remarks on the Geographical Distribution of British Plants, chiefly in Connection with Latitude, Elevation and Climate. London, 1835. (Немецкий перевод C. Beilschmied, 1837).

Watson H. Cybele Britannica or British Plants and their Geographical Relations. IV. London, 1859.

Wilmott A. J. Concerning the History of the British Flora. Contr. à l'étude du peuplement des îles Britanniques. Paris, 1930.

Woodhead T. W. History of the Vegetation of the Southern Pennines. Journ. of Ecology, 17, № 1, 1929.

Woodhead T. W. Post-glacial history of the Vegetation of the Southern Pennines. Fifth Intern. Bot. Congr. Abstr. of Comm. Cambridge, 1930. Proc. Cambridge, 1931.

Центральная Европа

Erdtman G. Literature on pollen statistics. Geol. Förhandl., Bd. 49, 1927; Bd. 52, 1930; Bd. 53, 1932; Bd. 55, 1934; Bd. 57, 1936; Bd. 58, 1937.

Gams H. u. Nordhagen R. Postglaziale Klimaänderungen u. Erdkrustenbewegungen in Mitteleuropa. München 1923.

Gams H. Die Ergebnisse der pollenanalitischen Forschung in Bezug auf die Geschichte der Vegetation und des Klimas von Europa. Ztschr. f. Gletscherkunde, 1927.

Gams H. Beiträge zur Mikrostratigraphie und Paläontologie des Pliozäns und

Pleistozäns von Mittel- u. Osteuropa u. Westsibirien. Ecologae geol. Helv., № 28, 1935.

Gams H. Die bisherigen Ergebnisse der Mikrostratigraphie für die Gliederung der letzten Eiszeit und des Jungpaläolithikums in Mittel- u. Nordeuropa. Quartär, I, 1938.

Gams H. Neue Arbeiten über das Klima der letzten Eiszeit, Bioklimat. Beibl., H. 4, 1938.

Gams H. Holozän. Geol. Jahresber., I, 1938.

Gross H. Das Problem der nacheiszeitlichen Klima u. Florentwicklung von Nord- und Mitteleuropa. Beih. Bot. Cbl., Bd. 47, 1931.

Preuss H. Gedanken zur Entwicklungsgeschichte der Flora des nord-west deutschen Flachlandes seit seiner Eisbedeckung. Fedde's Report. spec. nov. Beih., Bd. 66, 1932.

Preuss H. Vorkommen subarktischer Pflanzen und Arten steppenähnlicher Verbände im unteren Wechselgebiet unter besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte. Dtsch. Wiss. Ztschr. f. Pol., H. 26, 1933.

Rudolph K. Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas. Beih. Bot. Cbl., Bd. 47, 1931.

Schulz A. Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit. Jena, 1894.

Schulz A. Die Geschichte der Phanerogamenflora und Pflanzendecke Mitteldeutschlands seit dem Ende der Pliozänzeit. Halle, 1914.

Walter H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena, 1927. (Русский перевод: Вальтер Г. и Алехин В., Основы ботанической географии. М. — Л., 1936).

Weber C. A. Die Geschichte der Pflanzenwelt des norddeutschen Tieflandes seit der Tertiärzeit. Wiss. Erg. d. Intern. Bot. Kongr. Wien, 1905.

Европейская часть СССР и Сибирь

Аверкиев Д. С. Литература по флоре Нижегородской губ. Производительные силы Нижегородской губ. Н.-Новгород, 1928.

Аконов В. Островное нахождение граба по над. р. Донцом в Артемівск. окр. Хор. пам. прир. на Укр. Збірн., 1920, 2.

Алабышев В. О находке плодов Trapa natans в болотах Ленинградской губ. Природа, № 7—12, 1924.

Алабышев В. О нахождении пыльцы дуба в торфяниках Центр. Якутии. Труды Комисс. по изучению четвертичного периода. Акад. Наук, II, 1932.

Алехин В. Растительность Курской губ., 1928.

Алехин В. Anemone nemorosa L. в Московской губ. М., 1930.

Алехин В. Третичная и послетретичная растительность Южной России (отд. отт.).

Ануфриев Г. И. Некоторые данные о растительных остатках из Коськовского месторождения ископаемого сапропелита. Изв. Сапропел. комит. Акад. Наук, в. 1, 2923.

Ануфриев Г. И. Очерк строения и истории развития Тололовского болота. Изв. Сапропел. комит. Акад. Наук, в. 2, 1923.

Арапов Б. О находке лиственницы в ископаемом состоянии в торфянике Псковской губ. Болотоведение, № 2, 1914.

Баранов В. И. Крупнолистная магнолия из третичных отложений Ашутаса, Бот. журн., 24, № 5—6, 1940.

Бекетов А. Н. Примечания к переводу книги Гризбаха «Растительность земного шара». 1, 1874.

Бекетов А. Н. География растений. СПб., 1896.

Берг Л. С. Климат СССР в кн.: Растительность СССР. Изд. Акад. Наук, М. — Л., 1, 1938.

Биркенгоф А. Л. Леса центральной части полуострова Камчатки. М.— Л., 1938.

Благовещенский Г. А. Об ископаемых и современных торфяниках. Сов. ботаника, № 3, 1940.

Боголюбов Н. Н. Из новых данных по межледниковой флоре Средней России. Ежег. по геол. и минер. России, т. 10, в. 1—2, 1907.

Борисова А. Некоторые данные о дубе на северо-западе Ленинградской обл. Тр. Бот. инст. Акад. Наук, сер. 3, в. 1, 1933.

Бурчак-Абрамович. Azalea pontica в східн. Волини. Тр. сільско-господ. бот., 2, 1930.

Васильев В. Н. Новый вид березы на крайнем северо-востоке Азии в связи с вопросом о происхождении его флоры. Вестн. Д.-В. филиала Акад. Наук СССР, № 21, 1936.

Васильев В. Н. Эндемы Охотской флоры. Сб. Президенту Акад. Наук СССР В. Л. Комарову. М.— Л., 1939.

Васильев В. Н. Флора Охотского побережья и ее происхождение (тезисы докторской диссертации). 1939.

Вебер К. Опыт обзора растительности послетретичного времени в средних областях Европы. Ежегодн. по геол. и минер. России. V. Новая Александрия. 1901/02.

Верещагин Г. Ю. К вопросу о происхождении истории фауны и флоры Байкала. Тр. Комисс. по изучению оз. Байкала, III, 1930.

Вульф Е. В. Итоги изучения истории развития флоры СССР за последние 16 лет. Бот. журн. СССР, № 1, 1934.

Вульф Е. В. К вопросу о реликтовой флоре. Сов. ботаника, № 2, 1937.

Вульф Е. В. Новые данные о географии восточного бука. Сов. ботаника, № 3, 1939.

Ганешин С. О реликтовом характере лесов некоторых естественно-исторических районов Лужского у. Ленинградской губ. Юб. сб., посв. Бородину, 1930.

Герасимов Д. Зональные черты в растительности и истории развития болот б. Казанской губ. Дневн. Всес. Съезда ботаников в Ленинграде. 1928.

Герасимов Д. Геоботаническое исследование болот Урала. Торфяное дело, 3, 1926.

Герасимов Д. А. К истории развития лесов Европейской части СССР и Урала за время существования торфяных болот. Дневн. Всес. Съезда ботаников в Москве, 1926.

Герасимов Д. А. Изменение климата и истории лесов Тверской губ. в послеледниковую эпоху по данным изучения торфяных болот. Изв. Гл. бот. сада, XXV, в. 4, 1926.

Герасимов Д. А. К вопросу о возрасте русских торфяных болот. Изв. Гл. бот. сада, XX1X, в. 3—4, 1930.

Герасимов И. П. и Марков К. К. Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. геогр. Акад. Наук СССР, М. — Л., в. 33, 1939.

Гоби Х. О влиянии Валдайской возвышенности на географическое распределение растений. СПб., 1876.

Говорухин В. С. Растительность бассейна р. Ылыча (Сев. Урал). Тр. Общ. изуч. Урала, Сибири и Д. Востока. 1929, I, в. 1.

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск, 1937 (История растительности Урала, стр. 38).

Гожев А. Д. К вопросу о распространении древесных пород на юг в четвертичный период. Дневн. Всес. съезда ботаников в Ленинграде, 1928.

Голенкин М. И. Заметка Daphne Sophia Kalen. Прил. к Прот. Моск. общ. исп. прир., 1899.

Гордягин А. Я. Растительность известковых скал на р. Туре в Пермской губ. Тр. Общ. естеств. Каз. унив., 28, в. 2, 1895.

Григорьев А. Полярная граница древесной растительности Большеземельской и некоторых других тундр, факторы, ее обусловливающие, и колебание ее в ближайшую к нам эпоху. Землеведение, 26, в. 1—2, 1924.

Гроссет Г. Новые данные о Daphne Sophia и D. Julia. Тр. Научно-иссл. инст. при Ворон. унив., 1, 1927.

Гроссет Г. Некоторые соображения относительно генезиса растительности и почв лесостепи Вост. Европы. Землеведение, XXXV, 4, 1933.

Гультен Э. Некоторые географические заметки к карте южной Камчатки. Изв. Гос. геогр. общ., 57, в. 1, 1935.

Доктуровский В. С. Ботанический анализ торфа. Вестн. торф. дела, № 3,1914.

Доктуровский В. С. Болота и торфяники, развитие и строение их. М., 1922.

Доктуровский В. С. Межледниковый торфяник у г. Галича, Костромской губ., Изв. Научно-экспер. торф. инст., № 5, 1923.

Доктуровский В. С. Метод анализа пыльцы в торфе. Изв. Научно-экспер. торф. инст., 5, 1923.

Доктуровский В. С. и Кудряшев В. В. Пыльца в торфе. (Ключ для определения пыльцы). Изв. Научно-экспер. торф. инст., 5, 1923.

Доктуровский В. С. Из истории образования и развития торфяников СССР. Торфяное дело, 1924.

Доктуровский В. Определение возраста Льяловской стоянки по пыльце в торфе. Тр. Антроп. инст. при 1 МГУ, 1, 1925.

Доктуровский В. С. Из области изучения болот за последние годы. Дневн. Всес. съезда ботаников в Ленинграде, 1928.

Доктуровский В. С. Новые данные по флоре межледниковых и послеледниковых отложений СССР. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., IX, 1931.

Доктуровский В. С. О межледниковых флорах. Бюлл. Комисс. по изучению четвертичного периода, № 2, 1930.

Доктуровский В. С. О межледниковых флорах. Почвоведение, № 1—2, 1930.

Доктуровский В. С. Нові дані про фльору межильодовиковых і посльодовиковых поклад в УССР. Всеукр. Ак. Наук, Сб. памяти Тутковского, II, 1931.

Доктуровский В. Brasenia. Природа, № 3, 1935.

Доктуровскі В. Міжледніковия тарфы БССР. Зап. Белар. Акад. Наук, № 3, 1934.

Дохман Г. И. О находке Cymbaria borysthenica Pall. в Сальском округе близ Сала-Манычского водораздела. Изв. Гл. бот. сада, XXIX, в. 5—6, 1930.

Дробов В. П. К послетретичной флоре Донской обл. Бот. журн. (Изд. СПб. общ. естеств.), III. 1908.

Дубянский В. А. О характере растительности меловых обнажений. Изв. Спб. бот. сада, III, 1903.

Думанский. Новое месторождение Дафны Софьи в ЦЧО. 25 лет научной деятельности Б. А. Келлера. 1931.

Дылис Н. В. Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печорской тайги как отголоски ландшафта ледникового времени. Бот. журн., 24, № 4, 1939.

Дюнин А. Т. Новая заросль лотоса в дельте Волги. Природа и соц. хоз., № 5, 1932.

Егорова А. А. Некоторые данные пыльцевого анализа торфяников Карской тундры. Бюлл. Комисс. по изучению четвертичного периода, № 2, 1930.

Зеров Д. К. Стратиграфия торфяников Украины как материал для четвертичной истории растительности и климата страны. Тр. II Междунар. конфер ассоц. по изуч. четверт. пер. Европы, IV, 1932.

Зеров Д. К. Стратиграфия торфовищ Украіни. Четвертич. пер., в. 5, Всеукр. Акад. Наук. 1933.

Зоз І. Знахідка Кримсько-Кавказькоі рослини Veronica umbrosa M. B. в межах Донецкого кряжу. Вісн. природознавства, № 5—6, 1928.

Зубков А. И. К вопросу об изменении климата на севере Сибири в послеледниковое время. Тр. полярн. ком. Акад. Наук, в. 5, 1931.

Иванова Н. А. и Крашенинников И. М. К истории развития растительных ландшафтов Зап. Сибири. Землеведение, 36, в. 1, 1934.

Ильин М. К реликтовой флоре Южного Урала. Изв. Гл. бот. сада, XXI, в.1, 1922.

Ильин М. О липе в окрестностях г. Красноярска. Бот. журн. СССР, 19, № 4, 1934.

Ильин М. М. Реликтовые элементы широколиственных лесов во флоре Сибири и их возможное происхождение. Проблема реликтов во флоре СССР. (Тезисы совещания). М. — Л., II, 1938.

Ильинский А. П. К истории развития флоры Средней России. Изв. Гл. бот. сада, XXI, в. 1, 1922.

Ильинский А. П. В области конечных морен и озерных отложений. Тр. Тверск. пед. инст. Прил. к 2 и 3 вв., 1927.

Ильинский А. П. К вопросу о северной границе хвойно-широколиственных лесов в Европейской части РСФСР. Сб. Президенту Акад. Наук СССР В. Л. Комарову. М. — Л., 1939.

Камышев Н. С. Новая Галичья гора. Сов. ботаника, № 4, 1934.

Камышев Н. С. Новые данные о флоре Сокольской горы и ее окрестностей. Тр. Ворон. Унив., IX, 1936.

Кац Н. Я. и Кац С. В. Атлас растительных остатков в торфе. Сельхозгиз, М. — Л., 1933.

Келлер Б. А. Растительность Воронежской губ. 1921.

Келлер Б. А. Растительный мир. Воронежский край. Воронеж, 1928.

Кеппен Ф. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб., 1885.

Клеопов Ю. Д. Про видову самостійність Daphne Julia Kos.-Pol. Вістн. Київ. бот. саду, VII—VIII, 1928.

Клеопов Ю. Д. Реликти степовоі рослинности в Черкаській окрузи. Охор. пам. природи на Україні. Зб. 2, 1928.

Клеопов Ю. Про Мариупольску фльору в связку з реліктовым питанням на Україні. Вістн. Київ. бот. саду, XI, 1930.

Клеопов Ю. До питань звъязаних с знахідкою Orobus variegatus Ten. в лісах Правобережноі Україні. Всеукр. Акад. Наук. Четверт. період. в. 3, 1931.

Клеопов Ю. Д. Рослинне вкриття південно-західноі частини Донецького кряжа. Вістн. Київск. бот. саду, XV, 1933.

Клеопов Ю. и Гринь Ф. Про умови росту та історію Evonymus nana MB в Понтийській області. Изв. Киевск. бот. сада, XVI, 1933.

Клеопов Ю. Д. Ботанико-географические этюды. I. О новых находках Evonymus nana M. B. и Coronilla elegans Panc. в УССР. Журн. Инст. бот. Акад. Наук УССР, № 17 (25), 1938.

Клеопов Ю. Д. Реликты во флоре широколиственных лесов Европейской части СССР. Проблемы реликтов во флоре СССР (тезисы совещания). Изд. Акад. Наук СССР, М. — Л., в. 2, 1938.

Клеопов Ю. До історіі рослинного криття Україні. Всеукр. Акад. Наук. Четверт. период, в. 1—2, Отд. отт.

Клоков М. и Котов М. Daphne Sophia Kalen. и та иого видову самостійність. Тр. с.-г. ботаники, I, в. 3, 1927.

Кожевников Д. Daphne Sophia Kalen. у с. Ровеньков Воронежской г. Сборн. Двадцать пять лет научн. деятельн. Б. А. Келлера. 1931.

Козо-Полянский Б. Daphne Julia. Бот. мат. Гл. бот. сада, II, № 16—17, 1921.

Козо-Полянский Б. «Черноземный рододендрон». Воронеж, Краев. сб. IV, 1926.

Козо-Полянский Б. К флоре верховьев р. Оскола. Тр. Н.-иссл. инст. при Ворон. унив., I, 1927.

Козо-Полянский Б. М. В стране живых ископаемых. М., 1931 (см. там сводку литературы).

Колесников Б. П. Интересные флористические находки в связи с историей растительного покрова в бассейне р. Горин. Вестн. Дальневост. филиала Акад. Наук СССР, № 14, 1935.

Комаров В. Л. Путешествие по Камчатке. Гл. 27. Растительный мир Камчатки. М., 1912.

Комаров В. Л. Ботанический очерк Камчатки. Камчатский сборник. М.—Л., I, 1940.

Комаров Н. В. Температура меловых склонов черноземной полосы в связи с условиями развития на них эндемичной флоры. Сов. ботаника, № 5, 1933.

Комаров Н. Ф. К вопросу о причинах вымирания «реликтов» черноземно-степной зоны. Проблемы реликтов во флоре СССР. (Тезисы совещания). Изд. Акад. Наук СССР, М. — Л., в. 2, 1938.

Комаров Н. Ф. Развитие растительного покрова черноземных степей в связи с хозяйственной деятельностью человека. (Тезисы диссертации). 1939.

Коржинский С. Предварительный отчет о ботанической экскурсии в дельту р. Волги. Тр. Казанск. общ. естеств., XIII, в. 4, 1884.

Коржинский С. Материалы к географии, морфологии и биологии Aldrovanda vesiculosa L. Тр. Казанск. общ. естеств., XVII, в. 1, 1887.

Коржинский С. Флора Востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. Томск, 1892.

Коржинский С. Следы древней растительности на Урале. Изв. Акад. Наук, 1894.

Коржинский С. Об Урале как центре распространения растений. Труды СПб. общ. естеств., XXV, Прот. засед., 1895.

Коржинский С. Растительность России. Энцикл. словарь Брокгауза и Эфрона, т. 54, 1899.

Котов М. Водчеягодник Софьи — Daphne Sophia Kal. Бюлл. Харьк. общ. люб. прир., 4, 1915.

Котов М. Leontice altaica Pall. в Сибири. Укр. бот. журн., 1924.

Котов М. Список новых, редких и более интересных растений, собранных по р. Осколу в Воронежской и Харьковской губ. Бюлл. Ворон. общ. естеств., 2, 1927.

Котов М. Святи гори Артемівськоі окр. Матер. охор. прир. на Укр., I, 1929.

Котов М. Ботанико-географический очерк растительности меловых обнажений по р. Осколу. Журн. Русск. бот. общ., 12, № 3, 1928.

Краснов А. История русской флоры. Естествознание и география, № 9, 1909.

Крашенинников И. М. Ботанико-географические группировки и геоморфология Ю. Урала в их взаимной связи. Журн. Новочерк. отд. Русск. бот. общ., I, 1919.

Крашенинников И. М. Цикл развития растительности степных зон Евразии. Изв. Геогр. инст., 3, 1922.

Крашенинников И. М. Киргизские степи как объект ботанико-географического анализа и синтеза. Изв. Главн. бот. сада, XXII, в. 1, 1923.

Крашенинников И. М. Из истории развития ландшафтов Южного Урала. Л., 1927.

Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Ю. Урала, в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. ботаника, № 4, 1937.

Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. ботаника, № 6—7, 1939.

Криштофович А. Н. Американский серый орех из пресноводных отложений Якутской области. Тр. Геолог. комитета, нов. сер., вып. 124, 1915.

Криштофович А. Следы произрастания дуба в Киргизской степи Тургайской обл. Изв. Акад. Наук, сер. 6, IX, 1915.

Криштофович А. Н. Ископаемая ель из Анадырского края. Мат. по геологии Дальнего Востока. Владивосток, № 32, 1924.

Криштофович А. Н. Новые данные к верхнетретичной флоре северо-зап. Сибири. Изв. Геолог. комит., Л., 46, № 7, 1928.

Криштофович А. Н. Гренландская третичная флора на северном Урале и ботанико-географические провинции третичного периода. Природа, № 5, 1928.

Криштофович А. Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Гл. бот. сада, XXIX, 3—4, 1930.

Криштофович А. Новые данные к вопросу о третичной и меловой флоре Арало-Каспийского края. Мат. Ком. Эксп. Иссл. Акад. Наук, в. 26, 1930.

Криштофович А. Сарматская флора с р. Крынки. Тр. Гл. геол.-разв. упр., в. 98, 1931.

Криштофович А. Н. Третичные растения с западного склона Урала. Тр. Сов. по изуч. производ. сил. Серия башкирская, в. 1, 1932.

Криштофович А. Третично-четвертичная граница и ближайшие задачи изучения четвертичных образований Дальнего Востока. Материалы по четвертичной геологии СССР. Тр. Всес. геол.-разв. объед., в. 225, 1932.

Криштофович А. Ископаемая флора с реки Лозьвы в Северном Урале. Тр. Всес. геол.-разв. объед., в. 291, 1933.

Криштофович А. Н. Курс палеоботаники. 2-е изд., Л., 1934.

Криштофович А. Н. Третичная флора залива Корфа на Камчатке. Тр. Дальневост. геол.-разв. треста, в. 62, 1924.

Криштофович А. Н. Открытие третичной флоры близ Архангельска. Природа, № 2, 1935.

Криштофович А. Н. Основные пути развития флоры Азии. Уч. зап. Ленингр. унив., № 9, серия геол. почв.-геогр., в. 2, 1936.

Криштофович А. Н. О меловой флоре Охотского побережья и северной Камчатки. Мат. по изуч. Охотско-Колымского края. сер. I, в. 5, 1936.

Криштофович А. Н. Новая находка американского серого ореха в Азии. Природа, № 12, 1936.

Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. Сов. ботаника, № 3, 1936.

Криштофович А. Н. Верхнемеловые растения бассейна р. Колымы. Мат. по изуч. Колымско-Индиг. края, сер. 2, в. 15, 1938.

Криштофович А. Н. К истории растительности бассейна Северной Двины и Закавказья. Бот. журн., 24, № 5—6, 1939.

Криштофович А. Н. и Барсук М. И. Миоценовые растения с. р. Иртыша близ г. Тары в Западной Сибири. Проблемы палеонтологии, 1939.

Крыжевский П. К сведениям о Leontice altaica. Бюлл. Харьк. общ. люб. природы, № 2, 1915.

Крылов П. Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. Изв. Томского унив., III, 1891.

Крылов П. Н. Фито-статистический очерк альпийской области Алтая. Труды Томского отд. Русск. бот. общ., III, № 1/2, 1931.

Кудряшев В. К вопросу о пограничном горизонте среднерусских торфяников. Вестн. торфяного дела, 4, 1920.

Кудряшев В. Основные моменты истории Косинских озер. Тр. Косинск. биол. станции, I, в. 1, 1923.

Кудряшев В. Ископаемая Najas minor All. в торфянике под г. Вологдой как свидетель теплой климатической эпохи. Бот. мат. герб. Гл. бот. сада, IV, 1923.

Кудряшев В. Торфяники Белужьего полуострова (Новая Земля). Тр. Плов. морск. инст., 12, 1925.

Кузнецов Н. Юго-западная и юго-восточная граница распространения лиственницы в пределах Европейской России. Юб. сб., посвящ. Бородину. Л., 1927.

Кузнецов Н. И. О нахождении лиственницы в ископаемом состоянии на берегу Псковского озера. Журн. Русск. бот. общ., XII, № 1—2, 1927.

Кузнецов Н. И. Весьма важный памятник природы «Лес на реке Ворскле». Природа, № 5—6, 1926.

Кукшин. Азалия на украинск. полісі. Тр. сильско-господ. бот., 2, 1930.

Лавренко Е. Нахождение Equisetum maximum Lam. в Харьковской губ. Вісн. Київск. бот. саду, I, 1924.

Лавренко Е. Леса Донецкого кряжа. Почвоведение, № 3—4, 1926.

Лавренко Е. М. Болота Украины. Торфяное дело, № 6, 1928.

Лавренко Е. Болота Украины. Вісн. природозн., № 3—4, 1928.

Лавренко Е. Coronilla elegans Panc. на Украине. Тр. сильско-господ. бот. I, в. 3, 1927.

Лавренко Е. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Журн. Русск. бот. общ., XV, № 4, 1930.

Лавренко Е. М. Про деякі взаємовідношення між арктичною та степовою флорою протягом четвертинного періоду. Четверт. період. Всеукр. Акад. Наук, Киев, в. 6,1933 .

Лавренко Е. М. О генезисе сфагновых болот в пределах степной зоны в бассейнах р. р. Буга, Днепра и Дона, Сов. ботаника, № 3, 1936.

Лавренко Е. М. История генезиса флоры и растительности СССР в связи с проблемой реликтов. Проблема реликтов во флоре СССР (тезисы совещания). Акад. Наук СССР, М. — Л., в. 1, 1938.

Лавренко Е. М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений в кн.: Растительность СССР. Изд. Акад. Наук, М. — Л., 1, 1938.

Лавренко Е. М. Вопрос о причинах безлесия степей как проблема исторической ботанической географии. Сб. Президенту Академии Наук СССР В. Л. Комарову. М. — Л., 1939.

Ланина Л. Б. История растительности Печеро-Ылычского заповедника. Труды Печ.-Ылычск. гос. заповедн., в. 2, 1940.

Лащевская В. И. Puccinia drabae на Schiverekia podolica. Тр. Научно-иссл. инст. Ворон. унив., 1, 1927.

Лащевская В. И. Микрофлора на характерных растениях древней лесостепи ЦЧО. Тр. Научн.-иссл. инст. Ворон. унив., 4, 1930.

Лепченко Я. Огляд дослідженоя долішньо-третичної фльори Украіни. Укр. бот. журн., 5, 1929.

Липский В. И. Спб. бот. сад за 200 лет существования. Исторический очерк, 1913.

Липшиц С. Ю. Предварительный отчет о ботанико-географических работах в Южном Урале в 1927 г. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., 38, в. 3—4, 1929.

Липшиц С. Ю. К познанию флоры и растительности горячих источников Камчатки. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., т. 45, в. 2, 1936.

Липшиц С. Ю. и Ливеровский Ю. А. Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки. М.— Л., 1937.

Литвинов Д. И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России, М., 1891.

Литвинов Д. И. Об окской флоре. М., 1895.

Литвинов Д. И. О реликтовом характере флоры каменистых склонов. СПб., 1902.

Литвинов Д. И. Betula humilis Schr. на мелу в Воронежской губ. Тр. Бот. музея Акад. Наук, XI, 1913.

Литвинов Д. И. Следы степного послеледникового периода под Петроградом. П., 1915.

Литвинов Д. И. О нахождении ископаемого дуба в Киргизской обл. Тр. Бот. музея Акад. Наук, XV, 1916.

Литвинов Д. И. О значении произрастания сосны и торфяной березки на меловых горах ЦЧО. Бюлл. Общ. естеств. Ворон. унив., 2, в. 1, 1927.

Литвинов Д. И. О некоторых ботанико-географических соотношениях в нашей флоре. Л., 1927.

Мальцев А. И. Очерк растительности Корочанского у. Курской губ. Прот. Общ. естеств. Юрьевск. унив., т. 16, 1907.

Марков К. Поздне- и послеледниковая история окрестностей Ленинграда на фоне поздне-и послеледниковой истории Балтики. Тр. Комисс. по изучению четвертичного периода Акад. Наук, Л., IV, 1, 1934.

Марков К., Порецкий В. и Шляпина Е. О колебаниях уровня Ладожского и Онежского озер в послеледниковое время. Тр. Комисс. по изучению четвертичного периода Акад. Наук, Л., IV, 1, 1934.

Марков К. Иольдиевое море и проблема Балтийско-Беломорского пролива. Изв. Геогр. общ., 67, в. 1, 1935.

Мартыненко М. А. О новом для Алтая папоротнике — Dryopteris oreopteris (Ehrh.) Maxon. Тр. Ленингр. общ. естеств., т. 67, в. 3, 1938.

Мейер К. И. Некоторые материалы к познанию планктона оз. Байкала. Изв. Биол. н.-иссл. инст. Пермск. унив., III, 1925.

Милютин С. Н. Материалы по флоре известняков р. Оки. М., 1890.

Минкина Ц. и Федорова Р. Смена лесов и история развития торфяников Дальне-Восточного края по данным ископаемой древесной пыльцы. Сов. ботаника, № 4, 1936.

Миняев Н. А. Реликтовые элементы во флоре лишайников Прибалтики. Проблема реликтов во флоре СССР. Изд. Акад. Наук, М. — Л., в. 1, 1938.

Мирчинк Г. Ф. К истории послетретичного периода в России. Научн. изв. Сб. 4, М. 1922.

Мирчинк Г. Ф. Новая находка межледниковой флоры. Природа, № 6, 1928.

Мирчинк Г. Ф. Об определении южной границы ледника вюрмского периода (на англ. языке). Бюлл. Комисс. по изучению четвертичного периода Акад. Наук, № 2, 1930.

Мирчинк Г. Ф. Новые данные о межледниковых отложениях риссо-вюрмского времени. Бюлл. Мос. общ. исп. прир. Отд. геол., IX, в. 3—4, 1931.

Молчанов И. А. Несколько слов о древнем оледенении Восточного Саяна. Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода Акад. Наук, II, 1932.

Назаров М. И. Пески мордовских лесов Приалатырья и их ботанико-географическое значение Изв. Русск. геогр. общ., № 1, 2, 1929.

Невский М. П. Флора Калининской области. III. К вопросу о происхождении флоры области. Учен. зап. Калининск. педаг. инст., IX, в. 1, 1940.

Нейштадт М. И. Изучение истории лесов и климата путем анализа пыльцы в торфе. Краеведение, № 6, 1928.

Нейштадт М. И. История лесов Владимирской губ. в послеледниковое время. Дневник III Всес. съезда ботаников. Л., 1928.

Нейштадт М. И. К истории развития озер в послеледниковое время. Почвоведение, № 2, 1936.

Нейштадт М. И. О некоторых вопросах, возникающих в связи с изучением торфяников Камчатки. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., 45 (2), 1936.

Нейштадт М. И. и Тюлина Л. Н. К истории четвертичной флоры района р. Майн, притока Анадыря. Тр. Аркт. инст., XI, 1936.

Нейштадт М. И. Роль торфяных отложений в восстановлении истории ландшафтов СССР. Пробл. физ. геогр., VIII, 1938.

Нехорошев М. П. Древнее оледенение Алтая. Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода Акад Наук, 1, 1932.

Никитин П. А. Об ископаемых семенах Aldrovanda, Зап. С.-х. инст., Воронеж, 7, 1927.

Никитин П. А. Предварительная заметка об исследовании истории растительности Воронежской губ. за послемеотическое время. Бюлл. почвовед. Главнаука, М., № 1—2, 1927.

Никитин П. А. Послепонтические ископаемые флоры в Воронежской губернии и эволюция ее растительности. Природа, № 4, 1928.

Никитин П. А. О послемеотических изменениях растительности и климата территории Воронежской губ. Диевн. III Всес. съезда ботаников. Л., 1928.

Никитин П. А. О возрасте лихвинской ископаемой флоры. Юбил. сб. ак. Б. А. Келлеру. Воронеж, 1931.

Никитин П. А. Четвертичные флоры низового Поволжья. Тр. Комисс. по изучению четвертичного периода Акад. Наук, III, 1, 1933.

Никитин П. А. Сопоставление пыльцевого и кариологического анализов межледникового отложения у д. Потылихи. Тр. Ворон. унив., VII, 1935.

Никитин П. А. Четвертичные семенные флоры с низовьев р. Иртыша. Тр. Биол. н.-иссл. инст. Томского гос. унив., V, 1938.

Новопокровский И. Растительность Донского края. Новочеркасск, 1921.

Обручев В. А. Оледенение Северной Азии. Природа, № 5, 1930.

Обручев В. А. Признаки ледникового периода в Северной и Центральной Азии. Бюлл. Комисс. по изучению четвертичного периода Акад. Наук, № 3, 1931.

Обручев В. А. Молодость рельефа Сибири. Сб. акад. В. И. Вернадскому. Акад. Наук СССР, II, 1936.

Овсянникова Ю. О распространении Daphne cneorum. Тр. Юрьевск. бот. сада, 12, 1911.

Палибин И. В. Несколько слов о лотосе (Nelumbo nucifera Geartn.) и его экономическом значении. Изв. СПб. бот. сада, 4, № 3, 1904.

Палибин И. В. Материалы к доледниковой флоре Камчатки. Тр. Нефт. геол.-разв. инст., в. 29 (Палеоботанич. сб., в. 1), 1934.

Палибин И. В. Третичная флора юго-восточного побережья Байкала и Тункинской котловины (Прибайкалье). Палеобот. сб., в. 3, Л., 1936.

Паллон И. По поводу статей Сукачева о Daphne Sophia Kalen., Orobanche cumana Wall. Тр. Юрьевск. бот. сада, 1901.

Паллон И. По поводу Статьи Сукачева о Daphne Sophia Kalen. Тр. Юрьевск. бот. сада, 2, 1902.

Паллон И. Несколько слов по поводу гипотезы Сукачева о появлении Daphne altaica Pall. в Курск. г. Тр. Юрьевск. бот. сада, 4, 1905.

Паллон И. Бекарюковка. Бюлл. Харьк. общ. люб. прир., 1917.

Паллон Л. О. Несколько местонахождений липы в Олонецком крае. Изв. Гл. бот. сада, 26, в. 3, 288—289, 1927.

Пачоский И. К. Эндемические растения в степях юга России. Вестн. естеств. 1, 1890.

Пачоский И. К. Основные черты развития флоры юго-зап. России, 1910.

Переслегина-Гребенча О. А. Исторический обзор литературы о торфе и болотах. Изв. Научно-эксп. торф. инст., № 3—4, 1923.

Перфильев И. и Ширяев Г. Находки арктической флоры в отложениях озерного мергеля в окр. г. Вологды. Тр. Общ. исп. прир. Харьк. унив., 28, 1915.

Перфильев И. А. Эндемики архангельской флоры. Бот. журн., 24, № 4, 1939.

Пилипенко П. П. К вопросу о дилювиальном оледенении южного Прибайкалья. Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода Акад. Наук, 1932.

Победимова. Растительность Монг. Алтая. Тр. Монг. Комиссии Акад. Наук, № 19, 1935.

Полянская О. С. О распространении азалеи на Волыни и в Белоруссии в связи с геологической историей Полесья. Природа, № 9, 1929.

Полянская О. С. Растительность Белоруссии. Природа, № 11, 1929.

Полянская О. С. Южная граница естественного распространения Picea excelsa Link. в Полесской низменности в связи с географическим распространением ее в Западной и Восточной Европе. Тр. по прикл. бот., 23, в. 3, 1931.

Пономарев А. Н. О местонахождениях Dryas punctata Juz. в Западном Приуралье. Бот. журн. СССР, 23, № 2, 1938.

Поплавская Г. И. О лиственнице в Европе и Сибири по исследованиям Шаффера. Лесной журн., в. 3, 1915.

Полынов Б. Б. и Крашенинников И. М. Физико-географические и

почвенно-ботанические исследования в области бассейна р. Убер-Джаргалантэ. Северная Монголия. I. Предв. отчет экспедиции 1925. Изд. Акад. Наук, 1928.

Предварительные отчеты Нижегородской геоботанической экспедиции. Н.-Новгород, 1925—1928 (статьи Д. С. Аверкиева, В. В. Алехина, А. Е. Жидовского, М. И. Назарова, П. А. Смирнова, С. С. Станкова и др.), I—IV.

Прейн Я. Предварительный отчет об исследованиях липы в окрестностях Красноярска. Изв. Вост.-Сиб. отд. Имп. Русск. геогр. общ., 25, в. 4—5, 1895.

Прозоровский д. и Покровская К. Новое местонахождение Bupleurum ranunculoides в области среднего Оскола. Тр. Ворон. унив., IX, 1936.

Пугачева А. Об ископаемом плюще (Hedera Eichwaldii Palib.) из томских песчаников. Сов. ботаника, № 5, 1933.

Ревердатто Л. В. К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау. Томск, 1925.

Ревердатто В. В. О происхождении растительности Бийской степи. Томск, 1927.

Ревердатто В. В. Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей. Тр. Томск. гос. унив., 86, 1934.

Ревердатто В. В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. Сов. ботаника, № 2, 1940.

Роговский П. К истории лесной растительности на правом берегу р. Кубани в зоне степей. Изв. Куб. пед. инст., в. 1, 1928.

Роговский П. К. Материалы по лесной растительности Псекупского лесничества. Краснодар, 1937.

Рупрехт Ф. Гео-ботанические исследования о черноземе. Прил. к X тому Зап. Имп. Акад. Наук, № 6, 1866.

Седельников А. Trapa natans L. в Семипалатинской области. Зап. Зап.-Сиб. отд. имп. Русск. геогр. общ., Омск, XXXIII, в. 1, 1907.

Семенов П. П. Придонская флора в ее отношениях, с географическим распределением растений в Европейской России, 1851.

Смирнов Л. А. О флоре меловых выходов в Заволжье. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., 44, в. 1, 1934.

Смирнова А. Д. Asplenium viride Huds. в Горьковском крае. Зап. Горьк. отд. Моск. общ. испыт. прир., 1, 1936.

Смирнова А. Д. О произрастании Asplenium ruta muraria в Марийской АССР. Учен. зап. Горьк. унив., в. 9, 1933.

Совещание по истории флоры и растительности СССР. Сов. ботаника, № 2, 1938.

Солоневич К. и Корчагин А. Об ископаемой арктической флоре у г. Тотьмы. Сов. ботаника, № 5, 1934.

Солоневич К. И. К вопросу о позднеледниковой растительности окрестностей Ленинграда по материалам ископаемых остатков из Песчанки (р. Тосна). Сов. ботаника, № 6, 1935.

Солоневич К. И. О позднеледниковой растительности окрестностей г. Великих Лук. Сов. ботаника, № 1, 1938.

Солоневич К. И. и Цинзерлинг Ю. Д. О реликтах в составе флоры северо-запада Европейской части СССР. Проблема реликтов во флоре СССР. Изд. Акад. Наук, М. — Л., в. 1, 1938.

Сочава В. О происхождении ареала некоторых растений уральской флоры. Журн. Русск. бот. общ., 14, № 3, 1929.

Сочава В. К истории флоры южной части Берингии. Бот. журн. СССР, 18, 1933.

Спрыгин И. И. Сосна и ее спутники. Тр. Казанск. общ. естеств., 3, 1908.

Спрыгин И. И. О находке Anemone altaica около Пензы. Отд. охр. прир. Главнауки, № 5, 1925.

Спрыгин И. И. Выход пород татарского яруса пермской системы в Заволжье как один из центров видообразования в группе кальцефильных растений. Сов. ботаника, № 4, 1934.

Спрыгин И. И. О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности. Учен. зап. Казанск. унив., 96, кн. 6, в. 3. 1936.

Спрыгин И. И. Реликты во флоре Поволжья. Проблема реликтов во флоре СССР (тезисы совещания). Изд. Акад. Наук СССР, М. — Л., в. 1, 1938.

Станков С. С. Материалы для флоры Нижегородского Заволжья. Произв. силы Нижегородской губ., II, 1926.

Сукачев В. Н. Несколько слов о курской Daphne altaica. Тр. Юрьевск. бот. сада, 1, 1900.

Сукачев В. Н. О болотной и меловой растительности юго-восточной части Курской губ. Тр. Харьк. общ. исп. прир., 87, 1902.

Сукачев В. Н. Реферат книги Вебера «Опыт обзора растительности послетретичного времени в средних областях Европы». Тр. Юрьевск. бот. сада, 1904.

Сукачев В. Н. Материалы к изучению болот и торфяников степной области Южной России. I. Зоринские болота Курской губ. Изв. Лесн. инст., 1906.

Сукачев В. и Маковецкая М. К послетретичной флоре Тульской губ. Изв. СПб. бот. сада, № 2, 1907.

Сукачев В. Н. О нахождении ископаемой арктической флоры на р. Иртыше у дер. Демьянское Тобольской губ. Изв. Имп. Акад. Наук, 6 сер., IV, 1910.

Сукачев В. Н. Некоторые данные к доледниковой флоре севера Сибири. Тр. Геол. музея Акад. Наук, IV., 1910.

Сукачев В. Н. Опыт развития растительности Средней России в послетретичное время. Дневник XII Съезда русск. естествоиспытателей и врачей. № 7, 1910.

Сукачев В. Н. Brasenia purpurea (Michx.) Casp. в послетретичных отложениях России. Тр. Юрьевск. бот. сада, XI, в. 3, 1910.

Сукачев В. Н. Исследование растительных остатков из пищи мамонта, найденного на р. Березовке, в Якутской обл. Изв. Акад. Наук, сер. 6, VII, 1913.

Сукачев В. Н. О пограничном горизонте торфяников в связи с вопросом о колебании климата в послеледниковое время. Почвоведение, № 1—2, 1914.

Сукачев В. Н. Таблица для определения древесных остатков из торфяников. М., 1922.

Сукачев В. Н. К вопросу об изменении климата и растительности на севере Сибири в послетретичное время. Метеор. вестн., в. 1, 1922.

Сукачев В. Н. К истории развития лиственниц. Сб. «Лесное дело», Л.—М., 1924.

Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства. Л., 1926.

Сукачев В. Н. К флоре послетретичных отложений с. Троицкого близ Москвы. Отчеты Акад. Наук СССР за 1928 г.

Сукачев В. Н. Иртышская фитопалеонтологическая экспедиция. Экспед. Всес. Акад. Наук. Л., 1932.

Сукачев В. Н. Brasenia в Сибири. Докл. Акад. Наук, № 2—3, 1935.

Сукачев В. Н. Основные черты развития растительности СССР во время плейстоцена. Мат. по четверт. геол. СССР. 1936.

Сукачев В. Н. и Долгая З. К. Об ископаемых растительных остатках в лессовых породах в связи с их происхождением. Докл. Акад. Наук СССР. XV, № 4, 1937.

Сукачев В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена. Растительность СССР. Изд. Бот. инст. Акад. Наук СССР, М.—Л., 1, 1938.

Талиев В. И. К вопросу о реликтовой растительности ледникового периода. Тр. Харьк. общ. исп. прир., 31, 1897.

Талиев В. И. Заметка о нахождении Ziziphora taurica MB. в области выхода Донецкого кряжа. Тр. Харьк. общ. исп. прир., 31, 1897.

Талиев В. И. Материалы для ботан.-геогр. описания Донецкой возвышенности. Тр. Харьк. общ. исп. прир., 34, 1900.

Талиев В. И. Еще к флоре каменистых склонов. Изв. СПб. бот. сада, 1902, II.

Талиев В. И. Галичья гора. Естествознание и география, № 4 ,1906.

Талиев В. И. Растительность меловых обнажений Южной России. Тр. Харьк. общ. исп. прир., 39, 1904; 40, 1905; дополн. 40, в. 2, 1907.

Талиев В. И. О работе Пачоского «Основные черты развития флоры юго-зап. России». Зап. Харьк. унив., 1910.

Талиев В. И. О Daphne Sophia Kalen. Тр. Харьк. общ. исп. прир., 45, 1912.

Талиев В. И. Святые горы Харьк. губ. как памятник природы. Бюлл. Харьк. общ. люб. прир., № 3, 1914.

Талиев В. И. О Daphne Sophia и D. Julia. Сб. Двадцать пять лет научной деятельности Б. А. Келлера. 1931.

Танфильев Г. И. К вопросу о вымирании Trapa natans. Вестн. естеств., 1890.

Танфильев Г. И. Доисторические степи Европ. России. Землеведение, III, кн. 2, 1897.

Танфильев Г. И. Главнейшие черты растительности России. Добавл. к переводу Варминга «Распределение растений». СПб., 1902.

Танфильев Г. И. Пределы лесов в полярной России. Одесса, 1911.

Танфильев Г. И. О новых находках Dryas octopetala и Trapa natans в послетретичных отложениях России. Тр. СПб. общ. естеств., XXV, 1895.

Тихомиров Б. А. О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре. Проблема реликтов во флоре СССР (тезисы совещания). М.—Л, .II, 1938.

Толмачев А. И. О происхождении тундрового ландшафта. Природа, № 9, 1927.

Толмачев А. И. Растительность эпохи мамонта в арктической Сибири. Дневник III Всес. съезда ботаников, Л., 1928.

Толмачев А. И. О происхождении флоры Вайгача и Новой Земли. Тр. Бот. музея Акад. Наук, XXII, 1930.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра, ч. 1 и 2. Тр. Полярной комисс. Акад. Наук, в. 8 и 13, 1932. (Гл. III. Происхождение арктической флоры).

Толмачев А. И. О характере аркто-альпийских и некоторых локально свя-

занных с ними элементов флоры в районе рек Пинеги и Сотки. Материалы по истории развития флор европейского севера СССР. Архангельск, 1938.

Томссон П. В. Критические заметки к статье Д. А. Герасимова «Об истории лесов Тверской губ., «Изв. бот. сада, 27, в. 5—6, 1928.

Тюлина Л. Н. К эволюции растительного покрова восточных предгорий Южного Урала. Зап. Златоуст. общ. краев., в. 5, 1929.

Тюлина Л. Н. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой. Тр. Арктич. инст., 40, 1936.

Урванцев Н. Четвертичное оледенение Таймыра. Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода Акад. Наук, № 3. 1931.

Федоровы Ал. и Ан. К вопросу о реликтовом характере арктоальпийских и степных растений Пинежской флоры. Тр. Ленингр. общ. естеств., 59, в. 3, 1929.

Хитрово В. О Галичьей горе. Тр. СПб. общ. естеств., 35, в. 1, 1904.

Хитрово В. К истории и биологии Trapa natans L. Материалы к познанию природы Орловской губ., № 4, 1905.

Хитрово В. Carex humilis Leyss и ее значение в степном вопросе. Изв. Общ. исслед. природы Орловской губ., I, 1907.

Хитрово В. Путеводитель по Галичьей горе. Изв. Общ. исслед. природы Орловской губ., 1913, 3.

Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России, 1885.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада Европ. части СССР. Тр. Геоморф. инст., в. 4, 1932.

Цинзерлинг Ю. Д. О северо-западной границе сибирской лиственницы (Larix sibirica Led.). Геоботаника. 1, 1934.

Чугунова-Сахарова Н. Л. Некоторые результаты исследования лотоса — Nelumbo nucifera в Каспийско-Волжском районе. Русск. гидробиол. журн., 3, № 8—10, 1924.

Шелковников А. Б. Nelumbo nucifera Geartn. в разливах Аракса на Мугани. Изв. Кавк. музея, IV, 1908.

Ширяев Г. К флоре гранитов востока Таврической губ. Тр. Харьк. общ. исп. прир., 45, 1912.

Шмальгаузен И. Материалы к третичной флоре Юго-Западной России. Киев, 1884.

Юдин Ю. П. Флора известняков по реке Сойве. Матер.п о истории развития флоры европейского севера СССР. Архангельск, 1938.

Яковлев С. А. О находке ископаемой полярной флоры из послеледниковых отложений в окрестностях С.-Петербурга. Изв. Лесн. инст., в. 27, 1914.

Яковлев С. А. Наносы и рельеф г. Ленинграда и его окрестностей. Л., 1925.

Andersson G. Ueber das fossile Vorkommen d. Brasenia purpurea Mich. in Russland und Dänemark, Bihang. Sv. Ak. Handl., Bd. 22, 1896.

Anufriev G. I. A short account of the stratigraphy and plant associations of Sphagnous bogs in the environs of Leningrad. Путеводитель экскурсий II Международного Конгресса почвовед. Л., 1930.

Dokturowsky W. S. Die interglaziale Flora in Russland. Geol. Fören. Förhandl., Bd. 51, H. 3, 1929.

Dokturowsky W. S. Uebersicht der Mooruntersuchungen in der USSR. Почвоведение, № 4, 1930.

Dokturowsky W. S. Neue Angaben über die interglaziale Flora in der USSR. Abh. Nat. Ver. Bremen, XXVIII, 1932.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, 1, 1879.

Engler A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hochgebirgsfloren. Abh. Preuss. Akad. Wiss. Ph.-Math. Kl., Nr. 1, 1916.

Erdtman G. Literature on Pollen statistics; published: 1) before 1927. Geol. Fören. Förhandl. Bd. 49, H. 2, 1927; 2) during the Years 1927—1929; ibid. Bd. 52, H .2, 1930; 3) published 1930 and 1931, ibid. 1932; 4) published 1932 and 1933, ibid. Bd. 56, H. 3, 1934. В разделе Russia and Siberia приведена полная библиография по исследованиям торфяных отложений и пыльцы в торфе в СССР.

Gams H. Trapa natans *in* Hegi. Ill. Fl. v. Mittel-Europa, — 27, V, 1924

Gams H. u. Nordhagen R. Postglaziale Klimaänderungen u. Erdkrustenbewegungen in Mitteleuropa. München, 1923.

Gams H. Die Ergebnisse der pollenanatlytischen Forschung in Bezug auf die Geschichte der Vegatation und des Klimas von Europa. Zschr. für Gletscherkunde, XV, 1927.

Hulten E. On the American Component in the Flora of Eastern Siberia. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 22, H. 1—2, S. 220—229, 1928.

Hulten E. Outline of the History of Arctic and Boreal Biota during the Quaternary Period. Stockholm, 1937.

Hulten E. Flora of the Aleutian Islands and Western Most Alaska peninsula with Notes on the Flora of Commander Islands. Stockholm, 1937.

Hyyppä E. Das Klima und die Wälder der spätglazialen Zeit im Bereich der Karelischen Landenge. Acta Forestalia Fennica, Bd. 39, 1933.

Kaleniczenko J Quelques mots sur les Daphnes russes et déscription d'une nouvelle espèce. Bull. Soc. Nat. Mosc., 22, 1849.

Kaleniczenko J. Encore quelques mots sur la Daphne Sophia. Bull. Soc. Nat. Mosc., 2, 1873.

Keissler K. Die Arten der Gattung Daphne aus der Section Daphnanthes. Engl. Bot. Jahrb., 25, 1898.

Keller B. Distribution of Vegetation on the Plants of European Russia. Journ. of Ecology, 15, 1927.

Komarov V. L. On the Arctic Limits of some Trees of the Russian Far East. Proc. Pan.-Pacif. Sci. Congr. Tokyo, II, 1928.

Korzchinsky S. Ueber die Entstehung u. das Schicksal der Eichenwälder im mittleren Russland. Engl. Bot. Jahrb. für Syst., XIII, 1891.

Koso-Poljanski B. Glaziale Pflanzenrelikte auf Orel — Kursk Plateau. I—II. Vegetationsbilder. 19, Lief. 1—2, 1928; Lief. 7—8, 1929.

Koso-Poljanski B. Xerotherme Relikte an d. Tichaja Sosna. Vegetationsbilder, 92, 1930.

Koso-Poljanski B. Androsace villosa L. als Mitglied der mittelrussischen Flora und einige Fragen ihrer Geschichte. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 64, H. 1, 1931.

Krause E. H. В сборнике Die Klimaveränderungen in Deutschland seit der letzten Eiszeit. Ztschr. d. Dtsch. Geol. Ges., 62, 1910, p. 6—123 u. Globus, Bd. 7—9, S. 291 (цитирую по Танфильеву, 1911).

Krylow P. Phyto-statistische Uebersicht vom alpinen Gebiet des Altai. Bot. Arch., Bd. 31, H. 3/4, 1931.

Kulszynski S. Die altdiluvialen Dryasfloren der Gegend von Przemysl. A. Soc. bot. polon., IX, № 1—21, 932.

Lämmermayer L. Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär. Fedde's Rep. Spec. nov. Beih. Bd. 24, 1923.

Lawrenko E. Ueber die Entwicklungszentren der Flora der Ukraine und das Alter des ukrainischen Endemismus. Ukr. Akad. d. Wiss., Komiss. Quartärper., Lief. 4, 1932.

Markov K. u. Poretzky W. Pollen u. Diatomeenanalytische Untersuchungen über die Geschichte des Finnischen Meerbusens, Ladoga u. Onegasees. Beih. z. Bot. Cbl., 52, H. 3, 1935.

Podpera J. Geobotanical Analysis of the Plant Areas in the Steppes adjacent to the Ural Mountains. Publ. Fac. sci. Masar. Univ., v. 27, 1923.

Podpera J. Ein Vergleich zwischen den mitteleuropäischen und russischen Steppen. Proc. Intern. Bot. Congr. in Amsterdam. Leiden, II, 1935.

Ruprecht F. Ueber die Verbreitung der Pflanzen im nördlichen Ural. Bull. Acad. Sci. St. Petersb., VIII, 1850.

Schmalhausen I. Ueber Tertiäre Pflanzen aus dem Thale des Flusses Buchtorma am Fusse des Altaigebirges. Palaeontographica, 33, 1889.

Sukatscheff W. N. Ueber das Vorkommen des Samen von Euryale ferox Sol. in einer interglaz. Ablagerung in Russland. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., XXVIa, 1908.

Sukacev V. (W. Sukatschew). Zur Flora der posttertiären Ablagerungen von Troizkoe bei Moskau. Докл. Акад. Наук СССР, 1928.

Stecki et Jacubczyk. Présence de l'azalé pontique (Azalea pontica) en Volhynie et Polesie. Acta Soc. pol. Suppl., 1932.

Szafer W. The Historical Development of the Geographical Area of the Spruce (Picea excelsa Link.) in Poland. Przeglad Geograficzny XI, 1931.

Szafe W. Zur Auffassung der interglazialen Flora bei Grodno. Poln. Geol. Ges., VIII, H. 2, 1932.

Thomson P. W. Die Regionale Entwickelungsgeschichte der Wälder Estlands, Acta Univ. Tartuensis, XVII, 2, 1929.

Zerow D. Postglaziale Geschichte der Wälder und des Klimas der nordvestlichen Ukraine auf Grund der pollenanalitischen Untersuchungen. Beih. z. Bot. Cbl., Abt. B, 52, 1934.

ГЛАВА XII

ИСТОРИЯ ЮЖНОАФРИКАНСКОЙ ФЛОРЫ

Подразделение Ю. Африки на растительные области и проведение границы между ней и тропической Африкой не является точно установленным. Это объясняется тем, что фактически нет такой резкой грани, которая разделяла бы тропическую и южную внетропическую Африку. В этом отношении в Африке легче, чем на каком-либо другом материке, можно наблюдать все переходы от тропической к умеренной флоре, не нарушаемые резкими препятствиями орографического или климатического характера. Более или менее выражена лишь граница, отделяющая область собственно капской флоры от флоры остальных частей Ю. Африки. Но и здесь, как мы увидим дальше, имеются взаимоотношения с флорами лежащих к северу африканских областей.

Понятие «капская флора» неоднократно смешивалось с понятием «флора Ю. Африки», тогда как последняя включает капскую флору как часть. Между тем Гризебах проводил границу своей капской области по р. Оранжевой, далеко выходя, таким образом, за пределы ареала капской флоры. Некоторые авторы за северную границу южноафриканской флоры принимают тропик Козерога, т. е., иначе говоря, в нее включается и значительная часть территории собственно тропической флоры.

Энглер относил всю Ю. Африку к своей лесной и степной области Африки, за исключением юго-запада Капской земли, т. е. области собственно капской флоры, которую он выделял в особую область.

Мы в настоящей работе будем понимать южноафриканскую флору в границах, принимаемых Марлотом (Marloth, 08) в его работе о Капской Земле. К последней он относит область собственно капской флоры, т. е. самый юго-запад Африки, далее идет, по его терминологии, «область степей», в которую входят южная Родезия, северный Трансвааль, Бешуаналенд, Калахари, Гохфельд и Земля кафров; «область юговосточного побережья» от Наталя до Ист-Лондона; «область лесов южного побережья» — леса Книсна и горные лесные острова; «центральная область», в которую входят Карру и Малый Намаленд и «пустынная область западного побережья». При таком понимании северная граница рассматриваемой нами флоры должна проходить примерно по 27° ю. ш.

Общий обзор

Ю. Африка представляет собой плато, приподнятое над уровнем моря на высоту 1200—1400 м и с трех сторон круто обрывающееся. На небольшом расстоянии от побережья и параллельно ему на западе и на юге проходят широкими дугами горные хребты, опоясывающие возвышенное плато. Равнинная береговая полоса и две долины, лежащие между этими горными хребтами, образуют как бы три постепенно повышающиеся ступени к этому центральному плато.

С юга и юго-запада центральное плато окаймляют Капские горы, на юге тянутся

Черные горы (Swarzeberge) и Длинные горы (Lange Berge). Между этими двумя горными хребтами лежит Малый Карру, к северу же от Черных гор начинается Большой Карру, неровное плато, поднятое на востоке на 850 м, а на западе на 1200 м н. у. м. Высшая точка Черных гор лежит на высоте 2325 м, главная же вершина Ю. Африки — Кеткин пик, достигающий 3660 м, находится в Драконовых горах, окаймляющих с востока центральное плато.

Главная река Ю. Африки — р. Оранжевая и ее приток Вааль. Остальные реки, часто пересыхающие в жаркое время года, имеют значительно меньшее значение.

Геологическая история Ю. Африки вкратце такова (Krenkel, 28). Начиная уже с альгонского времени Ю. Африка была сушей, отдельные части которой, преимущественно вблизи побережий, впоследствии неоднократно покрывались морем. Происходившие в силуре горообразовательные процессы положили начало горной системе Капид. В это время вся Ю. Африка представляла собой сушу. Климат ее был прохладнее и влажнее, чем в предшествующий сухой и жаркий период времени.

Между верхним карбоном и верхним триасом, в течение так называемого времени карру, Ю. Африка незначительно возвышалась над уровнем моря, постепенно поднимаясь по направлению к северу. Низменный рельеф был присущ в это время Ю.-З. Африке, Оранжевой области и Наталю. Возвышенности, возможно, доходившие до 1200—1500 м, имелись лишь в Родезии и Трансваале. К югу от 30° ю. ш. обширную территорию занимало пресноводное озеро, простиравшееся до подножия Капид, отделявших его от Антарктического моря. Последнее на западе глубоко вдавалось в пределы Большого Намаленда. Море глубоко вдавалось и на восточной окраине Африки, не нарушая тем не менее общей связи между Африкой и Ю. Америкой, с одной стороны, и с Мадагаскаром и Индией, а через них с Австралией — с другой.

В верхнем карбоне началось изменение климата в сторону похолодания на южных материках. На границе карбона и пермского периода (так называемое время Двика) уже имеются несомненные геологические доказательства этого изменения климата. Согласно палеоботаническим данным, к этому времени относится произрастание в Ю. Африке, а также в Кашмире глоссоптериевой флоры, наиболее характерными представителями которой были папоротники Glossopteris и Gangamopteris. В это же время на возвышенностях начали образовываться ледники, спускавшиеся по южным склонам на лежавшие ниже их равнины. Ледники с центра оледенения в Родезии и Трансваале спускались также и на север. Оледенение началось на южных краевых возвышенностях, но в дальнейшем распространилось на север. Следы оледенения и отложения, оставленные моренами, имеются между 17° и 32° ю. ш. и 22° и 34° в. д. Тем не менее одновременного сплошного оледенения Ю. Африки не происходило.

Время Двика распадается на ряд ледниковых и межледниковых эпох. После окончания ледникового периода колебания холодных и теплых климатических условий еще продолжались. В результате таяния ледников образовалось обширное ледниковое озеро. Озерные отложения образовали темные шиферы, характерные для Большого Карру и северного Трансвааля; песчаники различного строения образовались в результате наносов, отложенных реками.

Во время юрского и мелового периодов денудационные процессы сменили вулканическую деятельность конца триаса. Складчатая горная цепь Капид в это время подверглась сильному снижению. Долины заполнились отложениями, смытыми с гор. В них найдены ископаемые остатки цикадовых.

В кайнозое морские отложения имеются опять-таки лишь вблизи современных берегов. В конце третичного периода море далеко отошло от теперешней южной оконечности Африки. В это же время суша в В. Африке расширилась в восточном направлении. С эоцена денудированная внутренняя часть Ю. Африки подверглась поднятию, и в это же время ее рельеф принял современный характер. В течение кайнозоя бо́льшая часть Ю. Африки была совершенно свободна от каких-либо крупных тектонических изменений.

Согласно исследованиям Пассаржа (Passarge, 04), климат Ю. Африки подвергался неоднократным и притом закономерным изменениям. Для мезозоя, между пермским периодом и цеоманом, имеется много фактов, свидетельствующих о наличии в то время в Калахари еще более выраженного пустынного климата, чем в настоящее время. В меловом периоде уже намечается изменение климата в сторону увеличения его влажности. Начиная с третичного периода и до середины плиоцена устанавливаются влажные условия климата. В среднем плиоцене восстанавливаются, повидимому, засушливые условия климата, но с конца плиоцена количество осадков начинает сильно увеличиваться. Об этом говорят отложения вдоль русел рек, указывающие на прежнее, более высокое стояние вод рек, например, Оранжевой и Вааль, свидетельства о наличии озер и рек, сейчас несуществующих, и пр. Эта смена климата характерна не только для Южной, но также и для центральной и Северной Африки, и вполне соответствует изменению положения экватора, на которое мы уже указывали. Когда экватор находился севернее Африки, на юге Африки была пустынная зона; с перемещением же его во время ледникового периода на юг в Ю. Африке господствовал плювиальный климат, сменившийся в послеледниковое время более сухим, современным.

Современные климатические особенности Ю. Африки могут быть охарактеризованы следующим образом. Изотермы в основном проходят параллельно побережью; промежутки между ними на юге очень незначительны. При удалении же от берегов в глубь материка

разница в средних годовых температурах становится все более и более выраженной. Так, у Ист-Лондона вблизи побережья проходит годовая изотерма в 18,3°, тогда как Кимберлей (центральная часть Ю. Африки — Бешуаналенд) находится уже на изотерме в 26,7°. Эти температурные контрасты выявляются еще резче при сравнении средних температур лета и зимы. Таким образом, температурные условия близ побережья отличаются большой равномерностью, которая на западе выражена в большей степени, чем на востоке. Причиной последнего являются различные, более теплые и более холодные течения, проходящие близ западного и восточного побережий. Температурные колебания внутри материка сильно выражены: так, в Малом Карру разница между январскими максимумом и минимумом составляет 18,5°. Для общей характеристики климата можно взять данные, имеющиеся для Кимберлея, согласно которым средняя годовая температура его равняется 18°, средний годовой абсолютный максимум 42,4°, а минимум — 6,7°.

В отношении распределения осадков по временам года между восточным и западным побережьями Ю. Африки существует еще более резко выраженная разница, чем в отношении температур. Так, на самом юго-западе, на Капском п-ове, количество выпадающих осадков в течение года составляет в среднем 1057 мм, при среднем минимуме в 785 мм. Из них 47,6% приходится на зиму (июнь — август), летом же (декабрь — февраль) выпадает всего 6,8%. Остальное количество распределяется между весной (20,2%) и осенью (25,5%). Между тем на восточном побережье, в области Книсна, годовое количество осадков 1080 мм при минимуме 838 мм распределяется по временам года очень равномерно: весна — 27,7%, лето — 26,4%, осень — 24,8%, зима — 21,1%.

По мере удаления от побережья в глубь Ю. Африки количество осадков снижается и максимум их приходится на осень. Так, Малый Карру имеет 238 мм осадков, из которых 32/3% выпадает осенью, остальное же количество распределяется довольно равномерно по другим временам года с небольшим лишь снижением летом. Большой Карру имеет на западе всего 148 мм осадков, при минимуме в 81 мм, из которых 40.3% выпадает осенью, 10.9% зимой, 28.5% весной и 20.1% летом. На востоке же Большого Карру, в противоположность этому, максимальное количество осадков выпадает летом: из 332 мм годовых 38.2% выпадает летом, 29.9% осенью, 23.5% весной и всего 8.2% зимой.

Ю. Африка может служить прекрасным примером значения количества и приуроченности осадков к определенным периодам года для распределения растительности. Так, при сопоставлении карт распределения минимумов осадков и зимних осадков и флористической карты можно установить полное их совпадение. Границы флористических провинций определяются минимумами осадков: для всего Карру характерно количество осадков меньше 250 мм, изогиета [1] для 500 мм служит границей распространения лесной растительности; для сомкнутого леса характерна уже изогиета в 750 мм. Границами распространения собственно капской флоры являются изогиеты для 250 и 500 мм.

Марлот (l. c.) подразделяет Южную Африку на шесть флористических провинций, из которых провинция собственно капской флоры, которую мы в дальнейшем будем называть Капской провинцией, является главнейшей. Здесь в береговой зоне влажные, болотистые места, берега ручьев и источников характеризуются ароидным — Zantedeschia aethiopica. Многочисленные соцветия ее с крупными белыми початками обычны для весеннего ландшафта этих мест. На дюнах в числе других видов растет Senecio elegans — родоначальник культурных цинерарий. На песчаных равнинах появляется характерная капская флора, представленная семействами Proteaceae, Restionaceae, Ericaceae и др. Бо́льшая часть видов этих семейств представляет собой или низкие кустарники с мелкими эрикоидными листьями или же напоминающие злаки растения, представленные многочисленными видами, относящимися к семейству Restionaceae. К числу немногих исключений относятся довольно крупные, в 2—3 м вышиной кустарники Protea mellifera с листьями, похожими на листья олеандра.

Ярко окрашенные цветы многочисленных луковичных и клубненосных растений из семейств Amaryllidaceae, Iridaceae и Orchidaceae нарушают однообразность темнозеленой окраски кустарниковых формаций.

Как мы видели, западная и южная оконечности Ю.-З. Африки отличаются различным распределением осадков: в первой они выпадают главным образом зимой, во второй же осадки распределены более равномерно в течение года. Поэтому в то время как западной части свойственна типичная капская флора, в южной части она вытеснена субтропическими лесами. Вследствие этого южная часть с ботанико-географической точки зрения уже не относится к Капской провинции. Это очень важное обстоятельство, свидетельствующее о том значении, какое имеют экологические условия для сосредоточения капской флоры на такой ограниченной территории Ю.-З. Африки.

Наиболее характерной растительностью для Капской провинции являются заросли вечнозеленых кустарников — капский маквис, или, как его здесь называют, финбош (Fynbosch). Финбош отличается там, где на него еще не оказала разрушающего влияния деятельность человека, исключительным разнообразием и многочисленностью входящих в него видов. Многие виды, представленные в этом маквисе обычно кустарниками, в некоторых защищенных местах сохранили свою древовидную форму, например, дикая маслина (Olea verrucosa), серебряное дерево (Leucadendron argenteum) из семейства протей-

[1] Линия одинакового годового количества атмосферных осадков.

ных, достигающее 15 м высоты, свидетельствуя о том, что кустарниковый характер этого маквиса в отношении многих видов носит искусственный характер.

Капский маквис имеет наибольшее распространение на Столовой горе (Tafelberg) близ Капштадта. Высокие кустарниковые заросли из серебряного дерева, а также Protea mellifera и P. lepidocarpon, видов Erica и другие включают в свой состав в качестве второго яруса многочисленные мелкие кустарниковые виды из семейства вересковых, рутовых, колокольчиковых, бобовых, сложноцветных и др. К ним присоединяются крупные травянистые многолетники и полукустарники, а также клубненосные и луковичные растения. Из числа их можно упомянуть губоцветное Leonotis leonurus, достигающее 2 м высоты, полукустарник Solanum sodomeum, желтые, величиной со сливу плоды которого чрезвычайно ядовиты, многочисленные виды Senecio, Cineraria и Helichrysum. Особенно характерны среди травянистых растений луковичные и клубненосные виды, в зимнее время превращающие местности, где они растут, в сплошной цветник. В жаркие летние месяцы их надземные части исчезают.

Эта небольшая территория Ю.-З. Африки имеет около 1000 видов ярко цветущих однодольных и является настоящим центром происхождения цветочной культурной флоры. Никакая другая область земного шара не дала цветоводству такого количества видов, как эта часть Африки.

В верхних поясах Столовой горы главную массу растительности образуют Restionaceae, играющие тут такую же роль, как злаки и осоки на наших лугах; характерны большие заросли вереска (Erica lutea, E. coccinea и др.), а также достигающий 1 м высоты капский бессмертник Helichrysum vestitum. В расщелинах скал цветет капская анемона — Anemone capensis с очень крупными розовыми или пурпурными цветами.

К северу от Столовой горы расположены Кедровые горы, получившие свое название от произрастающего хвойного — Widdringtonia (Callitris) juniperoides.

Область собственно капской флоры, занимающая относительно небольшую территорию, отличается исключительным богатством видов, исчисляемых более чем в 6000. Маленький Капский п-ов, на котором расположен г. Капштадт, имеет более 2000 видов высших растений. Это богатство флоры, приводившее всех исследователей в изумление и заставлявшее их предполагать, что местная флора развилась не на этой небольшой территории, а на лежавшем к югу материке, опустившемся в дальнейшем на дно моря, в значительной степени объясняется экологическими условиями и вызванной ими изоляцией. Главную роль среди последних играют условия влажности: помимо большого количества выпадающих здесь осадков, ветры приносят с океана испарения, сгущающиеся в тучи и туманы. Вершина Столовой горы обычно покрыта облаками, получившими даже название Tafeltuch (скатерть). Это же повторяется и на других Капских горах. Количество влаги, оседающей на стеблях и ветвях растений из приносимых с моря туманов, было измерено Марлотом особыми приборами. Оказалось, что в то время как обыкновенный дождемер показывал всего 4 мм осадков, слой осевшей влаги составлял 152 мм. Понятно, что такие условия влажности явились причиной богатства и разнообразия флоры, а приуроченность главного количества осадков лишь к зимнему времени обусловила характер ее видового состава.

На южном побережье Африки, к востоку от Капштадта, начинается провинция лесов Ю. Африки. Эти леса хотя и образованы вечнозелеными видами, но тем не менее по своему составу и габитусу они резко отличаются от маквиса капской флоры. Помимо лесной полосы вдоль южного побережья — леса Книсна (Knysnawald), лесные острова сохранились во многих других местах, повсюду, где имеются нужные для их произрастания условия влаги и равномерное распределение осадков. При этом остатки более обширных лесов имеются не только в восточной провинции Ю. Африки, но и на западе, даже вблизи самого Капштадта — обстоятельство, крайне важное для истории южноафриканской флоры.

Видовой состав леса отличается крайним разнообразием, характерным вообще для тропических лесов. В составе леса Книсна имеется 35 наиболее распространенных видов деревьев. Интересно, что они относятся к 32 различным родам, а эти последние распределяются между 25 семействами. Ни одно из этих семейств не ограничивается в своем распространении Ю. Африкой, а из родов только 9 являются для нее эндемичными. Все виды распространены дальше на восток, а 8 из них выходят за пределы Ю. Африки. Среди этих древесных видов главную роль играют голосеменные Podocarpus elongata и P. Thunbergii, относящиеся по размерам к первым двум классам; за ними следуют: железное дерево (Olea laurifolia), Ocotea bullata, Ilex capensis и др. Древовидные папоротники представлены родами Marattia и Hemitelia; со скал свисает Gleichenia polypodioides. Из лиан главнейшей является Cissus capensis; к ней присоединяются виды Cissampelos, Clematis, Senecio, Vincetoxicum, Asparagus и др. Эпифиты представлены видами орхидей, папоротников, лишайников.

Из числа растений, представляющих особый интерес, надо упомянуть три вида рода Strelitzia: S. angusta, S. reginae и S. parvifolia. Этот род достигает в лесах по берегам р. Цицикама своей западной границы распространения. St elitzia, относящаяся к семейству банановых, образует особое подсемейство Sterlitzioideae, к которому относится еще только один род Ravenala, так называемое «дерево путешественников». Этот род имеет только два вида, из которых один, как уже было указано, растет на Мадагаскаре, а другой в тропической Ю. Америке (Гвиана, Бразилия).

Морфологически виды, образующие эти леса, относятся к субтропическому типу и отличаются от склерофильных растений капской флоры, имеющих или мелкие листья типа вереска или мирты, или более крупные, всегда серые или сизые, как, например, у большинства видов Protea, или же густо белоопушенные, как у Leucadendron, и др. Древесные же виды лесной провинции имеют более крупные листья с блестящей, полированной поверхностью. Они блестят на солнце, так как солнечные лучи, по словам Марлота, отражаются от них, как от зеркала. Эти леса до XVII столетия, т. е. до появления европейцев в Ю. Африке, имели значительно большее протяжение, о чем свидетельствует ряд исторических данных.

Центральная часть Ю. Африки — Карру, подразделяемая на Большой, Малый и Западный Карру, представляет собой полупустыню, главную массу растительности которой образуют карликовые кустарники и суккуленты. Вдоль пересохших русел рек растут главным образом Acacia horrida и Rhus viminalis.

Для Большого Карру особенно характерны суккуленты, из которых род Mesembrianthemum занимает первое место (из 400 видов бо́льшая часть в Ю. Африке), представленный здесь совершенно исключительным разнообразием форм. Имеются все переходы от видов величиной с горошину до кустарниковых форм, занимающих площадь в несколько квадратных метров. Некоторые виды, достигая миллионов экземпляров, занимают огромные территории. Наиболее распространенным видом является M. spinosum, во время цветения которого вся местность приобретает красную окраску. Такое же массовое распространение имеют и другие виды: M. geniculiflorum, M. spectabile, M. conspicuum и др. Многие из видов этого рода мимикрируют по окраске и форме под камни, так что в вегетативном состоянии они трудно от них отличимы (например, M. Bolusii).

По числу видов второе место среди суккулентов занимает род Crassula (из 120 видов бо́льшая часть в Ю. Африке), представленный формами, удивительными по своим приспособлениям к условиям произрастания в каменистой пустыне. Многие из этих видов величиной не более 10 см, листья их так плотно налегают один на другой, что все растение кажется сплошной массой. Они способны в течение нескольких месяцев оставаться без воды.

Характерен для Ю. Африки род Aloë, виды которого могут быть также отнесены к суккулентам. Все эти роды имеют мясистые листья. Второй тип суккулентов имеет мясистые стебли. Сюда относятся: род Cotyledon с видами, сохраняющими и сбрасывающими на летние месяцы свои листья, молочай, Euphorbia, многие виды которого приобрели форму кактусов, другие же несут короткие, густо расположенные листья и приобретают форму шара. Некоторые из видов (например, E. esculenta) имеют большие, клубненосные стебли, почти целиком погруженные в песок. Характерны также виды Stapelia (около 80 видов).

В годы, когда выпадает достаточное количество осадков, развиваются в массовом количестве однолетние растения, в засушливые же годы количество их очень ограничено. К их числу, так же как и в Калахари, относятся тыквенные — Cucumis africanus и C. myriocarpus, а также дикий арбуз (Citrullus vulgaris). Последний представлен двумя формами: одна из них («Tsama») имеет крупные, сладкие и съедобные плоды, вторая же, очень широко распространенная, имеет плоды горькие, редко превышающие 10 см в диаметре.

На каменистых холмах и склонах возвышенностей в большом количестве растет Aloë, например, A. ferox, имеющая ствол до 2—3 м высоты и растущая в количестве миллионов экземпляров. Во многих местах сальное дерево (Portulacaria afra) составляет основную часть растительности. На некоторых возвышенностях растет голосеменное Encephalartos Lehmanni, а также E. caffer. В кустарниковых зарослях растет удивительная Testudinaria elephantipes. Она имеет клубневидный стебель, достигающий иногда 1 м в диаметре, служащий ей резервуаром для сохранения воды. Этот стебель защищен массой густо расположенных колючих ветвей. Между тем корневая система ее ничтожна. Экземпляры с такими крупными стеблями должны иметь возраст свыше 100 лет.

Интересно отметить, что в Малом Карру имеются отдельные участки, как бы острова, флора которых типична для Капской провинции. Наличие этой растительности объясняется климатическими (большее количество осадков) и эдафическими причинами. Еще одно важное указание для понимания истории капской флоры.

Малый Карру — область столкновения и борьбы двух флор — собственно капской флоры и флоры Карру: на некоторых холмах один склон покрыт капской флорой, другой же — типичной для Карру; только узкий гребень холма разделяет эти флоры одна от другой. Точно так же в Малом Намаленде вершины гор заняты типичной капской флорой, тогда как склоны и низменные места поросли кустарниками и суккулентами, типичными для флоры Карру или связанных с ней формаций.

Элементы флоры

Флора области, которую охватила Flora capensis Гарвея, включает около 12 000 видов. Флора же юго-западной части этой области, собственно капская флора, по данным Марлота, представлена 6000 видами, относящимися к 700 родам.

Флора Ю. Африки включает два основных элемента. Один из них тропическо-субтропический, имеющий непосредственные связи с флорой тропической Африки. Восточная, центральная и северо-западная части Ю. Африки являются главной областью его распространения. Второй — умеренный или, вернее, умеренно-субтропический, приуроченный главным образом к юго-западной части и горам центральной и восточной частей Ю. Африки. Значительная часть видов этого элемента и многие роды являются эндемичными.

Но такое территориальное разделение этих двух элементов не вполне правильно, так как и тот и другой заходят в области максимального распространения другого элемента.

Взаимоотношения с другими флорами

Помимо тесных родственных связей, которые южноафриканская флора имеет с палеотропической, преимущественно с флорой тропической Африки, у нее имеются еще взаимоотношения и с другими окружающими ее флорами.

Особенно важны для понимания истории этой флоры родственные связи с флорой Мадагаскара[1] и Маскаренских о-вов. По данным Марлота, в южной части Мадагаскара в состав флоры верхних поясов гор входят роды, характерные для флоры Ю. Африки, представленные в некоторых случаях на Мадагаскаре даже тождественными видами. Все эти роды или имеются во флоре тропической В. Африки на ее горных хребтах или же относятся к циклу форм этой флоры. Здесь интересно только отметить древность элементов, имевших распространение в Африке, очевидно, еще до отделения от нее Мадагаскара.

Это дает вместе с тем указание на происхождение связи флоры Ю. Африки и Австралии, так как последняя через посредство Индии, в то время расположенной южнее, была связана с Мадагаскаром. Взаимоотношения с флорой Австралии, считавшиеся раньше очень значительными, по современным данным географии и систематики общих им семейств, триб и отчасти родов, представляются в совершенно ином свете. Мы на них подробно остановимся при рассмотрении флоры Австралии, сейчас же лишь укажем, что нет никаких данных для предположения о непосредственной связи Австралии и Ю. Африки после мелового периода. Родственные черты, имеющиеся в их флорах, могут быть, за немногими исключениями, объяснены связью через Мадагаскар и Индию. Сходство этих флор во многих случаях выражается больше в габитусе и является скорее результатом приспособления растений к сходным экологическим условиям, чем настоящей генетической близостью.

Так же незначительны связи с тропической Ю. Америкой. Правда, здесь они выражаются уже во взаимоотношениях не только семейств и триб, но и родов. Так, Menodora (Oleaceae) и Hermannia (Sterculiaceae) представлены и там и тут, роды Codon (Hydrophyllaceae) и Kissenia (Loasaceae) близко связаны с родами этих же семейств, имеющих главное или исключительное распространение в Америке. Но эти связи очень немногочисленны, во многих случаях представлены и во флоре тропической Африки и говорят о взаимоотношении Африки в целом с Ю. Америкой, а не специально капской флоры с южноамериканской.

---

[1] Семейство Crassulaceae представлено родом Kalanchoe; Gentianaceae — Sebaea; Ericaceae — Philippia, Ericinella; Orchidaceae—Disa; Iridaceae — Geissorrhiza, Aristea. Роду Strelitzia, как мы видели, на Мадагаскаре соответствует викарный род Ravenala. Изголосеменных Widdringtonia имеется в обеих флорах.

Такой же незначительный характер носят взаимоотношения с Огненной Землей. Основным примером их могут служить два общих рода: Gunnera, имеющий один вид в Капской провинции, и Acaena, который имеет также два капских вида. Другие роды, приводимые в качестве показателей этой связи, имеют в Ю. Америке ареал, часто переходящий за пределы ее антарктической части, в Африке же эти роды во многих случаях также не ограничены одной Капской провинцией.

Все это свидетельствует о существовании очень отдаленных непосредственных взаимоотношений между Ю. Африкой и Австралией, а также и Ю. Америкой, что вполне соответствует представлениям Вегенера о расхождении этих материков.

Итоги изучения

Какой же вывод о происхождении и истории развития южноафриканской флоры можно сделать из данных ее изучения и анализа? Ряд авторов начиная с середины XIX столетия пытался дать ответ на этот вопрос. Посмотрим, к какому мы можем притти заключению из сопоставления этих точек зрения с теми сведениями, которые дают нам современные знания о флоре Ю. Африки. К сожалению, палеоботанические данные о третичной и четвертичной флорах Ю. Африки отсутствуют, а это лишает выводы, которые могут быть сделаны на основе изучения современной флоры, критерия их правильности.

Выразителем точки зрения одной группы старых авторов явился прежде всего Гукер, который в своем введении к флоре Австралии высказал предположение, что основное ядро флоры Австралии, а также и Ю. Африки возникло на суше, лежавшей к западу от Австралии и соединявшей ее с Ю. Африкой. Ему возражал Уоллес в своей книге «Islands Life», указавший, что различия между Австралией и Ю. Африкой в отношении их фауны и флоры настолько велики, что если такое материковое соединение и можно предполагать, то лишь для очень отдаленного времени. Другая точка зрения была высказана Эттингсхаузеном (Ettingshausen, 75), пришедшим на основании палеоботанического изучения третичной флоры Европы к выводу, что капская флора в третичном периоде состояла из той же смеси видов, как и европейская флора того же времени. Впоследствии определения ископаемых остатков растений, относившихся им к протейным и другим характерным для Ю. Африки семействам и родам, были признаны в значительной части неправильными. Этим была опровергнута точка зрения не только Эттингсхаузена, но и тех авторов, которые считали, что флоры южных материков образовались в результате миграции с севера родов, возникших в северном полушарии.

Монографические исследования семейств и родов, имеющих своих представителей или характерных для Ю. Африки, не дали возможности притти к окончательному решению, так как в них приводились доказательства в пользу как одних, так и других точек зрения. Так, изучение цикадовых и араукарий показало, что в прошлом они были широко распространены в северном полушарии. Точно так же многие роды, например, по данным Дильса, секция Gerontogeae рода Rhus (подробнее см. выше), возникли в Ю. Азии, откуда распространились в пределы Африки, образовав на юге ее вторичные центры видообразования. С другой стороны, многие монографические исследования семейств и родов (например, Clarke секции Schoeneae семейства Cyperaceae, Schindler — рода Gunnera), в особенности изучение злаков Ю. Африки Стапфом (Stapf, 04), указали на их южное происхождение.

Стапф в упомянутой работе, на основании анализа 452 видов злаков Ю. Африки, входящих в состав 89 родов, пришел к заключению, что они относятся к четырем группам элементов: первую из них образуют тропические элементы, общие с флорой тропической Африки или вообще палеотропиков, вторую — бореальные элементы, возникшие в северном полушарии, третью — космополитные виды и, наконец, четвертую — специфически южноафриканские эндемичные элементы. Эти последние он подразделил в свою очередь на субтропические, имеющие корни своего происхождения во флоре тропической Африки, и умеренные, возникшие вне тропической зоны. Главная масса этих умеренных эндемичных злаков сосредоточена в Капской провинции.

Связь тропических и субтропических элементов среди злаков Ю. Африки с флорой тропической Африки совершенно ясна: они представляют собой результат эволюции этих палеотропических типов при их миграции на юг. Труднее разрешить вопрос о происхождении умеренных элементов злаков. С одной стороны, бóльшая часть их имеет несомненные связи с флорой Средиземноморской области. Например, Aveneae, к которым относится почти половина этих умеренных злаков, Festuceae, род Secale, имеющий в Капской провинции (Roggeveld) одного представителя — Secale africanum и др. С другой стороны, многие из родов этой умеренной группы злаков представлены родственными формами в горах тропической Африки (например, Avenastrum, Agrostis, Melica, Poa, Festuca, Bromus, Brachypodium). Некоторые же дальше этих возвышенностей тропической зоны не идут и в умеренной области северного полушария не представлены (Pentachistis, Pseudobromus) или если представлены, то очень незначительно (Danthonia).

Стапф считает при современных климатических условиях невозможной миграцию этих элементов по горным системам с севера в Ю. Африку. Не задавая себе совершенно вопроса о том, всегда ли существовали современные климатические условия в Ю. Африке, он приходит к заключению, что многочисленность эндемичных видов, сосредоточенных на небольшой территории Капской провинции, может быть объяснена возникновением их лишь на значительно большей территории. Из этого правильного положения он делает, как мы увидим, неправильное заключение, что флора Капской провинции представляет собой часть флоры, населявшей большую сушу, простиравшуюся прежде значительно дальше к югу.

Против такого вывода говорит незначительность и давность связей флор Ю. Африки и других материков южного полушария, что было отмечено выше. Но, помимо того, изучение ареалов наиболее типичных представителей капской флоры во всей их совокупности заставляет тоже отказаться от выведения всей умеренной флоры Ю. Африки с юга.

Так, согласно Марлоту (Marloth, l. c.), семейство Proteaceae, представленное в Капской провинции 272 видами, в остальной же Африке имеющее всего около 30 видов, казалось бы, говорит о происхождении его на такой к югу лежавшей суше. Но рассмотрение всего ареала Proteaceae указывает на значительно бóльшую сложность этого вопроса. По данным Энглера и Друде, семейство Proteaceae представлено, помимо Африки, следующим количеством видов (в настоящее время эти числа видов несколько увеличились): Австралия — 591, Новая Каледония — 27, Ю. Азия — от Гималаев до Кохинхины — 25, Новая Зеландия — 2, тропическая Ю. Америка — 36, Чили до мыса Горн — 7, Мадагаскар — 2. При таком распространении очень трудно установить, где находится исходный центр этого семейства. Большие количества видов еще ничего не говорят, так как именно в исходном

центре могло сохраниться наименьшее число. Гораздо большее значение для происхождения протейных имеет то обстоятельство, что в Австралии представлены все 7 триб этого семейства, тогда как в Ю. Африке имеется лишь одна. Это говорит уже о вторичном характере распространения семейства в Африке.

Скорее всего Proteaceae возникли не позднее мелового периода на материке, в состав которого входили Африка, Мадагаскар, Индия, Антарктика, Австралия и Ю. Америка, т. е., следовательно, центр возникновения семейства лежал не к югу от Капской провинции, а на восток от нее. Об этом говорит наличие реликтовых представителей этого семейства в Ю. Азии, на Мадагаскаре и в Ю. Америке.

В Африке распространение Proteaceae, очевидно, раньше носило иной характер. Об этом говорит нахождение его родов не только в горах В. Африки, но и на равнинах Родезии и южной Анголы. В Каффрарии, Трансваале, Родезии они представлены таким большим количеством экземпляров, что являются одним из существенных компонентов имеющихся здесь кустарниковых зарослей.

Современная экологическая обособленность Ю.-З. Африки, зимнее выпадание осадков и значительность их способствовали интенсивности видообразовательных процессов, чем и объясняются многочисленность и высокий процент эндемичности имеющихся здесь видов.

То же самое можно сказать и о других семействах, связывающих флору Австралии и Ю. Африки, включая и семейство Restionaceae, один из родов которого — Leptocarpus — растет также в Кохинхине и Чили; другие же семейства имеют несомненные связи с флорой тропической Африки.

Эволюция южноафриканской флоры прекрасно выявлена Бьюсом (Bews, 25), на основании изучения растительных формаций, входящих в ее состав. Большинство из них образовано тропическо-субтропическим элементом флоры Ю. Африки. Сюда относятся: мангровые заросли, гигрофильные леса, юговосточные мезофильные леса и многочисленные типы мезофильных кустарниковых формаций, а также формации суккулентов, колючих кустарников, травянистые ценозы, а также растительность Карру и пустынь. Тропические элементы постепенно убывают к югу, сменяясь субтропическими, что указывает на процесс эволюции, шедший при распространении растений с севера на юг.[1]

Тропическое происхождение обнаруживают и многие растения Ю. Африки, имеющие подземные стебли как форму приспособления к засушливым условиям обитания. Их деревянистый или мясистый ствол погружен в землю, над поверхностью которой выступают лишь листья. Совокупность таких древовидных растений, растущих часто целыми колониями, образует как бы подземный лес. К числу этих растений относится, например, Dichapetalum cymosum, принадлежащий к чисто тропическому семейству Dichapetalaceae, распространенному в тропиках не только Африки и Азии, но и Ю. Америки. Это не оставляет сомнения во вторичном характере ксерофитизма этого растения (Leemann, 38).

Изучение экологии перечисленных формаций позволяет расположить их в постепенно деградирующий ряд начиная от тропических формаций. Флора Карру представляет конечный этап этой эволюции, последнюю стадию превращения гигрофитной тропической растительности в ксерофитные полупустынные формации. Таким образом, главным фактором эволюции перечисленных типов растительности было уменьшение влажности климата.

[1] Так, например, из деревянистых лиан Dalbergia имеет 65 видов в тропической Африке и только 2 доходят до Ю. Африки; Cnestis из африканских видов имеет в Ю. Африке только C. natalensis. Семейство Menispermaceae, представленное в Африке 27 родами и 100 видами, большая часть которых являются лазящими растениями, в Ю. Африке имеет всего лишь 6 родов и 15 видов.

Эта экологическая связь с тропической растительностью Африки отсутствует у склерофильной растительности Ю.-З. Африки и тех горных районов, где, как мы видели, она сохранилась в виде изолированных островов. Это свидетельствует о ее древности и другом направлении эволюции. Но вместе с тем ничто не указывает на то, что только Ю.-З. Африка была центром ее возникновения.

Как показал Марлот, имеются многочисленные факты, говорящие о том, что тип капской флоры имел в прошлом гораздо большее распространение в Ю. Африке, чем в настоящее время. И даже сейчас область ее распространения продолжает сокращаться под влиянием все возрастающей сухости климата, уступая место флоре Карру. Тем не менее это не обозначает, что капская флора находится в стадии деградации: сократилась лишь область ее распространения в результате изменения экологических условий. Там же, где эти условия ей благоприятствуют, как в Ю.-З. Африке, прогрессивные, видообразовательные процессы не ослабевают.

Согласно сводке Бьюса (Bews, l. c.), представители капской флоры далеко не настолько ограничены в своем распространении Ю.-З. Африкой, как это обычно принимается. Так, например, род Erica, имеющий в Ю.-З. Африке 480 видов, представлен все же несколькими видами в тропической Африке, а один вид — Erica arborea входит в состав и средиземноморской флоры; в горах же Наталя растет 23 вида. Из семейства Proteaceae род Faurea, включающий 15 видов, распространен в субтропической и Ю.-В. Африке. Сам же род Protea с 130 видами в капской флоре имеет несколько видов, распространенных на восток и на север в горах тропической Африки вплоть до Абиссинии (P. abyssinica). Секция Persoonieae семейства протейных представлена в Африке родом Brabejum в капской флоре и родом Dilobeia на Мадагаскаре. Род Pelargonium с 250 видами в Ю.-З. Африке имеет ряд видов, распространенных через тропическую зону, где они приурочены к горам, до С. Африки. Osyris abyssinica (Colpoon compressum), капский сумах, помимо Капской провинции, распространен в восточной части Ю. Африки. Даже Restionaceae и те имеют в Натале своего представителя в виде Leptocarpus paniculatus. Таким образом, можно сказать, что умеренный, собственно горный тип флоры доминирует в Ю.-З. Африке, но представлен и на востоке в Драконовых горах, и в горах тропической зоны вплоть до Абиссинии.

Распространение этих элементов капской флоры в пределах тропической и субтропической зон в горах уже свидетельствует о том, что сосредоточение и многообразие их в Ю.-З. Африке обусловливаются экологическими условиями. Умеренные условия климата при довольно значительном количестве осадков и приуроченности их к зимнему времени и засушливому лету определяют своеобразие и богатство капской флоры, являющиеся результатом ее экологической изолированности. Но из этого не следует, что указанные элементы ее, произрастающие в горах, лежащих к северу и востоку частей Африки, являются недавними выходцами из Ю.-З. Африки. Наоборот, их надо, по всей вероятности, рассматривать как реликты, оставшиеся от прежнего, более широкого распространения в Африке этого типа растительности.

Все вышеизложенное дает возможность сделать выводы относительно истории развития флоры Ю. Африки. Не остается никакого сомнения в том, что разнообразие сочетаний ее экологических элементов обусловливается неоднократными сменами климата. Флора Ю. Африки образована двумя основными и, по всей вероятности, примерно одина-

ково древними элементами — тропическим и умеренным (капским) — и их позднейшими дериватами.

Последний элемент, как мы уже указали, должен быть выведен с той суши, которая еще в меловом периоде соединяла Африку, Мадагаскар, Индию, Австралию, Новую Зеландию и Ю. Америку.

Изменение же климатических условий, вызванное перемещением климатической зональности, может считаться в настоящее время совершенно доказанным, что было нами уже подробно освещено (гл. II). Ю.-З. Африка явилась действительно тупиком, в который были загнаны элементы флор, сменявшихся соответственно происходившим колебаниям климата.

Геологические, а также и ботанико-географические следы последнего крупного изменения климата — плювиального времени — имеются в Ю. Африке почти повсюду. Выдвигавшееся утверждение о существовании пустынного климата в Ю. Африке, неизменно с очень давних времен основывавшееся на несомненно очень древнем произрастании Welwitschia mirabilis, сейчас лишается своей убедительности. Как показал Пассарж (Passarge, 04), пустыня Намиб, где растет это древнее голосеменное, является в настоящее время одной из областей земного шара, наиболее бедных дождевыми осадками. Но в отличие от других пустынь влажность ее воздуха очень высока и осадки в форме тумана и росы очень значительны. Зупан такие области называл «влажными пустынями». Растения в них фактически растут не в сухой пустыне, а в условиях влажного, морского климата и, следовательно, не могут быть приравниваемы к растениям, обычным для континентальных пустынь. Это соображение подтверждается совершенно неожиданным высоким коэффициентом транспирации, установленным Кэнноном (Cannon, 24) в пустыне Намиб не только для Welwitschia mirabilis, но и для росшей рядом с ней Bauhinia Marlothii. Наконец, наличие в листьях вельвитчии особой поглощающей влагу ткани, а также крупные, необычные для ксерофитов листья говорят за ее приспособленность к использованию влажности воздуха. Таким образом, вельвитчия, несомненно, является остатком флоры более влажного периода времени. Каков был ее ареал в прошлом — нам неизвестно. Она представляет собой замечательный реликт, уцелевший, в числе немногих экземпляров, лишь благодаря большой влажности воздуха в пустыне Намиб. Вследствие этого вельвитчия не только не может служить для опровержения существования плювиального времени в Ю. Африке, но, наоборот, является одним из замечательных свидетелей происходивших в ее пределах смен климата и флор.

Но вместе с тем не следует считать, что эти смены климата носили такой же катастрофический характер, как в северном полушарии. Они происходили медленно и постепенно, причем, так же как и в настоящее время, экологические условия не были повсюду равномерны. И в плювиальное время существовали и более сухие местообитания, где древние ксерофитные роды могли продолжать обитать. Поэтому наличие их в составе флоры Ю. Африки не может опровергнуть имеющихся данных о существовавших сменах климата, как это предполагает Дильс (Diels, 10).

ЛИТЕРАТУРА

Adamson R. S. The Vegetation of South Africa. London, 1938.

Bews J. B. The South-East African Flora; its Origin, Migrations and Evolutionary Tendencies. Ann. of Bot., v. 36, № 142, 1922.

Bews J. B. Plant Forms and their Evolution in South Africa. London, 1925.

Cannon W. A. General and Physiological Features of the vegetation of the more Arid Portions of Southern Africa, with Notes on the Climatic Environment. Carnegie Inst. Washington. Publ. № 354, 1924.

Diels L. Formationen und Florenelemente im nordwestlichen Kapland. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 44, 1910.

Engler A. Versuch einer Entwicklunsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig, II, Cap. II, 1882.

Engler A. Ueber die Frühlingsflora des Tafelberges bei Kapstadt. Notizbl. Bot. Gart. Berlin, Append. XI, 1903.

Engler A. Die Pflanzenwelt Afrikas 1, 2. Kap. 3. *in*: Engler u. Drude. Vegetation der Erde. Leipzig, Bd. IX, 1910.

Ettingshausen C. Ueber die genetische Gliederung der Cap. Flora. Sitzber. d. Mathem.-Naturw. Classe d. K. Akad. Wissensch. Wien, Bd. 71, Abt. I, H. 5, 1875.

Hagen H. B. Geographische Studien über die floristischen Beziehungen des mediterranen und orientalischen Gebietes zu Afrika, Asien und Amerika. Mitt. Geogr. Ges. München, IX, H. 1, 1914.

Krenkel E. Geologie Afrikas. Berlin, II, 1928.

Leemann A. C. Contribution à l'étude de Dichapetalum cymosum (Heck.) Engl. et de l'écologie du Transvaal. Bull. Soc. bot. Génève, 2 sér., v. 29, 1938.

Marloth R. Das Kapland, in Sonderheit das Reich der Kapflora, das Waldgebiet und die Karroo pflanzengeographisch dargestellt. Wiss. Erg. Dtsch. Tiefsee-Exped. «Valdivia». Jena, Bd. II, T. 3, 1908.

Passarge S. Die Kalahari. Berlin, 1904.

Stapf O. Die Gliederung der Gräserflora von Südafrika. Festschrift Ascherson. Leipzig, 1904.

ГЛАВА XIII

ИСТОРИЯ АВСТРАЛИЙСКОЙ ФЛОРЫ

Австралия вместе с островом Тасмания, отделенным от нее проливом де-Басса всего в 100 м глубины и в 200 км ширины, образует самостоятельную флористическую область. Несмотря на близость островов Малезии (ширина Торресова пролива, отделяющего Австралию от Новой Гвинеи, не превышает 160 км), Австралия в настоящее время отграничена от них настолько резкой разницей в отношении климатических условий, что может действительно считаться островным материком.

Эти климатические контрасты и территориальная изолированность с давнего времени обусловили своеобразность австралийского растительного и животного мира и сохранение их древних элементов. Но в то же время эти последние свидетельствуют о существовании в прошлом связи между Австралией и другими материками. Изучение этих элементов, их обитания в Австралии и соотношений между собой дает возможность восстановить основные моменты в истории австралийской флоры.

Общий обзор

Австралия вместе с о. Тасмания лежит между 10° 41′ и 43° 39′ ю. ш. Ее размеры почти равны Европе. По рельефу она представляет плато, приподнятое в восточной части горной системой Австралийских Кордильер. Этот горный хребет, достигающий в своей высшей точке — г. Костюшко всего 2277 м высоты н. у. м., отделяет узкую береговую полосу В. Австралии от всей остальной ее территории. На западной окраине Австралии такие возвышенности совершенно отсутствуют, лишь край плато приподнят на 300—500 м, так же круто и внезапно, как на востоке, переходя в береговую полосу.. От этих возвышенных краев рельеф постепенно снижается к центру материка, где оз. Эйр лежит уже на 11 мм ниже уровня моря.

Реки, не достигающие значительных размеров и большого протяжения, имеются лишь в восточной части Австралии, в западной же ее части они совсем незначительны и высыхают в засушливое время года.

В геологическом отношении Австралия представляет собой древний материк. Его кристаллический цоколь в палеозое поднимался в виде высокого хребта в Западной и Юго-Восточной Австралии. От этой высокой горной системы, вершины которой были покрыты ледниками, сохранились сейчас лишь отдельные возвышенности, не превышающие 1000 м высоты.

В палеозое море неоднократно покрывало значительные части территории Австралии. К карбону относится возникновение Австралийских Кордильер, которые к концу карбона были охвачены сильным оледенением. Об этом свидетельствуют конгломераты, достигающие 470 м мощности. В верхнем карбоне почти вся Австралия была сушей.

В пермском периоде море снова покрывает восточные и западные окраины Австралии. В триасе и почти в течение всей юры бо́льшая часть Австралии представляла собой сушу. Но в нижнем и среднем мелу обширные районы Центральной, Восточной и Северной Австралии, а также ее юго-западная оконечность вновь заливались морем.

В верхнем мелу северная часть Австралии приподнялась над уровнем моря. В результате этого море, занимавшее центральную часть материка, превращается в озеро, в дальнейшем опресняющееся. В начале третичного периода море занимало лишь южную окраину Австралии. Во второй половине третичного периода в результате сбросов и под-

нятий Австралия приобрела свои современные очертания и характер рельефа. К этому же времени относится окончательное отделение от нее Новой Гвинеи и Тасмании.

Согласно Вегенеру, Австралия вместе с Антарктическим материком и Индостаном, еще в юрском периоде прилегала к Ю.Африке, образуя вместе с ней, а также и с Ю. Америкой единую материковую область, хотя частично и затопленную морем. В течение юрского, мелового и третичного периодов этот материк раскололся на отдельные части, разошедшиеся в разные стороны. Индостан в то время имел форму вытянутой в длину глыбы, соединенной с азиатским материком.

Отделение Австралии и Антарктики от Африки-Индии, а следовательно, и утрата ими непосредственной связи с Азией произошли уже в нижнеюрское время. Связь Австралии с Антарктическим материком, а через него с Ю. Америкой продолжалась до середины третичного периода. Обычно считается, что Тасмания является продолжением Земли Виктории Антарктического материка. После отделения от Африки-Индии Австралия и Антарктика перемещались на юго-восток. С этого времени Австралия имела материковое соединение только с Антарктикой и Америкой. Но положение полюса между Ю. Америкой и Австралией в юре препятствовало обмену между ними элементами флор. Этот обмен стал возможен в мелу. Начиная с эоцена такой обмен становится опять невозможным.

В течение третичного периода происходит движение постепенно отделявшейся от Австралии Антарктики на юг вместе с полюсом.

К началу четвертичного периода Австралия и Новая Зеландия окончательно отделились от Антарктики. Последовавшее затем движение Австралии на север привело к отделению ее от Новой Зеландии и приближению к тропической зоне. Умеренный климат в северной и северо-восточной частях Австралии сменяется тропическим и субтропическим. Близость островов Зондского архипелага дает возможность элементам флоры Малезии проникнуть в состав флоры Австралии.

Эти моменты геологической истории Австралии свидетельствуют о том, что древние палеотропические типы и их производные вошли в состав флоры Австралии в юрском и первой половине мелового периода. Обмен элементами флор Австралии и Ю. Америки происходил до конца мелового периода, а с Антарктикой — до конца третичного периода.

Дю-Тойт (Du Toit, 37) в сводке как своих работ, так и работ других авторов, посвященных перемещению материков, приходит к следующему выводу. Он считает, что в начале мелового периода Австралия была еще ближе к другим материковым массивам Гондваны (под которой он понимает Ю. Америку, Африку, Аравию, Мадагаскар, Индию, Австралию и Антарктику). Связь с Африкой, очевидно, могла осуществляться через Индию и Мадагаскар. Это обстоятельство для нас очень важно, так как происхождение родов покрытосеменных растений относится главным образом, повидимому, именно к меловому периоду. Помимо того, в меловом периоде могла еще существовать связь Австралии с В. Азией через Филиппины, которые являются остатком одного из соединительных звеньев между ними.

В настоящее время Австралия в климатическом отношении отличается большим разнообразием, объясняющимся тем, что две пятых ее расположены еще в пределах тропической зоны, а остальная часть в субтропической и умеренной зонах. Но наличие горного хребта, задерживающего влагу, приносимую ветрами с востока, и значительность территории материка способствуют континентальности климата. В температурном отношении климат Австралии отличается крайне сильно выраженными как годовыми, так и суточными контрастами. Так, разница между самым жарким и самым холодным месяцами доходит у Алис-Спринг (23°38′ ю. ш.) до 19°. Абсолютные максимальные и минимальные температуры здесь +47.2° и —5°. В пустынных районах, вблизи тропика Козерога, минимумы достигают —5° и —6°. Разница же между температурой дня и ночи при ясном небе достигает 30°. Южнее же в Мельбурне (37°50′ ю. ш.) и Аделаиде (34°56′.) ю. ш. суточная разница превышает даже 40°. Средняя годовая температура на севере Австралии, в тропической зоне, достигает 28.1° (порт Дарвин), на юге же снижается до 12.4° (Гобарт).

Так же разнообразны и условия распределения осадков по временам года и их количества. Наибольшее количество осадков, достигающее 1000—2000 мм, выпадает в западной Тасмании, на северном и особенно на восточном побережьях Австралии, где Австралийские Кордильеры задерживают влажные ветры, дующие с Тихого океана. Здесь же, в Квинсленде, находится небольшая область, количество осадков которой превышает 2000 мм, достигая в среднем (Геральдтон) 3800 мм и максимума 5360 мм. Осадки распределены в Ю.-В. Австралии в течение всего года равномерно, в северо-восточной же и северной ее части выпадают главным образом летом.

На самой юго-западной оконечности Австралии количество осадков достигает 1000 мм, но распределение их совершенно иное: наибольшее количество выпадает зимой и осенью, лето же жаркое и сухое. Снег выпадает редко. Только на горах зимой образуется снежный покров, но и здесь самые высокие вершины лежат ниже границы вечного снега.

Эта влажная зона, приближаясь к центру материка, непосредственно переходит в зону с меньшим количеством осадков — от 500 до 1000 мм, исключающим возможность произрастания тропических лесов. Такое количество осадков присуще преимущественно восточному краю внутренней части Австралии. На побережье океана оно характеризует берега залива Карпентария в С. Австралии, на севере Виктории, в восточной части Тасмании и в юго-западной части З. Австралии.

Третья зона, лежащая еще ближе к центру материка, почти со всех сторон его опоясывая, имеет от 250 до 500 мм осадков. Сюда относится большая часть внутреннего Квинсленда, бассейн р. Мэррей в Ю.-В. Австралии, южное ее побережье и область Колгарди в З. Австралии.

Наконец, в самом центре материка лежит зона с наименьшим количеством осадков. Здесь оно почти повсюду ниже 250 мм, а в самом центре, вокруг озера Эйр, не превышает и 120 мм. Тем не менее совершенно бездождных областей, какие имеются в пустынях Азии и Африки, здесь нет.

На распределение растительности и ее состав не в такой степени оказывает влияние количество осадков, как распределение их в течение года. Центральной части Австралии преимущественно свойственны дожди, выпадающие в летние месяцы. Небольшое количество их и неравномерность выпадения в различные годы и являются причинами отсутствия лесов, сменяющихся саваннами, зарослями кустарников и полупустынной растительностью.

В некоторые годы дожди приносят громадное количество осадков в течение одних суток, и тогда равнины Австралии превращаются в озера, в другие же годы проходят месяцы, когда не выпадает ни одной капли воды. В результате этих контрастов и очень незначительной влажности воздуха территории Центральной Австралии, в дождливые годы представляющие собой великолепные пастбища, в засушливые превращаются в пустыни.

Климатическими условиями Австралии определяется и распределение ее растительности. Тропический дождевой лес может поэтому произрастать в Австралии только по ее восточному побережью. По направлению с севера на юг его можно впервые встретить на 16° ю. ш. (Cape Tribulation), но уже на 18.5° ю. ш., где количество осадков уменьшается, он исчезает. Тропический лес появляется вновь южнее на 25° ю. ш. Наиболее южные участки типичного тропического леса находятся на границе между Квинслендом и Новым Южным Уэльсом, примерно на 30° ю. ш. Еще дальше на юг тропический лес как целое исчезает, остаются лишь отдельные его участки, приуроченные к пониженным местам и окруженные саванными лесами. Только в Западной Тасмании вновь появляется этот лес, но сильно обедненный в отношении своих тропических элементов, замещенных представителями умеренной флоры.

Протяжение этой зоны тропических лесов от побережья моря в глубь страны не превышает 50—60 км. Она повсюду соприкасается с саванными эвкалиптовыми лесами, нигде не смешиваясь с ними. По словам Дильса (Diels, 06), между деревьями редкого эвкалиптового леса можно увидеть внезапно возвышающуюся стену темной массы тропического леса.

В тропических лесах В. Австралии обильно представлены пальмы — Kentia и Livistona, имеющие продолжения своего ареала в пределах тропической Азии и Меланезии. Здесь также находится главная область распространения араукарий: Araucaria Bidwillii и A. Cunninghamii, родов Agathis и Podocarpus. Из лиственных деревьев очень красив Brachychiton acerifolium, близкий к р. Sterculia. Далее здесь растут: Pandanus, виды Ficus, лавровые, в том числе Cinnamomum, Aleurites moluccana несколько видов рода Citrus — C. australasica, C. australis и др., замечательные древовидные лилейные — виды рода Xanthorrhoea и др. Лианы представлены видами Calamus, Clematis, Jasminum, Smilax и др. Эти леса носят выраженно палеотропический характер и имеют большое значение для понимания истории австралийской флоры.

К югу от 30° ю. ш. и до самой южной оконечности Австралии, а затем опять в Тасмании, флористически образующей с В. Австралией единое целое, на смену тропическому лесу приходит его более обеднелый дериват — субтропический лес. Здесь к палеотропическим элементам, как Nephelium, Ficus, Passiflora и др., примешиваются гигантские эвкалипты, астры (Aster argophyllus), достигающие величины дерева, и древовидные папоротники (Dicksonia antarctica и Todea barbara). Здесь же, на южной границе произрастания пальм, растет великолепная «капустная пальма» (Livistona australis). Своеобразный характер этим лесам придает примесь таких антарктических элементов, как вечнозеленый бук (Nothofagus).

В Ю.-З. Австралии, между 30° и 35° ю. ш., там, где дождливая зима сменяется сухим и жарким летом, вечнозеленые леса носят склерофильный характер. Господствующее значение здесь имеют виды эвкалиптов с небольшой примесью других древесных растений, как Casuarina, Banksia, виды семейства Proteaceae. Древовидные папоротники в этих лесах совершенно отсутствуют. Этот тип леса представлен еще в Ю.-В. Австралии, в местах с количеством осадков до 500—1000 мм, но тоже приуроченных к зимнему периоду года.

Третий тип лесной растительности Австралии образуют саванные леса. Они растут в областях, имеющих от 500 до 1000 мм осадков, выпадающих в течение летнего периода года. Саванные леса приурочены преимущественно к Восточной и Северной Австралии, будучи очень незначительно представлены в ее западной части. Господствующими деревьями здесь являются многочисленные виды эвкалипта и акации, а также и казуарина; из хвойных к ним примешиваются виды Frenela.

Саванные леса на всем своем протяжении переходят в саванны. Деревья в них расположены все реже и реже, размеры деревьев делаются все меньше и меньше, число эвкалиптов убывает, уступая место акации. В конце концов, начинает доминировать травянистая растительность.

Саванны как бы опоясывают центральную пустынную часть Австралии, местами прерываясь формациями зарослей кустарников, называемых здесь «scrub». Последние образованы видами эвкалипта, казуарины, Melaleuca, Exocarpus, хвойного—Frenela и др.

Центральную часть Австралии относят обыкновенно к числу пустынь, главным образом вследствие отсутствия на протяжении громадных территорий пресной воды в виде источников, рек или озер. Но растительность этих пространств не может быть отнесена к типу пустынной. Местами она образует густой, почти сомкнутый покров. Только там, где количество осадков ниже 200 мм, растительный покров настолько редок, что можно говорить о пустыне или, скорее, полупустыне. Значительных пространств, совершенно лишенных растительности, как это имеет место в пустынях Африки, в Австралии не существует.

Почти в самом центре Австралии (Финке-Риверс) имеющиеся небольшие возвышенности и большее количество осадков создают более благоприятные условия для произрастания растений; в этом оазисе появляются опять саванны. По берегам небольших рек растут эвкалипты, достигая 30 м высоты, Frenela verrucosa и даже пальма Livistona Mariae, 20-метровые стволы которой и крупные веерные листья создают резкий контраст с сизой листвой эвкалиптов.

Согласно Дильсу (l. c.), австралийскую флору можно подразделить на три провинции: В. Австралию, Эремею и Ю.-З. Австралию. Провинция В. Австралии, характеризующаяся преимущественно лесной растительностью, может быть подразделена в свою очередь на три подпровинции: Северную Австралийскую, Квинслендскую и Юго-восточно-австралийскую. В состав последней целиком входит Тасмания. К провинции Эремеи относится преимущественно Центральная Австралия. Провинция Ю.-З. Австралии — самая маленькая из всех. Склерофильные леса, господствующие здесь, связанные с зимним максимумом осадков, характеризуются наибольшим развитием аутохтонных, чисто австралийских элементов.

Палеоботанические данные

История флоры Австралии в предшествующие геологические периоды, по данным палеоботанических находок, рисуется в следующем виде. В конце девона и в начале карбона флора лепидодендронов и других папоротникообразных была присуща и Австралии. На границе каменноугольного и пермского периодов оледенение уничтожило эту флору. Ее сменила флора, в составе которой папоротники Glossopteris и Gangamopteris были характерными представителями (Walkom, 28).

В мезозое (юра) на территории как Западной, так и Восточной Австралии, в то время входившей в состав связанных в единое целое материков, флоры были представлены голосеменными — цикадовыми (Arber, 10). В это же время начала возникать флора покрытосеменных. Вследствие большого протяжения этой громадной южной суши экологические условия обитания растительности не могли быть однородными, чем и объясняется смешанный в экологическом отношении состав флоры. Наравне с тропическими и субтропическими имеются умеренные и высокогорные элементы.

С мелового периода климатические условия, повидимому, уже начали приобретать умеренный характер. Об этом свидетельствует древесина какого-то рода хвойных, найденная в меловых отложениях Центральной Австралии, которая имеет кольца нарастания, что говорит о существовавших в это время климатических сменах в течение года (Walkom, 29).

В начале третичного периода (нижний олигоцен), как показали найденные ископаемые древесины и отпечатки листьев, в составе флоры Австралии уже имелись современные основные ее элементы. Так, среди определенных Чэпмэном растений (Chapman, 37) мы находим палеотропические роды, являющиеся одними из древнейших обитателей Австралии. К их числу относится из семейства рутовых род Flindersia, имеющий сейчас около 20 видов в Индо-Малайской области и представленный в Австралии видом F. australis (Квинсленд, Н.-Ю. Уэльс); ископаемые ее листья были найдены западнее современного обитания в Центральной Австралии (нижний олигоцен).

В нижнеолигоценовых отложениях (Новый Южный Уэльс) найдены также листья тропического рода Sterculia. Sterculiaceae являются преимущественно тропическим семейством, образовавшим в Ю. Африке и Австралии циклы форм, более низкорослых, кустарниковых, приспособленных к условиям умеренного климата. Согласно Дильсу (Diels, 06), австралийские представители этого семейства имеют родственные связи в тропиках Азии, где роды этого семейства, входящие в состав флоры Австралии, не только встречаются, но отчасти представлены в еще большем количестве. Род Sterculia дал в Австралии эндемичный подрод Brachychiton, виды которого представляют собой характерные деревья сухих районов ее тропических областей. Некоторые из них растут и в Эремее, уже за тропиком Козерога.



Рис. 52. Ареал распространения рода Eucalyptus (штриховка — современное распространение, черные точки — ископаемые местонахождения) (Irmscher, 1922)

Виды рода Ficus и Cinnamomum, и сейчас представленные во влажных тропических лесах В. Австралии, найдены в ископаемом состоянии в олигоценовых или миоценовых отложениях, первый — Нового Южного Уэльса, второй — Центральной Австралии.

Вторая группа родов, представленных ископаемыми остатками, имеет корни своего происхождения также в палеотропической флоре, но в Австралии из них выработались типы умеренной флоры. Так, в нижнем олигоцене Центральной Австралии уже имелись виды эвкалипта, близкие к современным, — E. Kitsoni, E. robusta, E. longifolia. Очень близкий к эвкалипту род Tristania был представлен двумя видами, близкими к современным: T. laurina, росшим, как и в настоящее время, в Виктории, и T. conferta. Виды рода Banksia были близки к B. marginata и B. grandis. Вид рода Hakea почти тождествен современной H. ambigua. Вид рода Persoonia, близкий к P. salicina, теперь растущий в Виктории и Новом Южном Уэльсе, в ископаемом состоянии найден в Центральной Австралии.

Наконец, и третья группа антарктического субэлемента уже была представлена в нижнеолигоценовых отложениях Ю. Австралии наиболее характерным, относящимся к этому субэлементу родом Nothofagus. Один из ископаемых видов последнего очень близок к современному N. Moorei из Нового Южного Уэльса и Квинсленда.

Таким образом, группы видов — палеотропическая, умеренная и

антарктическая, входящие в состав основного современного австралийского элемента, были представлены уже в палеогене, и притом все одновременно. Это указывает на то, что своеобразные черты австралийской флоры сложились в начале третичного, а вернее всего, уже в конце мелового периода.

Но в составе современной австралийской флоры имеется еще второй элемент, называемый, как мы увидим ниже, малезийским, который объединяет роды и отчасти виды, общие с Восточной Малезией. Этот элемент является наиболее молодым во флоре Австралии и появился уже после того, когда она отделилась от Антарктики и приблизилась вновь к тропической зоне. Это подтверждается и тем, что представителей этого элемента в палеогене палеоботанические исследования не обнаружили.

Унгером и Эттингсхаузеном (Ettingshausen, 62) была выдвинута теория, согласно которой еще в эоцене Австралия и Европа имели тождественные флоры, из чего делали вывод, что однородная флора была в это время распространена по всему земному шару. Впоследствии выявилась неправильность определения растений, на основании которого делали эти заключения, отчего и вся теория оказалась ошибочной (Deane, 96; 01). Космополитная флора в полном смысле слова вообще никогда не могла существовать, так как не было такого момента на земном шаре, когда бы на нем отсутствовала климатическая зональность. Но если до юрского и мелового периодов на громадных территориях в пределах одной и той же климатической зоны и могли существовать более или менее однородные флоры, как это показывают палеоботанические данные, то это было возможно лишь благодаря тому, что разъединенные теперь материки до этого времени были сближены и образовывали единую сушу. С расхождением же их на тысячи километров и при разъединении их океанами даже в пределах одной и той же климатической зоны создались настолько разнообразные не только климатические, но и экологические условия, что они не могли не вызвать дивергенции видов, приведшей к той дифференциации флор, которую мы сейчас наблюдаем.

В частности, Австралия в третичном периоде уже в течение миллионов лет была отделена от Европы-Африки и Азии, вследствие чего однородной флоры с ними она уже иметь не могла. Те общие родовые типы, которые она получила еще в то время, когда составляла часть общей материковой суши, и в первое время ее расхождения, когда обмен был еще возможен, в дальнейшем, благодаря изоляции и своеобразным экологическим условиям, дифференцировались в результате мощных видообразовательных процессов. Это привело к созданию той своеобразной флоры, которая отличает Австралию от всех остальных материков земного шара.

Элементы флоры

Флора Австралии, по данным последних подсчетов (Audas, 29), состоит из 12 049 видов высших растений, из которых 9086, или около 75%, эндемичны. Наиболее богатой числом видов областью Австралии является Квинсленд, имеющий 4395 видов, за ним следует З. Австралия с 4384 видами, затем идут: Новый Южный Уэльс с 3773 видами, С. Австралия, имеющия 2248 видов, Ю. Австралия — 2208, Виктория — 2171 вид и, наконец, Тасмания — 1127 видов.

Начало изучению истории флоры Австралии положил Роберт Броун, первый давший анализ ее элементов. Броун в качестве участника экспедиции капитана Флиндерса вступил на территорию Австралии в 1801 г. Вернувшись в Англию в 1805 г. с гербарием, содержа-

щим 4000 видов, он в 1810 г. опубликовал «Флору Новой Голландии», как в то время называли Австралию, использовав не только свои сборы, но и гербарные материалы, собранные Бэнксом, участником первого кругосветного плавания Кука.

В 1814 г. вышли из печати его ботанико-географические выводы как результат изучения австралийской флоры (R. Brown, 14). В этой работе он впервые отметил громадный эндемизм австралийской флоры и установил три основные связи ее неэндемичных элементов. Наибольшее число последних свойственно флоре Индии и островам Индийского океана. Вторая связь имеется с Ю. Африкой и выражается в наличии общих характерных семейств, как Proteaceae, Restionaceae и др., или же замещающих семейств, как Epacridaceae Австралии — викарные семейству Ericaceae Ю. Африки. С другой стороны, характерные роды, как Eucalyptus, и виды рода Acacia с листьями, замененными филлодиями, отсутствуют в Ю. Африке. Третьей, но более слабой, чем предыдущая, является связь с флорой Ю. Америки. Сюда относятся роды, общие только Ю. Америке и Австралии, но отсутствующие в Ю. Африке, например, Araucaria, или же роды, общие всем этим трем южным материкам.

Помимо этих трех основных связей, имеются еще родственные взаимоотношения с флорой Новой Зеландии, представленные элементом флоры, позже названной Гукером антарктической. Наконец, им же отмечено наличие в составе флоры Австралии семейств и родов, имеющих широкое распространение по земному шару.[1]

Эти краеугольные камни истории флоры Австралии послужили основой для замечательного произведения Гукера (Hooker, 59). Оно представляет введение к флоре Тасмании и уже специально посвящено происхождению и родственным взаимоотношениям австралийской флоры. Основываясь на данных этого исследования, а также на ряде работ Ф. Мюллера (Miller, 83) и ботанико-географическом анализе, выполненном Энглером (Engler, 82) на основе капитальной «Флоры Австралии» Бентама, мы до последнего времени обычно подразделяли аутохтонную флору Австралии на три основных элемента: малезийский, антарктический и австралийский (Diels, l. c.). Деление, подвергшееся в последнее время, как мы увидим, некоторому изменению, выразившемуся в большем уточнении истории происхождения этих элементов.

Под малезийским элементом, называвшимся раньше Гукером и другими авторами — индийским, объединяли виды, имевшие родственные связи с флорой островов Малезии, а именно наиболее близко к ней расположенных островов Папуасии, в том числе Новой Гвинеи, но также и в Индии, вообще в тропической Азии.

В Австралии малезийский характер флоры в наибольшей степени выражен во влажных тропических лесах С.-В. Австралии. Сходство флор этой части Австралии и островов Папуасии и вообще Малезии выражается не только в наличии родственных связей их элементов, но даже и в наличии ряда идентичных видов. К числу таких, по Дильсу, относятся, например, Aleurites moluccana, Cananga odorata, Elaeagnus latifolia, Podocarpus amarus; у других же разница выражена лишь в незначительном изменении признаков.

Но не следует думать, что всю эту флору тропических лесов Австралии можно считать молодой, недавно проникшей в пределы Австралии. Как показал Энглер, несмотря на малезийский характер этой флоры, она имеет вполне выраженную самостоятельность, что

[1] К таким родам во флоре Австралии относятся: Ajuga, Amarantus, Anagallis, Apium, Atriplex, Centaurea, Chenopodium, Kochia, Clematis и др.

проявляется в значительном эндемизме ее родов и видов. Так, например, семейство Dioscoreaceae представлено в С. Австралии 50%, а в В. Австралии 66%, Apocynaceae — 100 и 92%, Sapindaceae 40 и 72% эндемичных видов. Этот эндемизм служит доказательством древности тропической флоры Австралии. Несомненно, что этот палеотропический элемент не однороден: в нем имеются древние и более молодые компоненты.

К малезийскому элементу должны быть причислены не только гигрофильные, но также и мезофильные и ксерофильные элементы. Таким образом, в составе не только тропических лесов, но также саванн и кустарниковых формаций имеются элементы тропической флоры. Ввиду такой разнородности, этот элемент, согласно Дильсу, можно разделить на два субэлемента: евмалезийский и меланезийский. Первый приурочен к равнинным местам и не чужд засушливым областям; его эндемизм носит более современный характер, что выражается в относительно небольшом родовом эндемизме.

Меланезийский субэлемент представлен главным образом в тропических и субтропических лесах, не только на равнинах, но и на возвышенностях; родовой эндемизм значительно выше, систематически изолированные типы имеются в количестве в три раза большем, чем в евмалезийской группе видов. Родственные взаимоотношения с флорой Папуасии вполне выявлены, свидетельствуя о прошлой связи ее островов с Австралией. Все это говорит о большей древности этого второго субэлемента.

Антарктический элемент получил такое обозначение не потому, что обнимаемые им роды растут или росли на Антарктическом материке, а потому, что главной областью их обитания являются широты, лежащие к югу от умеренной зоны южного полушария и, следовательно, по своему положению соответствующие арктической флоре. Антарктические виды занимают в Австралии ограниченные ареалы, расположенные в юго-восточной ее части. Местообитания их приурочены к горам, где они играют в составе флоры верхних поясов значительную роль. На Антарктических о-вах, как мы в дальнейшем увидим, эти элементы доходят до самого уровня моря. В отличие от арктических эти антарктические виды растут в пределах распространения древесной растительности. К их числу относятся не только травы, но также деревья и кустарники. Разграничить собственно антарктические роды[1] от имеющих более широкое распространение в южном полушарии является очень трудным. Многие роды имеют отдельные виды или целые секции, носящие по своему распространению антарктический характер. Это свидетельствует о древности этих родов, распространившихся в пределах современного ареала еще в то время, когда не было разъединения материков и островов, существующего в настоящее время.[2]

Из числа типичных антарктических родов Nothofagus представлен в Австралии двумя эндемичными видами: в Тасмании и Виктории растет N. Cunninghamii, поднимающийся в горах Тасмании до субальпийских высот. В Новом Южном Уэльсе на 8° севернее имеется уже другой вид N. Moorei.

Австралийские, эндемичные элементы являются наиболее многочисленными из всех, составляя, как мы видели, главную часть флоры Австралии. Они имеют очень незначительные связи с антарктическими элементами и бо́льшие с малезийскими.

[1] Бесспорно антарктическими могут считаться по анализу их ареалов, сделанному Энглером, следующие: Oreobolus, Astelia, Libertia, Nothofagus, Colobanthus, Aristotelia, Azorella, Oreomyrrhis, Ourisia, Forstera, Phyllachne, Abrotanella.

[2] Из числа таких родов, имеющих антарктические секции, можно указать на Veronica sect. Hebe и Pygmaea, Geum sect. Sieversia, Drosera sect. Psychophila и др.

Согласно подсчетам Энглера, самой богатой эндемичными видами частью Австралии, имеющей в составе своей флоры 40—43% эндемиков, является Ю.-З. Австралия, самой же бедной является Виктория, во флоре которой имеется всего 7.6% эндемичных видов.

Австралийский элемент может быть, в свою очередь, подразделен на два субэлемента. Первый из них (как его обозначил Tate — «Autochtonian Flora») распространен по окраине Австралии близ ее побережий и представлен наибольшим количеством видов в Ю.-З. Австралии, там, где осадки выпадают преимущественно зимой. Второй субэлемент («Eremian Flora») имеет наибольшее развитие и распространение в центральной части Австралии. Вследствие большого разнообразия экологических условий Ю.-З. Австралии прогрессивный эндемизм ее флоры значительно больше развит, чем в ее центральной части, характеризующейся более однообразными условиями обитания.

Самостоятельность развития этого основного элемента флоры Австралии и интенсивность видообразовательных процессов выражается в наличии многочисленных характерных родов, отличающихся исключительным полиморфизмом. Из числа таких родов можно указать на род Acacia, который широко распространен в Африке, а также в Ю. Азии, в Австралии представлен более чем 400 видами. Для австралийских акаций характерна замена листьев филлодиями. Вторым еще более характерным родом, за исключением нескольких видов, растущих на островах Малезии, связанным в своем обитании с Австралией, является Eucalyptus, представленный более чем 300 видами. Более 200 видов имеет Grevillea, более 100 — Melaleuca, Hakea, Eremophila, около 50 — эндемичные роды Banksia и Dryandra. Род Casuarina имеет 25 видов, которые, за исключением немногих видов, заходящих в пределы тропической зоны, в основном свойственны Австралии. Обращаясь теперь к родственным связям этих эндемичных элементов, можно на основании подсчетов Вуда (Wood, 37) разбить роды, к которым они относятся, на 5 категорий: имеющих австралийское происхождение — 332, представленных также в Ю. Африке — 22, в Ю. Америке — 28, в палеотропиках — 127, широко распространенных по земному шару — 98.

Из числа этих родов 145 свойственны только северным провинциям Австралии, 379 — южным и 85 — общие для тех и других. При этом эндемичными в северных провинциях являются 29% родов, в южных же — 65%. Иначе говоря, флора саванн, кустарниковых формаций и склерофильных лесов Ю.-З. Австралии в основной своей массе австралийского происхождения. Флора же лесных провинций в значительной своей части формировалась родами, центры происхождения которых находились вне австралийского материка.

Этот громадный эндемизм флоры Австралии не оставляет никакого сомнения в древнем происхождении австралийского элемента, о чем свидетельствуют и палеоботанические данные.

Соответственно распространению представителей австралийской флоры в пределах Австралии мы можем их разбить, согласно Дильсу, на три категории: панавстралийские, дизъюнктивные и эндемичные для той или другой провинции элементы. К первой будут относиться виды, секции родов или целые роды, имеющие своих представителей почти во всех провинциях Австралии, хотя и неодинаково представленных в различных частях своего ареала. Панавстралийских видов имеется небольшое количество. Это большей частью растения однолетние или с отмирающей надземной частью, приспосабливающиеся поэтому к самым разнообразным условиям обитания. Малочисленность этой группы видов, как на это указывает Дильс (l. c.), является свидетельством того, что палеотропические убиквисты, в

большом количестве имеющиеся во флоре восточной части Австралии, не являются древними ее обитателями и что экологические условия центральной части Австралии — Эремеи явились препятствием для их распространения на запад.

В противоположность этим панавстралийским видам, группа панавстралийских родов или секций является весьма значительной. Сюда относятся два главнейших рода Австралии Acacia и Eucalyptus, а также Casuarina, Grevillea, Hakea, Melaleuca и др. Приуроченность видов этих родов к отдельным частям Австралии имеет большое значение для выявления истории развития ее флоры.

Дизъюнктивные ареалы австралийских элементов в пределе самой



Рис. 53. Ареал рода Banksia (сем. Proteaceae) (Diels, 1906)



Рис. 54. Ареал рода Jacksonia (сем. Leguminosae) (Diels, 1906)

Австралии, по Дильсу, представлены тремя различными типами. У всех из них одна часть ареала расположена в Ю.-З. Австралии. В зависимости же от расположения второй части ареала в В. Австралии можно различать следующие типы ареалов: 1) восточная часть ареала лежит в тропической части Австралии севернее Ю.-З. Австралии, т. е. севернее 25° ю. ш. — северо-восточный тип; 2) восточная часть ареала лежит на той же широте, что и западная, т. е., примерно, между 25° и 35° ю. ш. и в Новом Южном Уэльсе (пример — Jacksonia); 3) восточная часть ареала лежит южнее западной — к югу от 35° ю. ш., в Виктории, Тасмании и Ю. Австралии (пример — Drosera sect. Erythrorhiza). Последние два типа можно объединить в один и обозначить его как юго-восточный. Наконец, имеются роды, у которых восточная часть ареала занимает как северо-восточную, так и юго-восточную части ареала, объединяя, следовательно, оба типа (пример — Banksia). Разрыв всех этих ареалов находится в центральной части Австралии — Эремее. Это указывает на разъединение ее западной и восточной частей морем, что фактически и имело место в течение всей геологической истории Австралии.

Существование этой изоляции Юго-западной и Восточной Австралии, фактически в известной степени продолжающееся и сейчас вследствие особенностей экологических условий Эремеи, выражается в наличии эндемичных не только видов, но и родов в той и другой из этих частей Австралии. При этом мы здесь обнаруживаем, опять-таки по

данным Дильса, изолированные роды или группы родов без связей с панавстралийскими элементами и роды со слабыми или ясно выраженными связями с последними.

В составе флоры самой Эремеи мы находим как аутохтонные элементы, т. е. возникшие в самой Эремеé, так и имеющие центры происхождения вне ее.

Взаимоотношения элементов флоры Австралии были впервые освещены Гукером в указанном его исследовании. Полученные им данные были в дальнейшем дополнены работами Энглера и Ф. Мюллера. Основным выводом этих авторов являлось установление резкой разницы во флорах Ю.-З. и Ю.-В. Австралии. Гукер отметил, что ботаническая география не знает второй такой флористической разницы в двух частях одного и того же материка, расположенных почти на одной и той же широте, при относительно небольшой разнице экологических условий, какая существует между этими двумя частями Австралии. Флоры Испании и Греции меньше отличаются друг от друга. Казалось бы, что Ю.-В. Австралия, занимающая большую территорию, имеющая более развитый рельеф, крупные реки и более разнообразные экологические условия, должна была бы иметь и более богатую видами флору. На самом же деле ее флора на несколько сот видов беднее флоры Ю.-З. Австралии. В подтверждение этого достаточно привести один из ряда примеров, упоминаемых Гукером, а именно, что род Acacia в Ю.-З. Австралии имеет 144 вида, а в Ю.-В. Австралии—11, Grevillea — 112 и 5, Melaleuca — 80 и 3.



Рис. 55. Ареал секции Erythrorhiza рода Drosera (Diels, 1906)

Впоследствии, основываясь на этой разнице, Tate (88), как было указано выше, назвал флору Ю.-З. Австралии «аутохтонной». Он исходил при этом из того предположения, что эта флора является наиболее древней составной частью австралийской флоры. Она возникла в пределах самой Австралии. В дальнейшем в своем исходном типе она сохранилась главным образом в Ю.-З. Австралии, в более же измененном виде представлена в Ю.-В. Австралии, а наибольшему изменению подверглась в Эремее.

Некоторые из последующих авторов считали, что Ю.-З. Австралия являлась единственной областью происхождения этой «аутохтонной» флоры, откуда она и распространилась по остальной Австралии. Как показал Дильс (l. c.), такого рода заключения могли быть сделаны лишь вследствие полного незнакомства в то время с флорой Эремеи. Как в настоящее время выяснилось, флора тропической С. Австралии может считаться исходной для флоры Эремеи, что выражается в наличии таких переходов между ними, которые лишают возможности резко разграничить их одну от другой. Тесные связи имеются и между флорами Ю.-В. Австралии и Эремеи. Между тем такие связи с флорой Ю.-З. Австралии не только не выражены, но в некоторых случаях виды последней являются дериватами флоры Эремеи, а не наоборот.

Таким образом, разница между флорами Ю.-В. и Ю.-З. Австралии в значительной степени сглаживается, но взамен этого возникает вопрос о разнице между флорами Ю.-З. Австралии и Эремеи. Дильс объясняет эту разницу различием экологических условий.

Разница между флорами Ю.-В и Ю.-З. Австралии, как показывает современное изучение, а не просто статистика флор, на которую опирались Гукер, Энглер и другие исследователи, свидетельствует, что различие родственных взаимоотношений их элементов не так велико, как это представлялось раньше. Установлено, что многие юго-западные эндемики представлены викарными типами в В. Австралии. Многие роды, общие обеим частям Австралии, получили дальнейшее развитие в ее юго-западной части. Это генетическое родство выявляется в физиономическом, а также и флористическом сходстве целых формаций.

Окончательный вывод Дильса сводится к тому, что флора Австралии имеет однородное основное ядро, на западе составляющее преобладающую часть флоры, а на юго-востоке заглушаемое другими элементами. Тем не менее оно выявляется во всей береговой зоне Австралии вплоть до ее северного предела.

В эту запутанную картину взаимоотношений флористических элементов Австралии внес значительную ясность критически пересмотревший их Шварц (Schwarz, 28). В результате этого пересмотра начали вырисовываться основные моменты истории развития флоры Австралии.

Из изложенного разбора Дильсом элементов флоры Австралии вытекают два очень важных положения. Одно из них — установленная неоднородность малезийского элемента, включающего две составные части, разнородные как по своему систематическому составу, так и по возрасту: древний — меланезийский и более молодой — евмалезийский субэлементы. Вторым важным результатом анализа Дильса является доказательство общности австралийского элемента для всей Австралии. Таким образом, уже из первого положения вытекало, что взаимоотношения Австралии с палеотропической флорой носят двойственный характер. Это свидетельствует о двукратной древней и более поздней связях Австралии с областями палеотропической флоры.

Анализируя ареалы представителей австралийского элемента, Шварц подчеркнул обстоятельство, на которое указывал уже и Дильс, что очень многие из них только частично могут считаться собственно австралийскими, так как центры их происхождения лежат вне Австралии. Так, панавстралийские элементы, как например, Eucalyptus, Acacia и др., имеют ближайшие родственные связи в палеотропиках, в частности, на островах Папуасии. Другая группа австралийского элемента, отличающаяся сильным ксерофитизмом, носит внетропический характер и имеет значительно меньшую связь с тропической флорой, чем предыдущая.

Рассмотрение меланезийского элемента (по Дильсу — субэлемента) показало, что он значительно меньше связан с малезийским (по Дильсу — евмалезийским) элементом, чем с собственно австралийским. Относящиеся к нему роды имеют ареал, вытянутый на восток и большей частью лишь слабо представленный в Малезии. Вследствие этого они связаны с флорами Новой Каледонии и Новой Зеландии и даже Ю. Америки. В Австралии они представлены во влажных тропических лесах Квинсленда и Нового Южного Уэльса, на запад к центру Австралии они очень быстро исчезают. На западе же господствует австралийский элемент.

Но эти оба элемента — австралийский и меланезийский — связываются группой ореофитов, которые трудно отнести к тому или другому элементу. Сюда относятся виды родов Casuarina, Ranunculus, Epilobium, Pittosporum, Gunnera, Hibbertia, Gentiana, Veronica, Euphrasia и др. Сюда же относятся и роды, которые до сих пор выделяли в особый антарктический элемент. Этим подчеркивается связь всей этой группы элементов с флорой Ю. Америки и вообще южного полушария, что усиливается еще ареалами таких типичных меланезийских

элементов, как Araucaria (Папуасия, Квинсленд, Новая Каледония, Бразилия, Чили), Libocedrus (Папуасия, Новая Зеландия, Ю. Америка), Nothofagus (умеренная зона южного полушария, за исключением Африки). Такое же распространение, но включая и Ю. Африку, имеют представители семейств Restionaceae, Proteaceae, Droseraceae и некоторые Compositae.

Отсюда, по Шварцу, вытекает, что австралийский и меланезийский элементы возникли от одного корня, остатки которого видны еще в ореофитах Австралии. Таким образом все эти элементы: австралийский, меланезийский и антарктический надо объединить под названием «австралийский элемент» (флористический комплекс по Шварцу), что будет соответствовать австрало-антарктическому элементу Энглера.

Шварц пишет, что австралийский флористический комплекс в широком значении этого слова, имеющий в настоящее время распространение главным образом в Австралии, Папуасии, Новой Каледонии и Новой Зеландии, обладал возможностью в течение длительного периода времени беспрепятственно развиваться. Его исходные типы получили дальнейшее развитие в двух направлениях. Одно привело к образованию ксерофитного австралийского элемента, в настоящее время носящего прогрессивный характер; другое же — к образованию гигротермофитного меланезийского, имеющего, вследствие современных экологических условий, более консервативный характер. Связующим звеном между этими двумя группами австралийского элемента являются ореофиты.

Но помимо древних палеотропических элементов, во флоре Австралии имеются и более поздние тропические компоненты. Это евмалезийский субэлемент Дильса или восточномалезийская группа видов Шварца. Относящиеся сюда виды имеют теснейшие связи с Малезией, в особенности с ее восточной частью, что обнаруживает относительно недавний контакт Австралии с Малезией. Тропические влажные леса В. Австралии являются сосредоточием этого малезийского элемента.

Взаимоотношения с флорой Африки будут теперь понятны в свете тех данных, которые дал нам анализ флоры Австралии. Мы видели, что уже Р. Броун поставил вопрос о существовании связи между флорами Ю. Африки и Австралии. Детально на нем остановился Гукер, указавший ряд семейств и порядков, общих для этих флор. Но вместе с тем им было показано, что взаимоотношения эти очень слабо выражены в отношении общих родов и отсутствуют в отношении тождественных видов. Это уже свидетельствует об очень давних связях этих флор.

В уже не раз упомянутой работе Дильс еще раз подверг этот вопрос подробному рассмотрению. Те родственные взаимоотношения, которые были установлены Гукером, в свете современной филогенетической систематики растений приобретают иное объяснение. В результате критического пересмотра из указанных Гукером семейств остаются главным образом только Proteaceae и Restionaceae, из родов — Encephalartos, представленный в Австралии викарным родом Macrozamia. Но и эти семейства имеют своих представителей также и в тропической зоне Африки, а Proteaceae имеются в В. Азии и тропической Ю. Америке. Род же Encephalartos, относящийся к древнему классу цикадовых, представлен и в Центральной Африке (E. Laurentianus), а в ископаемом состоянии был найден в третичных отложениях Греции.

Различия между рассматриваемыми флорами выражены сравнительно ярче, чем их сходство. Уже Гукер привел целые списки семейств, характерные для одной из флор, но отсутствующие в другой. Дильс к этому добавляет отсутствие в Австралии многочисленных

суккулентов, составляющих характерную особенность южноафриканской флоры, ничтожное по сравнению с Капской провинцией количество луковичных, клубненосных и однолетних растений.

Таким образом, нет никаких флористических данных для допущения непосредственной связи Ю. Африки и Австралии в послемеловое время. Наличие указанного сходства этих флор должно быть объяснено более древними связями Австралии и Африки через Индию и Мадагаскар, что подтверждается большим числом ботанико-географических данных. Мы имеем здесь, несомненно, отражение того времени, когда на заре возникновения покрытосеменных растений флора Гандваны, в то время еще не распавшейся на отдельные материки, представляла собой единое целое.

Итоги изучения

Современные знания о флоре Австралии, суммировать которые мы пытались на предыдущих страницах, проливают уже некоторый свет на историю ее происхождения. Палеоботанические данные, как мы видели, свидетельствуют о том, что в самом начале третичного, а вероятно, уже и в меловом периоде флора Австралии представляла то же разнообразие типов, которое мы сейчас объединяем под названием австралийского элемента. Эта древняя ископаемая флора, развивавшаяся на территории громадного материка, должна была отразить разнообразие его экологических условий, чем и объясняется ее смешанный характер. Тропические, субтропические, умеренные и горные группировки видов, входящие в состав австралийского элемента, в его новейшем понимании имеют корни в разнообразии экологических типов меловой и олигоценовой австрало-антарктической флор. Обломки этой флоры сохранились еще в Африке и Ю. Америке, указывая на их давнюю связь с флорой Австралии.

Расхождение материков и изолирование их один от другого были причинами самостоятельного развития их флор, вследствие чего лишь отдельные флоры, сохранившие общие черты, обнаруживают их древние связи.

Отделение Австралии-Антарктики от Индии и перемещение ее на юго-восток должны были способствовать вымиранию части палеотропических элементов. Кроме того, они содействовали тому видоизменению большей части сохранившихся из них, которое привело к выработке умеренной части австралийского элемента, получившей в дальнейшем наибольшее развитие в Ю.-З. Австралии.

Климатические изменения, сопровождавшиеся уменьшением влажности, все увеличивавшиеся с третичного периода вплоть до нашего времени, привели к еще большей дифференциации некогда гораздо более однородной флоры.

Австралия, оторвавшись от Антарктики и передвинувшись на север, вновь вошла в соприкосновение с тропической флорой Малезии. Нахождение северо-восточной и восточной частей Австралии в условиях тропического климата способствовало проникновению малезийского элемента в состав флоры Австралии, где его распространению на запад положили предел экологические условия Эремеи.

Элементы влажных тропиков в начале третичного периода доходили на юг дальше, чем теперь (E. Müller, 83), и произрастали и в центральной части Австралии. В это время часть последней занимало озеро, благодаря чему климат не был жарким и сухим. Род Cinnamomum рос в Центральной Австралии, тогда как сейчас он сохранился лишь в Квинсленде. Последним остатком тропической флоры в Эремее является пальма Livistona Mariae.

Представители горной австрало-антарктической флоры (собственно антарктический элемент) сохранились лишь в горах Ю.-В. Австралии; их нет в других к западу лежащих частях Австралии вследствие отсутствия возвышенностей и необходимых для их существования экологических условий. Поэтому возражения Дильса (Diels, 36) против возможности перемещения Австралии к югу и затем значительно более позднего приближения ее к тропической зоне, основывающиеся на том, что в таком случае антарктические элементы имели бы значительно большее распространение в Австралии, не могут быть убедительными. Его собственный анализ флоры Австралии противоречит его утверждению о неизменности положения Австралии в пределах той же климатической зональности.

Две основные причины обусловили своеобразность современной флоры Австралии: во-первых, спокойное развитие флоры, не подвергавшейся, начиная с мелового периода, резким сменам климата, подобным четвертичному оледенению северного полушария; во-вторых, изолированность ее от других материков в течение почти всего ее существования, предохранившая ее от массовых инвазий чуждых флор, бывших обычными на других материках. Громадный эндемизм флоры Австралии явился результатом этих причин. Мутационные и гибридизационные процессы, как это недавно показал Lawson (30), способствовали прогрессивной изменчивости родов австралийской флоры, приведшей к их поразительной полиморфности.

ЛИТЕРАТУРА

Вегенер А. Происхождение материков и океанов. М.-Л., 1925.

Andrews E. The Geological History of the Australian Flowering Plants. Amer. Journ. of Sci., 4 ser., v. 42, 1916.

Arber E. A. Some Fossil Plants from Western Australia. West. Australia Geol. Surv. Bull., № 36, 1910.

Audas J. General Observations on the Australian Flora. Austr. Assoc. for the Advance of Science, 1929.

Brown R. General Remarks, Geographical and Systematical, on the Botany of Terra Australis *in*: Flinders Voyage to Terra Australis. London, v. 2 App., № 3, 1814.

Chapman F. Descriptions of Tertiary Plant Remains from Central Australia and from other Australian Localities. Trans. a. Proc. of Roy. Soc. of South Australia, v. 61, 1937.

Deane H. President's Adress. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 2 ser., v. 10, 1896.

Deane H. Observations on the Tertiary Flora of Australia, with special Reference to Ettingshausen's Theory of the Tertiary Cosmopolitan Flora. Proc. Linn. Soc. of N. S. Wales, v. 25, 1901.

Diels L. Die Pflanzenwelt von West-Australien *in*: Engler A. u. Drude O. Vegetation der Erde. Leipzig, Bd. VII, 1906.

Diels L. The Genetic Phytogeography of the Southwestern Pacific Area, with Particular Reference to Australia. Essays in Geobotany in Honor of W. A. Setchell. Berkeley, California, 1936.

Domin K. Beiträge zur Flora und Pflanzengeographie Australiens. Bibl. Bot. Stuttgart, H. 85; 1915, H. 89, 1926/27.

Du Toit A. Our Wandering Continents. London, 1937.

Engler A. Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig, II, Cap. 2, 5, 1882.

Ettingshausen C. Die genetische Gliederung der Flora Australiens. Sitzber. d. mathem.-naturw. Cl. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 70, Abt. I.

Ettingshausen C. Ueber die Entdeckung des Neuholländischen Charakters der Eocenflora Europas. Wien, 1862.

Ettingshausen C. Beiträge zur Kenntnis der Tertiärflora Australiens. Denkschr. math.-naturw. Cl. Akad. Wiss. Wien, Bd. 47, 1883.

Hooker J. D. On the Flora of Australia, its Origin, Affinities and Distribution being an Introductory. Essay to the Flora of Tasmania. London, 1859.

Irmscher E. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Mitt. d. Inst. allg. Bot. Hamburg, Bd. V. 1922; VIII, 1929.

Lam H. J. Materials towards a Study of the Flora of the Island of New Guinea. Blumea, I, 1934.

Lawson R. A. The Origin of Endemism in the Angiosperm Flora of Australia. Proc. Linn. Soc. of N. S. Wales, v. 55, p. 4, № 230, 1930.

Mueller F. Allgemeine Bemerkungen über die Flora von Australien. Petermanns Mitteilungen, Bd. 29, 1883.

Müller E. Observations on New Vegetable Fossils of the Auriferous Drifts. Geol. Surv. of Victoria. Melbourne. 1883 (По реф. Энглера в Engl. Bot. Jahrb., V, 1884).

Schwarz O. Analytische Studien über die Beziehungen der Phanerogamenflora von Arnhemsland (Nordaustralien). Fedde's Rep. spec. nov. Beiherfte, Bd. 51, 1928.

Tate R. On the Influence of Physiographic Changes in the Distribution of Life in Australia. Australas. Ass. Adv. of Sci. Rep. of First Meeting. Sydney, 1888 (цит. по Дильсу).

Walkom A. B. Fossil Plants from the Uper Paleozoic Rocks of N. S. Wales. Proc. Linn. Soc. of N. S. Wales, v. 53, part. 3, 1928.

Walkom A. B. Note on a Fossil Wood from Central Australia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, v. 54, part 3, 1929.

Walkom A. B. Fossil Plants from Mount Piddington and Clarence Siding. Proc. Linn. Soc. of N. S. Wales, v. 57, part 3—4, 1932.

Wood J. G. The Vegetation of South Australia. Adelaide, 1937.

ГЛАВА XIV

ИСТОРИЯ НОВОЗЕЛАНДСКОЙ ФЛОРЫ

Новозеландская флористическая область включает, помимо самой Новой Зеландии, еще ряд более мелких островов. К числу последних относятся архипелаги: Кермандек, Чатам и шесть небольших вулканических, объединяемых в группу субантарктических, новозеландских островов. Все они лежат в южном полушарии между 30° и 55° ю. ш. и 158°56′ и 76° в. д.

Общий обзор

Собственно Новая Зеландия состоит из двух крупных островов — северного и южного и одного небольшого — о. Стюарт, лежащего к югу от предыдущего. Северный остров имеет 829 км в длину и 450 км наибольшей ширины, Южный же — 845 км в длину и 290 км наибольшей ширины. Остров же Стюарт имеет всего 48 км в длину.

Ближайшей к Новой Зеландии сушей, если не считать мелкие острова, являются о. Тасмания и Австралия, отстоящие от нее первый на 1500 км, вторая — на 1650 км. Расстояние от Новой Зеландии до Ю. Америки равняется 7700 км, до Антарктического материка — 3700 км. Это изолированное положение явилось в значительной степени причиной своеобразия новозеландской флоры.

Северный остров начинается на северо-западе длинным Оклендским п-овом, примыкающим к широкой южной части острова. Последнюю пересекает несколько продольных хребтов, идущих с северо-востока на юго-запад. Их наиболее высокая точка не превышает 1800 м. Центр острова представляет собой вулканическое плато, знаменитое своими гейзерами и горячими озерами. Бо́льшая часть его расположена на высоте более 600 м и постепенно снижается к северу. С этого плато поднимаются полудействующие и потухшие вулканы, из которых самый высокий Руопеху достигает 2798 м н. у. м. Края его кратера покрыты ледниками, спускающимися на склоны до 210 м н. у. м., а центральную часть занимает горячее озеро. Юго-западная часть острова представляет собой равнину, пересеченную целой сетью рек.

Поверхность Южного о-ва, отделенного от предыдущего проливом Кука, очень гориста. Главный горный хребет — Южные, или Новозеландские Альпы — тянется во всю его длину с юга на север. Его вершина, г. Кука, достигает 3766 м высоты. По направлению к северу хребет снижается, так что в этой части его вершины уже не превышают 1800 м. Граница вечного снега этих Южных Альп проходит, примерно, на высоте 2200 м. Мощные ледники спускаются с них в долины. Равнины, образованные наносами ледниковых морен и многочисленных, стекающих с гор рек, характерны для рельефа Южного о-ва, особенно его восточной части. Имеются геологические данные, свидетельствующие о большем оледенении острова в прошлом, что было связано, очевидно, с большей высотой его гор, а также и более холодным климатом.

Остров Стюарт расположен в 25 км к югу от Южного о-ва. Глубина пролива, их разделяющего, не превышает 48 м. Поверхность его холмиста; имеющиеся горы достигают 975 м высоты.

В течение своей геологической истории Новая Зеландия неоднократно покрывалась морем. Она стала окончательно сушей лишь с мезозоя. В это время она была частью большого материка, главная масса которого лежала к западу от него. Частью этого материка является современная Австралия. В триасе-юре площадь, занимаемая Новой Зеландией, была значительно больше, чем теперь, и простиралась до Новой Каледонии или еще дальше к северу, на востоке она доходила до о. Чатам, на юге же до о-вов Кэмбэл.

Главные цепи современных возвышенностей образовались в течение плиоцена. Поднятие продолжалось и в плейстоцене. Это было время наибольшего оледенения. Конец плейстоцена был временем депрессии, когда море покрыло береговую зону, о чем сейчас свидетельствуют наносы гальки, лежащие на 40—150 м выше уровня моря. Эта депрессия сменилась медленным поднятием, продолжающимся до настоящего времени.

Климат большей части Новой Зеландии носит океанический характер. Климатическая разница отдельных ее районов определяется, во-первых, ее расположением на протяжении 25° широты, а во-вторых, влиянием высоких горных хребтов на количество осадков и температурные условия.

В результате этого влияния западное побережье имеет более низкую среднюю температуру лета и весны, чем восточное побережье, и, наоборот, более высокую — осени и зимы. Западная часть Южного о-ва отличается большим количеством осадков, тогда как восточная часть имеет очень сухой климат; вследствие этого климат западной части благоприятен для лесной растительности. Северный о-в имеет максимум осадков зимой, тогда как для Южного о-ва характерна равномерность их распределения в течение года.

Среднее годовое количество осадков для всей Новой Зеландии составляет 1210 мм, для Северного о-ва — 1260 мм, а для Южного о-ва — 1150 мм. С подъемом в горы количество осадков увеличивается: так, в западной части Южного о-ва максимальное их количество превышает 2500 мм, на высоте 2000 м оно достигает 4000—5000 мм, а на самих вершинах хребта — 5700 мм. Юго-западная часть Южного о-ва получает свыше 2500 мм осадков, тогда как противоположная ей восточная — 500—700 мм, а местами даже менее 500 мм.

В температурном отношении климат Новой Зеландии отличается очень незначительными колебаниям в течение года. Таких значительных температурных максимумов и минимумов, какие обычны для умеренной зоны северного полушария, в Новой Зеландии не бывает. Средняя годовая температура на уровне моря на Северном о-ве равняется 13—15°, лета 16.5°, а зимы 9.5°; Южный о-в имеет годовую температуру 11.1°, летнюю 11.2°, а зимнюю 6.5°. Средние минимумы не превышают обычно 1-4° мороза.

Несмотря на то, что значительная часть Новой Зеландии расположена на той же широте, что и Австралия, их климаты сильно отличаются один от другого. В то время как климат значительной части Австралии чрезвычайно неравномерен, Новая Зеландия обладает значительно более ровными, влажными — словом, океаническими климатическими условиями.

Новая Зеландия соответственно своему влажному и равномерному климату, а также большому количеству осадков была первоначально, до появления европейцев, покрыта лесами на всем своем протяжении от севера до юга. Исключением являлись лишь те районы, где почвенные условия или недостаток осадков препятствовали произрастанию леса. В настоящее время леса, мало измененные деятельностью человека, сохранились еще в Окленде, на вулканическом плато и прилегающей низменности Ванганую, а также на склонах гор Северного о-ва; на Южном же о-ве — на большей части его территории, лежащей к западу от Новозеландских Альп, отчасти в южном Отаго и на о. Стюарт.

Леса Новой Зеландии имеют двоякого рода характер: одни из них гигрофитные, дождевые, другие же мезофитные буковые (Nothofagus), но они связаны друг с другом переходными типами. Гигрофитные леса приурочены преимущественно к равнинным местам, тогда как мезофитные леса характерны для горных склонов.

Для Новой Зеландии характерно то, что ее леса образованы главным образом древовидными папоротниками и голосеменными и представляют собой дошедший до нашего времени и сохранившийся, вследствие изоляции, остаток мезозойских лесов. Здесь представлены роды папоротников как тропической, так и умеренной флор. Это может быть объяснено прохладными и влажными условиями климата Новой Зеландии и в особенности незначительной разницей между наиболее холодными и наиболее жаркими месяцами, достигающей всего 8.5°. Характерными древовидными родами являются: Cyathea с 4 эндемичными видами и Dicksonia с 5 видами, из которых 3 эндемичны. Остальные роды представлены также большим числом эндемичных видов.

К числу характерных голосеменных относятся: Agathis australis, называемый в Новой Зеландии каури, дающий очень ценную древесину; Podocarpus, представленный несколькими видами, так же как и роды Dacrydium и Phyllocladus. Реже встречаются Libocedrus Bidwillii и L. plumosa.

Из покрытосеменных к ним присоединяются: Metrosideros robusta, Olea Cunninghamii, Weinmannia racemosa, Pittosporum tenuifolium и др. В этих же гигрофитных лесах растет пальма — Rhopalostylis sapida. Подлесок образуют древовидные папоротники, из покрытосеменных же виды родов Drimys, Myrtus, Fuchsia и др.

Леса Новой Зеландии чрезвычайно богаты лианами, число которых определяется в 47 видов, относящихся к 10 семействам и 22 родам. За исключением лишь одного вида, они эндемичны для Новой Зеландии. В числе их мы находим и папоротники Blechnum filiformae, Lygodium atriculatum и др. и плауновые — Lycopodium volubile. Из покрытосеменных можно назвать Rubus australis, Senecio scidophilus, виды Muehlenbeckia, Clematis и др.

Многочисленны также эпифиты, из числа которых нельзя не назвать Astelia Solandri, из семейства лилейных, благодаря своим многочисленным густым, кожистым и вечнозеленым листьям, имеющую большое ландшафтное значение.

В горных мезофитных лесах главную роль играет вечнозеленый бук (Nothofagus), представленный в Новой Зеландии 6 видами. Nothofagus в Новой Зеландии входит также в состав и низинных лесов, произрастая до самого уровня моря, в противоположность Австралии, где он растет только в горах.

Кустарниковые заросли в Новой Зеландии образованы такими растениями, как Leptospermum scoparium, образующий часто густые насаждения, а также видами родов Veronica, Olearia и др. Участником этих ценозов обычно является папоротник — Pteridium esculentum, корневище которого туземцы употребляют в пищу. Многочисленные виды этих кустарниковых формаций используются для декоративных целей. В лесах, особенно береговых, на открытых пространствах растет лилейное Cordyline, представленное в Новой Зеландии 5 видами, к числу которых относятся также широко культивируемые в Европе виды, как C. australis, C. indivisa и др.

В болотистых местах растет так называемый новозеландский лен (Phormium tenax), относящийся к семейству лилейных, а со льном имеющий только то сходство, что, как и последний, он является ценным текстильным растением. Род Phormium включает всего два вида: P. tenax и P. Cookianum, помимо Новой Зеландии, растущие на о. Норфольк.

К востоку от горных хребтов, на низинах, а также на горных плато, господствует травянистая растительность. Занимаемую ею территорию здесь называют степями — туссок. С нашими степями они имеют мало общего. Большей частью они возникли на месте выжженного леса, в районах с небольшим количеством осадков. В состав этой растительности входят злаки, как Poa caespitosa, Festuca novae zelandiae, Danthonia Raouilii, достигающая 80 см высоты, осоки и двудольные: Ranunculus, Geranium, Pelargonium, Oxalis, Epolibium, Helichrysum, Gnaphalium, в горных районах — Poa Colensoi, Plantago, Senecio и др. Местами растут Cordyline australis или Phormium tenax.

Умеренный характер климата и высокие горы обусловили наличие в Н. Зеландии как субальпийских лесов и кустарниковых формаций, так и богатой альпийской флоры. Последняя включает не менее 498 видов высших растений, присущих только альпийскому поясу, помимо произрастающих также и ниже в других поясах склонов. Здесь мы находим хорошо знакомые по флоре Европы роды. [1]

Соскауле (21) подразделяет новозеландскую флористическую область на 6 провинций: I) остров Кермандек, характеризующийся лесами из Metrosideros villosa, с примесью пальмы — Rhopalostylis Cheesemanii, 2) северная часть Северного о-ва с лесами из Agathis australis; 3) центральная часть Северного о-ва и северо-западная часть Южного о-ва с лесами из хвойных и Nothofagus; 4) остальная часть Южного о-ва; 5) остров Чатам и Порт с лесами, в которых доминируют Corynocarpus laevigata или Dracophyllum arboreum и Senecio Huntii; 6) субантарктические острова.

Палеоботанические данные

Согласно сводке Crié (89), данные об ископаемой флоре Новой Зеландии представляются в следующем виде. В отложении триасюры найден ряд папоротников, в том числе Glossopteris. Из хвойных в этих отложениях были установлены остатки араукарии (Araucarioxylon), теперь в Новой Зеландии не произрастающей. Произрастание этого рода в Новой Зеландии в прошлом подтверждено и более поздними находками (Stopes, 14). Из цикадовых здесь имелись Zamites и Podozamites. В настоящее время цикадовые, так же как ауракария, в Новой Зеландии не растут, хотя и входят в состав флоры Австралии и Ю. Америки.

В меловых отложениях найден ряд папоротников, в том числе Dicksonia, сейчас представленная в Новой Зеландии 5 видами, из которых 3 эндемичны. Из голосеменных здесь опять был найден Araucarioxylon, а также Agathis, Dammara, Podocarpus, Dacrydium — роды и сейчас входящие в состав новозеландской флоры, а из покрытосеменных — ряд родов, и сейчас растущих в Новой Зеландии, как Poa (Poacites), Fagus (по всей вероятности, Nothofagus). Семейство протейных представлено в этих отложениях родом Dryandra, в Новой Зеландии сейчас не растущим. Точно так же в современной флоре отсутствуют найденные в ископаемом состоянии Casuarina (Casuarinites) и Cinnamomum. Все они входят в состав австралийской флоры.

В миоценовых отложениях найдены: Sequoia, Agathis, Podocarpus, Dacrydium, Bambusa, Casuarina, Alnus, Cinnamomum, Laurophyllum,

[1] Agrostis, Calamagrostis, Deschampsia, Trisetum, Koeleria, Poa, Carex, Luzula, Ranunculus, Geum, Gentiana, Myosotis, Veronica, Euphrasia, Plantago, Senecio и др.

Dryandra, Sapindus, Eucalyptus (?), Cassia; в плиоценовых отложениях — Podocarpus, Nicolia, Laurinium, а также в Северном Окленде орех кокосовой пальмы, описанный Берри (Berry, 26) под названием Cocos zeylandica. Эта находка подтверждает палеотропическое происхождение этой пальмы, а не из тропической части Америки.

Исследование ископаемой пыльцы из торфяных болот Новой Зеландии показало (Cranwell, 38) ее принадлежность к видам родов голосеменных Podocarpus, Dacrydium, Phyllocladus, бука — Nothofagus и Metrosideros, и сейчас входящих в состав новозеландской флоры.

Таким образом, эти данные свидетельствуют о существовании новозеландской флоры с мезозоя и о наличии в ее составе современных элементов еще с мелового периода. Если приведенные определения правильны, то ряд родов, преимущественно субтропической и тропической флор, растущих в Австралии, в Новой Зеландии вымер, что свидетельствует о происходивших изменениях климатических условий.

Элементы флоры

Общее число видов флоры Новой Зеландии исчисляется в 1843 (Cockayn, 28), из которых папоротникообразных 162 (144 папоротника). Эндемизм новозеландской флоры определяется в 74%. Однодольные представлены 26%, двудольные — 79% эндемичных видов. Среди них мы имеем как палеоэндемиков, так и неоэндемиков. Последние составляют 43% общего количества эндемичных видов, что указывает на интенсивные происходящие в настоящее время видообразовательные процессы. Эндемичных родов имеется 33. [1] Помимо того, имеется 15 эндемичных секций родов, не эндемичных для Новой Зеландии, как роды Luzula, Cordyline, Epilobuim, Fuchsia, Veronica и др. Если включить о. Норфольк в область новозеландской флоры, то число родов возрастет, так как к числу эндемичных нужно будет отнести: новозеландский лен — Phormium, пальму — Rhopalostylis и Carmichaelia.

Первая «Флора Н. Зеландии» была написана Гукером, во введении к которой он дал ее анализ и указал взаимоотношения ее со всеми окружающими странами (Hooker, 53): Австралией, субантарктической Ю. Америкой, тропической Азией и окружающими островами. Позже Энглер (Engler, 82) дал еще более детальный анализ флоры Н. Зеландии и родственных взаимоотношений отдельных ее родов.

На основе всех имевшихся данных и своих собственных многочисленных работ, посвященных новозеландской флоре, Кокэйн (Cockayne, l. c., 21) выделил следующие элементы: палеозеландский, австралийский, субантарктический, палеотропический и космополитный. Последний элемент объединяет широко распространенные виды, повидимому, занесенные во флору Новой Зеландии человеком. Мы можем этот элемент оставить без рассмотрения, как не имеющий значения для истории ее флоры.

Остальные из указанных элементов также не являются равноценными, так как одни из них, например, палеозеландский, являются генетическими, другие же — географическими, выявляющими связи флор Новой Зеландии и окружающих стран и островов.

К числу последних относится австралийский элемент, к которому

[1] Из числа этих родов в качестве примера можно указать на папоротник — Loxsoma, близкий к Loxsomopsis с Костарики и Эквадора, крестоцветное — Notothlaspi включающее всего 2 вида и родственное Pringlea с. о. Кергелен, Ixerba— монотипный род из семейства камнеломковых, близкий к роду Brexia с Мадагаскара и Сейшельских о-вов, Entelea — монотипный род из семейства липовых, связанный с южноафриканским родом Sparmannia, монотипный также род Myosotidium, имеющий родственные связи с родом Paracaryum из Средиземноморской области, в том числе со Средней Азии.

Кокэйн относит 36 родов или секций родов, а также около 268 видов, общих родов и видов, связи этих флор не так велики, как это на первый взгляд кажется. О давнем разъединении австралийской и новозеландской флор свидетельствует то обстоятельство, что наиболее характерные представители флоры Австралии отсутствуют или очень слабо представлены в Новой Зеландии. Уже Гукер указал на отсутствие в последней эвкалипта, акации, почти всех родов миртовых, образующих в Австралии леса и представленных там сотнями видов. Семейство Proteaceae, характерное для Австралии и Ю. Африки, имеет в Новой Зеландии всего два вида, из которых один принадлежит роду Knightia, два других вида которого растут на Новой Каледонии, второй же — к роду Persoonia, сильно развитому в Австралии.

Семейство Leguminosae, представленное в Австралии более чем 1000 видами, в Новой Зеландии имеет всего 3 рода: Clianthus с 1 видом, Edwardsia и Carmichaelia. Род Casuarina в Новой Зеландии отсутствует; точно так же нет в составе ее флоры и характерных для Австралии губоцветных. Таким образом, можно сказать, что ксерофитные роды флоры Австралии, характерные для ее западной и центральной частей, где они проявили сильный полиморфизм, отсутствуют или очень слабо представлены в Новой Зеландии.

С другой стороны, такой род как Pittosporum, в Австралии приуроченный к ее восточной влажной части и к Тасмании и имеющий вообще, по Энглеру, малайско-океаническое происхождение, представлен в Новой Зеландии почти тем же количеством видов, что и в В. Австралии.

На основании этих данных Энглер приходит к заключению, что нельзя говорить о миграциях австралийской флоры в Новую Зеландию, или, наоборот, новозеландской в Австралию. Надо принять, что общий, исходный элемент флоры, некогда более или менее широко распространенный, получил два дальнейших направления развития: одно — в Австралии, другое — в Новой Зеландии.

Связь флоры Австралии и Новой Зеландии сказывается в значительно большей степени при рассмотрении следующего элемента — субантарктического, представленного, кроме того, и в субантарктической Ю. Америке. В Австралии он приурочен к горам ее восточной части, тогда как в Новой Зеландии относящиеся к нему виды растут, начиная от уровня моря.

По данным Кокэйна, в Новой Зеландии имеется 129 родов[1] и не менее 66 идентичных видов Ю. Америки, не считая ряда викарных. Из числа этих родов Fuchsia, Calceolaria, Donatia, Veronica-Hebe и другие в Австралии отсутствуют.

Третий элемент — палеотропический — включает ряд семейств и родов, входящих также в состав малайской, австралийско-малайской, меланезийской и полинезийской флор. В большинстве случаев виды родов, растущие в Новой Зеландии, для нее эндемичны. Они приурочены к наиболее теплым, безморозным ее частям. Лишь немногие виды покидают береговую зону или поднимаются до субальпийского пояса.

Наконец, необходимо еще указать, что не только такие близлежащие острова, как Кермандек и Чатам, но и Норфольк и Лорд Гоу, имеют много общих или викарных видов с Новой Зеландией, свидетельствуя о существовавшей связи их флор.

Сопоставляя эти географические элементы и учитывая их экологические особенности, можно притти к заключению, что генетически они

[1] Например, Leptocarpus (также в Ю. Африке), Astelia (также в о. Реюнион), Libertia, Nothofagus, Colobanthus, Drimys (также на о. Борнео, Н. Гвинея), Veronica-Pygmaea, Ourisia и др.

могут быть объединены в два элемента. Один из них, называемый, как мы говорили, Кокэйном палеозеландским, включает большую часть австралийского элемента и субантарктический элемент. Это — умеренный элемент флоры, переносящий относительно низкие температуры и потому поднимающийся высоко в горы. Сюда относятся древние, аутохтонные роды, не мигрировавшие в пределы Новой Зеландии, а вероятно, имевшие на ней — или, вернее, на связанной с ней в прошлом суше — центры своего происхождения. С мелового, а возможно, и юрского периода они продолжают непрерывно существовать в составе новозеландской флоры.

Второй генетический элемент, который может быть назван палеотропическим, объединяет роды, связанные в своем происхождении с тропиками Старого Света. Как и предыдущий, он настолько древний, что смог выработать не только эндемичные виды, но и эндемичные относящиеся к нему роды. Несмотря на давнюю изоляцию от тропической зоны, эти роды и виды лишь частично приспособились к умеренным условиям климата Новой Зеландии. Это — субтропический элемент, не поднимающийся в горы, растущий на равнинах, а иногда и ограниченный в своем распространении береговой зоной.

Итоги изучения

Полученные данные вполне совпадают с теми выводами, которые были сделаны в предыдущей главе относительно флоры Австралии. Исходные элементы флоры Новой Зеландии возникли еще в меловом периоде, т. е. в то время когда Новая Зеландия входила вместе с Антарктикой, Австралией, Ю. Америкой и Индией в состав материка Гондваны (в смысле дю-Тойта). Разнообразие экологических условий этой обширной суши явилось причиной развития умеренного палеозеландского элемента, включая и горный субантарктический элемент, а также и палеотропического элемента.

В течение третичного периода произошло отделение Австралии и Новой Зеландии от Антарктики. Связь с Ю. Америкой оборвалась еще раньше. В начале четвертичного периода произошло отделение Австралии от Новой Зеландии. И в то время как последняя дальше не перемещалась, Австралия продвинулась на север, вступила своей северной частью в тропическую зону, что дало ей возможность, как мы видели, вторично обогатиться тропическими элементами, — возможность, которой Новая Зеландия не имела.

Позднейшее изменение климата в западной и центральной частях Австралии способствовало выработке ксерофитных циклов форм многими родами, что привело к еще большему расхождению флор Австралии и Новой Зеландии. Наибольшее число сходных черт с флорой Новой Зеландии сохранила Ю.-В. Австралия.

Большое постоянство положения Новой Зеландии и умеренный и влажный характер климата, не подвергавшегося тем изменениям, какие претерпела Австралия, явились причиной сохранения мезозойского характера флоры и тех ее особенностей, которые мы выше констатировали.

ЛИТЕРАТУРА

Berry E. W. Cocos and Phytocaryon in the Pliocene of New Zealand. Amer. Journ. of Sci., XII, № 69, 1926.

Cockayne L. New Zealand Plants and their Story. Wellington, 1910.

Cockayne L. The Vegetation of New Zealand *in*: Engler A. u. Drude O. Die Vegetation der Erde, XIV, Leipzig, 1921, 2 ed., 1928.

Cranwell L. M. Fossil Pollens. The Key to the Vegetation of the Past. New Zealand Journ. Sci. Tech., v. 19, 1938; по реф. Cain S. A., Ecology, v. 20, №. 4. 1939.
Crié L. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora einiger Inseln des Südpazifischen und Indischen Oceans. Palaeont. Abh., Jena, V, H. 2, 1889.
Diels L. Vegetations-Biologie von Neu-Seeland, Leipzig, 1906.
Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, II, Cap. 3, 5, 1882.
Ettingshausen C. Ueber die genetische Gliederung der Flora Neuseelands. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, I Abth., Bd. 88, 1883.
Ettingshausen C. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora Neuseelands. Denkschr. Mat.-Naturw. Classe Akad. Wiss. Wien, Bd. 53, 1887.
Hooker J. D. Introductory Essay to tho Flora of New Zealand. London, 1853.
Stopes M. A new Araucarioxylon from New Zealand. Ann. of Bot., v. 28, 1914.
Thomson G. M. On the Origin of the New-Zealand Flora. Trans. a. Proc. N. Zealand Inst., v. 14, 1881.

ГЛАВА XV

ИСТОРИЯ АНТАРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ

Область антарктической флоры мы будем понимать в объеме, принятом Гаеком (Hayek, 26), т. е. мы включаем в нее самую южную субарктическую часть Ю. Америки (Южное Чили, Патагония, Огненная Земля), Фолклендские о-ва и Южную Георгию, субантарктические острова — Кергелен, Кэмбелл, Маккуори и др. Для всей этой области характерен древний антарктический элемент флоры, который, как мы видели, заходит значительно дальше на север, встречаясь в Новой Зеландии, в горах Ю.-В. Австралии, Ю. Америке, в средних Кордильерах и на о-вах Гаваи. Это указывает на существовавшую некогда связь сейчас разъединенных материков и островов южного полушария.

Антарктический материк

Мы начнем с рассмотрения Антарктического материка, сейчас хотя и лишенного флоры высших растений, но в прошлом игравшего, несомненно, первенствующую роль в истории происхождения современной субантарктической флоры.

Антарктический материк имеет форму подковы, обращенной своей вогнутой частью на север, напоминая общими очертаниями Австралию. Его мало развитую береговую зону прерывают лишь два широких и глубоких залива, известных под названием морей Росса и Уеддела. Эти углубленные заливы, своими основаниями лежащие один против другого, суживая в этой части Антарктический материк, дают основание подразделять его на восточную — бо́льшую — и западную — меньшую части. Последняя имеет продолжение в виде архипелага островов, лежащих между ней и Ю. Америкой.

Антарктический материк представляет собой древний континентальный массив. На его поверхности после девона отложились слои, мощностью до 600 м, сохранившие свое горизонтальное или во всяком случае мало нарушенное положение и лишенные ископаемой фауны и флоры. В более поздних отложениях пермо-карбонового или триасового времени найдены отпечатки папоротника Glossopteris.

Изучение геологии Антарктического материка показало, что он представляет собой континентальный щит, аналогичный австралийскому щиту, с которым он имеет большое сходство. Изучение дна океана, лежащего между ними, указывает на вероятность их прошлого соединения.

В более позднее время, вероятно, в третичном периоде, в восточной части этого массива имело место поднятие, сопровождавшееся сильной вулканической деятельностью.

Антарктический архипелаг островов, лежащий между Антарктикой и Ю. Америкой, имеет значительно более молодой возраст и представляет собой продолжение южноамериканских Анд, чем и оправдывается даваемое ему название Антарктандов. В отложениях его островов найдены, как мы дальше увидим, отпечатки растений, входящих в состав современной флоры южной оконечности Ю. Америки. Вместо широких равнин и плато Патагонии, антарктическая часть Америки разбита на ряд островов, часто очень небольших. Строение этих островов так же, как и изучение рельефа дна океана дает основание предполагать, что дуга антарктического архипелага представляет собой остаток связи Антарктики и Ю. Америки.

Чем больше изучается геология и палеонтология Антарктического материка, тем все больше получается данных, подтверждающих прежнее предположение о роли его в эволюции суши южного полушария и как одного из древних центров происхождения флоры и фауны. Современное оледенение этого материка находит полное объяснение в принимаемом Вегенером его перемещении к югу.

В климатическом отношении Антарктический материк является самой холодной частью земного шара. Антарктическое лето не соответствует общепринятому представлению об этом времени года. Область материка, где средние температуры южного полушария (январь, февраль) ниже 0°, занимает 21 млн. квадратных километров, в то время как в Арктике территория с аналогичными климатическими условиями не превышает 800 000 км².

Температурные условия Антарктического материка, по наблюдениям, произведенным на базе экспедиции Бэрда в «Маленькой Америке», представляются следующими. Средняя годовая температура в 1934 г. была около —24.89°, тогда как средний максимум —19.5°, а средний минимум —30.22°. Абсолютный минимум был —57.78°. Летом, с появлением солнца, температура повышается. Средняя температура летних месяцев с непрерывным солнечным сиянием была около —12.84°. Два месяца с наиболее интенсивной инсоляцией имели среднюю температуру —6°. Средняя температура января — самого теплого месяца — равнялась —4.44°. В 1929 г. всего 18 дней, а в 1934 г. только 11 дней имели температуру выше точки замерзания. Только в январе 1929 г. всего в течение 2 дней средняя температура была 0° и +0.56°. Самые холодные месяцы — июль, август и сентябрь — имели среднюю температуру около —38.61°. Средняя месячная температура снижалась до —44.44°. Антарктика отличается внезапными сменами температур, в особенности зимой, когда в течение 24 часов они могут падать и подниматься больше чем на 30°.

Осадки выпадают в Антарктике главным образом в виде снега и в относительно небольшом количестве. Абсолютная влажность воздуха очень низка, так как водяные пары, вследствие низкой температуры, кристаллизуются. Таяние снега происходит главным образом на темных горных породах, так как только нагревание их солнечными лучами дает для этого достаточно тепла. Ветры очень часты и достигают громадной силы. Совокупность этих климатических условий и в особенности отсутствие лета обусловливают оледенение материка, равного которому нет ни в какой другой части земного шара.

На самом Антрактическом материке, как указано, покрытосеменные в настоящее время отсутствуют. Самым южным местонахождением последних двух представителей — злака — Deschampsia antarctica и гвоздичного — Colobanthus crassifolius является 64° ю. ш., где они были найдены на островах антарктического архипелага — Земля Грехэма и Сигниленд (Signy Land) к югу от о. Коронации (экспедиция Бэрда). На самом же материке найдены мхи и лишайники.

Упомянутая экспедиция Бэрда доставила 5 видов мхов и 89 видов лишайников, собранных между 76° 30′ и 86° 3′ ю. ш. Три из этих видов были найдены на высоте 600 м всего в 257 милях от южного полюса (Siple, 38).

Естественно возникает вопрос о происхождении этой современной флоры Антарктического материка. Для разрешения его было высказано несколько предположений, но ни одно из них не дает на него исчерпывающего ответа. Согласно одному из этих предположений споры растений во время максимального оледенения Антарктического материка уцелели, сохранившись в расщелинах скал заключенными в глыбы льда или в подвешенном состоянии в воздухе. Вследствие этого развившиеся из них на горных вершинах после сокращения ледяного покрова растения представляют собой остаток древней флоры Антарктики. Этим объясняется то обстоятельство, что все виды являются эндемичными, но, с другой стороны, если бы эта флора была действительно такого древнего возраста, то эндемизм выразился бы в наличии не только эндемичных видов, но и родов. Между тем у лишайников нет ни одного эндемичного рода. Обратное предположение о переносе спор в относительно недавнее время с близлежащих материков или островов опровергается отсутствием обычных широко распространенных видов и высоким эндемизмом имеющихся видов. Быть может, большее знакомство с лишайниками Анд, Австралии и Новой Зеландии, а также лежащих между ними и Антарктикой островов и обнаружит наличие на них антарктических видов, считаемых сейчас эндемичными, но пока для такого утверждения нет оснований.

Нет никакого сомнения, что в результате опубликованных до настоящего времени сборов отображается лишь незначительная часть

флоры Антарктического материка. Дальнейшие антарктические экспедиции, число которых с каждым годом все увеличивается, дадут более исчерпывающие данные об этой флоре, которые и помогут установить историю ее происхождения.

Архипелаг Кергелен

Субантарктические острова, флора которых входит в состав антарктической флористической области, разбросаны между Америкой и Африкой на большом расстоянии друг от друга. Часть из них лежит к югу Африки, другая — к югу от Австралии и Новой Зеландии и третья между оконечностью Ю. Америки и Антарктикой.

Из числа островов, лежащих против Африки, наиболее значительным является архипелаг Кергелен (между 48° и 50° ю. ш. и 68° и 71° в. д.). Он образован древними изверженными породами, на которых имеются наслоения лав различного возраста, от мезозойских до третичных (Seward, 34).

Есть основания предполагать, что этот архипелаг в прошлом простирался значительно дальше на запад. Западные его берега в результате абразии представляют собой вертикальные, трудно доступные обрывы, наоборот, восточные и северо-восточные — изрезаны многочисленными бухтами, фиордами и каналами, отделяющими многочисленные острова и полуострова. По рельефу Кергелен представляет собой ряд террас, местами нарушаемых вулканическими поднятиями, достигающими 1960 м высоты (г. Росса). Топография острова свидетельствует о ледниковой эрозии. В настоящее время ледники покрывают лишь небольшую территорию в 500 км² в западной части острова, но в прошлом оледенение архипелага было значительно больше. Очевидно, в это время и была уничтожена его древесная растительность.

Еще менее значительны острова, лежащие к югу от Новой Зеландии: Окленд, Кэмбелл, Маккуори, представляющие, несомненно, часть суши, в состав которой входили Новая Зеландия, Австралия и Новая Гвинея. Они производят впечатление обломков пенеплена, нигде не превышающего 600 м высоты.

В противоположность антарктическим субантарктические условия климата отличаются исключительной ровностью. Это наиболее выраженный океанический климат. Температурная разница времен года настолько незначительна, что по существу нет различия между зимой и летом. Ветры отличаются большой силой и постоянством, а так как они дуют с океана, воды которого еще мало охлаждены, то и приносят большое количество осадков. Метеорологические наблюдения указывают, что 250—300 дней здесь в году дождливы, и количество выпадающих осадков достигает 1000 мм. Относительная влажность воздуха превышает 70%; туманы почти постоянны.

Главный остров Кергелен был назван Куком, вследствие условий его климата, островом Отчаяния. Его климат по равномерности сходен с тропическим, но температура его ниже на 20°. Средняя годовая температура здесь 4.2°, зимы 2°, а лета не превышает 6.4°. Средние минимумы зимы—1.7° и лета 1.1° мало отличаются друг от друга. Абсолютный минимум равен —2.5°, а максимум 7.3°. В течение всего года не проходит 2—3 дней, чтобы не свирепствовала буря, несущая дождь, снег или град. Общее количество осадков, выпадающих за год, составляет около 1000 мм. Солнца почти не бывает видно. Такие климатические условия исключают возможность произрастания в настоящее время на этих островах древесной растительности.

Субантарктические острова, лежащие в Тихом океане, имеют более благоприятный климат. Остров Оклэнд (50°30′ ю. ш.) имеет в летние месяцы среднюю температуру, приближающуюся к 10°.

Острова Кергелен представляют собой пустыню с одиночными растениями, укрывшимися от ветров в защищенных местах. Только два растения играют роль в характере ландшафта: подушковидное зонтичное — Azorella selago, растущее в мало благоприятных экологических условиях, и розовоцветное — Acaena adscendens, встречающееся в более защищенных от ветров местах и при лучших почвенных условиях. В расщелинах скал растет крестоцветное — кергеленская капуста (Pringlea antiscorbutica) с крупной розеткой листьев, похожих на листья капусты.

Весьма интересно то обстоятельство, что все покрытосеменные, относящиеся к опыляемым насекомыми родам, имеют здесь редуцированные цветы и уже вторично приспособились к самоопылению или к ветроопылению. В последнем случае цветы таких видов имеют необычайно длинные тычинки и рыльца. Насекомые на Кергелене имеются, но крылья у них редуцированы, вследствие этого они никакой роли в опылении цветов не играют. Это, очевидно, и вызвало приспособление растений к другим факторам опыления.

Флора Кергелен насчитывает, помимо мхов и лишайников, всего 30 видов высших растений, относящихся к 30 родам. Из числа этих видов 9 относятся к папоротникообразным, остальные же к покрытосеменным, причем 7 из них однодольных и 12 двудольных. Пять из этих видов эндемичны для Кергеленского архипелага.[1] Для некоторых из них давность происхождения является несомненной. Так, монотипный род Pringlea, имеющий в настоящее время лишь один вид на Кергелене, представляет собой очень древний, систематически изолированный тип, происхождение которого пока не установлено. Он относится к монотипной подтрибе Stanleyinae трибы Thelypodieae семейства крестоцветных. Последняя имеет еще вторую подтрибу Heliophilinae. Относящийся к ней род Heliophila представлен в Ю. Африке приблизительно 100 видами.

Морфологическое строение Pringlea antiscorbutica (крупные стебли и листья, в то время как у всех остальных растений Кергелена мелкие листья), а также указанная систематическая изолированность заставляют предположить бо́льшую древность этого растения. По мнению Шенка (Schenck, 05), оно, благодаря своей удивительной способности приспособляться, должно было пережить оледенение Кергелен. Pringlea поднимается до 700 м н. у. м. и из всех высших растений Кергелена переносит наиболее низкую температуру. На защищенных местах она представляет собой крупное растение, на подверженных же ветру — карликовое, но и там и тут обильно осеменяется.

Таким же древним реликтом является Lyallia kerguelensis, относящаяся также к монотипному роду, но имеющему родственные связи в Андах Ю. Америки.

Неэндемичные виды распространены, помимо Кергелена, на Огненной Земле, Фолклендских о-вах и в Южной Георгии (4 вида). На островах Южной Георгии, также и на других субантарктических островах имеются 7 видов; общих с Новой Зеландией — 2 вида, встречающихся только в Австралии и Новой Зеландии — 1 вид и, наконец, только на субантарктических островах — 2 вида.

Таким образом, флора Кергелена имеет наибольшие связи с субантарктической Ю. Америкой, отстоящей от нее на 7400 км, и не имеет никаких связей с гораздо ближе расположенной Ю. Африкой. Тем не менее Шенк (l. c.) считает возможным объяснять происхождение этой флоры заносом семян птицами и ветром. Убедить такое предположение никого не может, так как какая же птица или какой порыв ветра может перенести семена через такое колоссальное расстояние. Даже в отношении тех видов, которые растут в Новой Зеландии или на близлежащих островах, возможность такого переноса все же исключается.

Здесь может быть только одно предположение, находящее подтверждение в современных геологических данных, что архипелаг Кергелен представляет собой остаток Антарктической суши или же находился некогда на очень близком расстоянии от нее.

Южная Георгия

Рассмотрение островов восточной части Тихого океана начнем с Южной Георгии, являющейся переходом от субантарктической к антарктической области. Ее климат и растительность носят субантарктический характер, но сильное оледенение говорит о близости Антарктики.

Южная Георгия расположена между 54° и 55° ю. ш. и между 35° 5′ и 38° 10′ в. д., на расстоянии 1500 км от Фолклендских островов и 1900 км от оконечности Ю. Америки — мыса Горн. Длина ее равняется 150 км, ширина 25 км.

[1] Poa Cookii, Festuca kerguelensis, Colobanthus kerguelensis, Lyallia kerguelensis, Ranunculus Moseleyi и Pringlea antiscorbutica.

Остров почти повсюду круто поднимается из моря, не образуя низменной береговой полосы. Высшая точка его хребта лежит на высоте около 3000 м. Наиболее высокая часть острова покрыта вечным снегом и льдом. Мощные ледники спускаются до побережья моря.

Ю. Георгия изрезана серией долин и изрыта ледниками. Две громадные морены свидетельствуют о двукратном наступании ледников, превышавших современные. Граница вечного снега лежит в настоящее время на высоте 600 м в восточной части острова и спускается ниже в его западной части.

Климатические условия Ю. Георгии, вследствие проходящего вблизи холодного антарктического течения, очень неблагоприятны для растительности. По имеющимся незначительным метеорологическим данным, средняя годовая температура равняется 1.4°; абсолютный максимум достигает 17.8°, а минимум —12.3°. Средняя температура лета 4.6°, а зимы —1.3°. Количество дней в году с температурой ниже нуля равняется 200. Годовое количество осадков достигает около 1000 мм, из которых меньшая часть выпадает зимой.

Флора Ю. Георгии включает (Skottsberg, 08) всего 19 видов высших растений, относящихся к 17 родам. Из них 4 вида относятся к папоротникообразным (1 плаун и 3 папоротника), 7 — к однодольным и 8 — к двудольным. Эти высшие растения приурочены в своем распространении главным образом к береговой полосе и не проникают в глубь острова выше 300 м. Только два растения играют роль в ландшафте острова. Это злак — туссок (Poa flabellata), достигающий 1.5 м высоты, и розовоцветное — Acaena adscendens.

В то время как первое растение покрывает значительные участки острова с относительно сухой почвой, второе произрастает в большом количестве экземпляров в долинах, по берегам речек и на влажных, защищенных местах горных склонов. Таким образом, так же как на Кергелене, Acaena растет там, где не растет Azorella; здесь она не конкурирует с Poa.

Если из упомянутых 19 видов исключить 3 широко распространенных вида, то из оставшихся 16 видов 8 являются общими с островами Кергелен. Среди этих общих видов нет характерных для Кергелена Azorella selago, Pringlea antiscorbutica, Cotula plumosa. Но наибольшее сходство флора Ю. Георгии имеет с Фолклендскими о-вами, так как из упомянутых 16 видов 14 растут на этих последних. Отсутствующие на Фолклендских о-вах два вида — Phleum alpinum и Acaena tenera — растут на Огненной Земле, так же как и все остальные 14 видов Ю. Георгии. Общими с Новой Зеландией являются гвоздичное — Colobanthus subulatus (также в Австралии) и Acaena adscendens. Оба эти вида растут также на Огненной Земле и Фолклендских о-вах.

Большой интерес представляет нахождение в Ю. Георгии злака Phleum alpinum, растущего и вдоль Магелланова пролива, тогда как другая часть его ареала находится в горах северного полушария и в арктической зоне. На вопросе о происхождении таких биполярных ареалов мы ниже еще остановимся.

Среди этих высших растений Ю. Георгии, в отличие от флоры Кергелен, нет ни одного эндемичного вида, что как будто указывает на недавность появления их на острове.

Мхи, наоборот, обнаруживают высокий эндемизм: три рода и 60% видов являются эндемичными (Herzog, 26). Род Willia представлен лишь одним видом, распространенным помимо Ю. Георгии еще на Кергеленах и Огненной Земле.

Скоттсберг (l. c.) считает, что флора высших растений Ю. Георгии попала на нее путем заноса ветром и птицами с Огненной Земли и Фолклендских о-вов после первого покрывшего весь остров оледенения, но перед вторым, более сильным, чем современное. В отношении же

мхов он приходит к заключению (Skottsberg, 21), что они представляют собой остаток древней антарктической флоры.

Фолклендские острова

Фолклендские о-ва лежат на 51°—52°30′ ю. ш. и 57°,5—61°,5 в. д.; на расстоянии всего 480 км от Магелланова пролива. Они образованы двумя крупными островами — Западным и Восточным — и многочисленными окружающими их мелкими островами.

Геологически они имеют южноамериканское происхождение и находятся на продолжении подводного цоколя Патагонии, лежащего на глубине 100—200 м. Тем не менее они обнаруживают сходство не с противолежащей береговой полосой атлантической Америки, а с тихоокеанским ее побережьем, что свидетельствует об имевшем место их смещении. Фолклендские о-ва представляют собой древнюю сушу; только их юго-восточная часть, Лафония, образована более молодыми пермо-карбоновыми отложениями с отпечатками папоротника — Glossopteris. Это свидетельствует о том, что и эти острова представляли собой некогда часть того же материка Гондваны (в смысле дю-Тойта).

Рельеф Фолклендских о-вов представлен преимущественно обширными равнинами, кое-где прорезанными сильно размытыми возвышенностями, не превышающими 700 м высоты.

Фолклендские о-ва имеют уже несколько более континентальный климат, что объясняется задержкой ветров, дующих с Тихого океана, противолежащими Андами.

Средняя годовая температура достигает 7.3°, а января, т. е. самого жаркого месяца, 9.7°, максимальная же температура превышает иногда 20°; средняя минимальная температура равна —5.4°. Количество осадков обычно не превышает 520 мм. Остальные климатические условия сохраняют свой субантарктический характер: сильные и частые ветры, большое количество дождливых дней (свыше 236), равномерное распределение осадков. Фолклендские о-ва омываются умеренным течением, чем объясняется незначительная роль, которую играют в его климате снегопады и заморозки. Этим же объясняется и отсутствие ледников. Снежный покров Фолклендских о-вов достигает очень незначительной толщины, и, повидимому, оледенения его никогда не происходило.

Растительность Фолклендских о-вов, несмотря на близость к Ю. Америке и сходство с флорой Огненной Земли, отличается полным отсутствием лесов и ничтожным количеством деревянеющих растений. Только два из них: сложноцветное — Chiliotrichum amelloides и вероника (Veronica elliptica), представляют собой небольшие кустарники. Остальные же являются карликовыми ползучими кустарничками: Empetrum rubrum, близкий E. nigrum северного полушария, вересковые — Pernettya pumila и Gaultheria microphylla, ползучая мирта (Myrtus communis) и немногие другие.

Из растений, играющих наибольшую роль в характере ландшафта, можно назвать лишь Bolax glebaria, образующую, подобно родственной Azorella glebaria на Кергеленах, громадные подушки до 1.5 м высоты, а также злак — туссок (Poa flabellata). Впрочем, последний, образовывавший во время посещений островов Гукером вдоль береговой полосы густые заросли, в настоящее время почти уничтожен ввезенными на остров овцами. На болотистых местах растет лилейное — Astelia pumila, лютиковое — Caltha appendiculata и др.

Флора Фолклендских о-вов богаче флоры как Кергелен, так и Ю. Георгии, так как она включает около 139 видов (Skottsberg, 08). Раньше эта флора выделялась в особую флористическую провинцию ввиду ее высокого эндемизма. Но в дальнейшем исследование флоры Огненной Земли показало, что бо́льшая часть этих видов имеется и в составе последней. По всей вероятности, дальнейшие исследования сведут этот эндемизм к совсем небольшому размеру.

В общем сейчас установлено, что свыше 90% видов являются общими южной оконечности Америки и Фолклендским о-вам и имеют одинаковое происхождение, что впервые было показано русским ботаником Н. Альбовым (Alboff, 02). Тем не менее имеющиеся, примерно, 7% эндемичных видов свидетельствуют о довольно давнем отделении островов от Ю. Америки, хотя весьма вероятно, что в дальнейшем и эта разница с Огненной Землей еще более сгладится.

В отличие от Кергелен, отсутствие эндемичных родов говорит о все же более поздней изоляции фолклендской флоры по сравнению с кергеленской. Эти две флоры имеют, несомненно, общие корни, так как

18 видов из 30, имеющихся на Кергеленах, растут и на Фолклендских о-вах. Связь с флорой Ю. Георгии, как мы сейчас видели, еще более тесная.

Субантарктическая Ю. Америка

К югу от 41° ю. ш., начиная от Вальдовии, западные склоны Кордильер и береговую полосу Ю. Америки покрывает вечнозеленый, постоянно влажный лес (называемый вальдивийским). Отсюда элементы субантарктической флоры, появляющиеся еще севернее 41°, количественно все более и более увеличиваются.

Примерно, отсюда же хребет Кордильер разбивается на ряд цепей и горных массивов. Их разделяют идущие с северо-запада на юго-восток и с юго-запада на северо-восток глубокие, залитые морем долины, образующие род фиордов. Горы, достигающие высоты свыше 3000 м, по склонам покрыты лесами. Их покров прерывается в местах вулканической деятельности нагромождением продуктов извержений и горных обвалов. Этот характер рельефа сохраняется до самого Магелланова пролива, образующего разрыв хребта, имеющего продолжение на островах Огненной Земли.

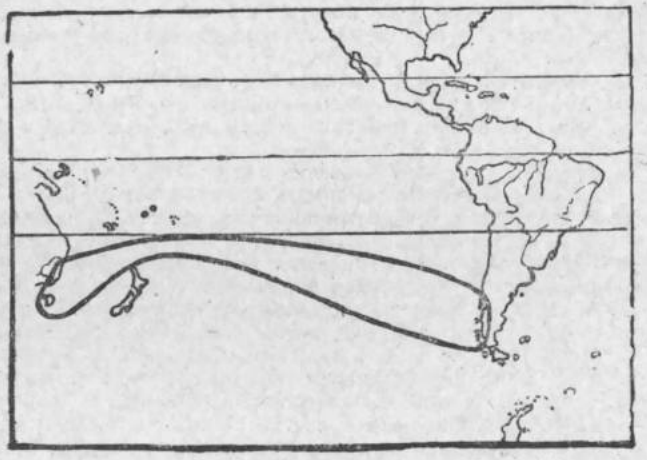


Рис. 56. Ареал рода Eucryphia (сем. Eucryphiaceae) (Hutchinson, 1926)

К востоку от Анд простирается низменность, имеющая высоту всего в 200—300 м, и то лишь в своей западной части, близ края хребта. К восточному побережью эта равнина постепенно еще снижается.

Климат южной оконечности Америки характеризуется непостоянством ветров, вследствие чего дожди выпадают в течение круглого года. По количеству осадков береговая влажная область сильно отличается от внутренней засушливой области. Первой свойственны сильные дожди, распределенные большей частью на протяжении всего года, лишь в некоторые годы с несколькими бездождными неделями в летние месяцы. Вследствие этого растительность представлена густыми лесами. Во внутренней области — в Кордильерах и на юге Патагонии по направлению к востоку континентальный характер климата с высокими летними и низкими зимними температурами все более и более усиливается. Леса сменяются степями.

Так, на островах Евангелиста (52° 24′ ю. ш.) в западной части южного Чили средняя годовая температура равна 6°.3, средняя температура самого теплого месяца 8°.6, самого холодного 4°.1, средний максимум 14°, а минимум —2°; годовое количество осадков достигает 3030 мм. Во внутренней же части, в Пунта-Аренас, находящемся южнее предыдущей станции на берегу Магелланова пролива средняя годовая температура 6°.7, средняя самого теплого месяца 11°.4, самого холодного —2°,1, средний максимум 23°, а минимум —6°; годовое количество осадков достигает всего 490 мм. Таким образом, восточная часть значительно континентальнее, чем определяется и характер ее растительности.

Еще дальше к востоку имеются метеорологические данные для колонии Сармиенто (45° 35′ ю. ш.), характеризующие уже сильно континентальный, почти полупустынный климат. Здесь средняя годовая температура равняется 10°.4, абсолютный максимум

достигает 37°, а абсолютный минимум —33°. Относительная влажность воздуха всего 66%, а годовое количество осадков 170 мм.

В пределах Огненной Земли для станции Ушуйя (54°52′ ю. ш.) метеорологические данные следующие: средняя годовая температура 5°.4, средний максимум 26°, а средний минимум —9°, абсолютный же минимум превышает —20°. Годовое количество осадков 480 мм.

Этими экологическими условиями определяется распределение растительности (Skottsberg, 10; 16). Вальдийский лес представляет собой девственный лес, весьма разнообразный по своему видовому составу. Из деревьев здесь главную роль играют: вечнозеленые буки — Nothofagus Dombeyi и N. nitida, Eucryphia cordifolia, Weinmannia trichosperma, Laurelia aromatica, Myrtus luma, Drimys Winteri, из голосеменных — Saxegothaea conspicua, Podocarpus nubigena и P. chilina, Fitzroya patagonica.

В подлеске, а также на опушке леса, у самого берега моря густые заросли образуют чилийский бамбук (Chusquea quila и Ch. colihue). Из числа других кустарниковых можно назвать: Berberis microphylla и B. Darwinii, Aristotelia macqui, виды Pernettya, Escallonia, Fuchsia coccinea, Pseudopanax и др. Немногие папоротники—Alsophila quadripinata, Blechnum magellanica и др. — представлены большим числом экземпляров. Лианы играют большую роль в ландшафте. Таковы Hydrangea scandens, виды Cynanchum, Cissus striata и др. На стволах деревьев растут эпифитные папоротники и только два вида покрытосеменных: Fascicularia bicolor и Sarmienta chilense.

На болотистых местах этот лес сменяется редколесьем из Libocedrus tetragona и листопадного Nothofagus antarctica. Аналогичное изменение видового состава леса происходит и при подъеме в горы. На высоте 1000—1200 м вечнозеленые буки сменяются листопадными Nothofagus antarctica. На высоте 1300—1400 м начинается угнетенный рост деревьев, а еще выше подушковидные и субантарктические виды сменяют кустарниковую растительность.

Среди альпийской растительности много видов, растущих на Огненной Земле и Фолклендских о-вах, как Empetrum rubrum, Chiliotrichum diffusum, подушковидные Azorella, Astelia, а также Primula farinosa v. magellanica, Ranunculus peduncularis, Viola tridentata и др.

Примерно, на 48° ю. ш. вальдивийский лес сменяется более бедным по видовому составу и уже чисто субантарктическим, но также влажным магелланским лесом. Указанные выше виды вечнозеленых буков сменяются другим, также вечнозеленым, видом — Nothofagus betuloides, который в Кордильерах появляется уже на 40° 30', но только здесь на 48° образует леса. Вместе с тем исчезают древовидные миртовые, чилийский бамбук и другие виды. Drimys Winteri и Libocedrus tetragona продолжают входить в состав леса. Количество лиан и папоротников уменьшается. Граница леса, образованная повсюду Nothofagus antarctica, быстро снижается и на Огненной Земле лежит на высоте всего 400—500 м.

Характерные черты этого субантарктического влажного леса, называемого в отличие от тропической гилеи, нотогилея, остаются неизменными до самой оконечности Огненной Земли — мыса Горна. Но многие виды, в том числе все лианы, доходят только до Магелланова пролива или, если встречаются по другую его сторону, то все же далеко на юг не идут.

На восточных отрогах Анд состав леса и границы распространения отдельных видов иные, чем в их западной части. Так, до 44° ю. ш. леса образованы хвойными Libocedrus chilensis, а также листопадными видами Nothofagus: N. pumulio и antarctica. Господство субантарктического леса начинается южнее 44° ю. ш. Главным образующим лес деревом является N. pumilia, сменяемый на востоке, на границе со степью, N. antarctica.

Дальше к востоку леса исчезают и сменяются вплоть до побережья Атлантического океана степями. Вследствие однообразия климата в этой части Патагонии заметной разницы между северной и южной частями этих степей, как это наблюдается в отношении леса, здесь не установлено. Но постепенное снижение температуры по направлению к югу влечет за собой и постепенное исчезновение отдельных видов.

Степная флора носит все характерные черты ксерофитизма: недоразвитие листьев, мясистость стеблей, образование подушек, кожистые листья, сильное опушение и пр. Различают несколько типов степей по доминированию злаков Festuca или Stipa. Но в состав степной флоры входят и двудольные (например, характерное зонтичное Mulinum), в том числе ряд кустарников. Эти степи продолжаются и к югу от Магелланова пролива, занимая северо-восточную часть Огненной Земли. Остальная же территория последней, за исключением высокогорного пояса, покрыта лесами.

Леса Огненной Земли образуют два типа. В западной и южной ее частях растет влажный лес с вечнозеленым буком — Nothofagus betuloides, с Drimys Winteri и более слабо представленным лавровым — Maytenus magelanica. Наличие на этой широте вечнозеленых лесов, прерываемых спускающимися к морю ледниками, возможно, несмотря на холодноумеренный климат, благодаря равномерности температурных условий и большому количеству осадков. Об обилии влаги свидетельствуют такие влаголюбивые папоротники, как виды Trichomanes, Hymenophyllum и др., густо покрывающие стволы деревьев.

В юго-восточной части Огненной Земли климатические условия различных времен года более резко выражены. Количество осадков вполовину меньше, чем на западе; зимой они выпадают в виде снега, долго покрывающего землю. Здесь вечнозеленые леса сменяются листопадными, образованными Nothofagus pumilio и N. antarctica. Только кое-где еще попадаются отдельные экземпляры вечнозеленого N. betuloides.

В степной северо-восточной части Огненной Земли характерны громадные подушки Bolax glebaria, Euphrasia antarctica, кустарники Berberis microphylla и B. empetrifolia, Chiliotrichum diffusum, виды Pernettya. Выше границы леса виды Bolax, а также и другие подушковидные растения Azorella selago и A. lycopodioides — образуют формацию высокогорной растительности.

Анализ флоры субантарктической Америки впервые был намечен Гукером в упомянутой его «Флоре Антарктики». Позже Альбовым специальная работа была посвящена выявлению элементов этой флоры и ее истории. Это исследование, явившееся результатом кратковременной экспедиции нашего талантливого ботаника в 1895 г. на Огненную Землю и законченное им в 1897 г., всего за полгода до его смерти, было опубликовано музеем Ла-Платы только в 1911 г. (Alboff, 11). В 1907—1909 гг. флора Патагонии и Огненной Земли была значительно детальнее исследована Скоттсбергом, участником шведской южнополярной экспедиции. Результатом явились многочисленные и в высшей степени ценные работы этого автора, частью нами уже цитированные, частью же еще подлежащие нашему дальнейшему рассмотрению.

Детальное изучение флоры субантарктической Америки, а также исследование систематического и географического положения характерных для нее родов выявили значительные неправильности в предложенной Альбовым разбивке видов и родов этой флоры на элементы. Вследствие этого выведенные им процентные соотношения этих элементов в настоящее время уже не могут быть приняты. Тем не менее работа Альбова не вполне утратила свое значение, так как она содержит много ценных наблюдений и интересных мыслей, связанных с историей антарктической флоры.

Но если анализ Альбова уже не соответствует современному знакомству с флорой Патагонии и Огненной Земли, то взамен этого новый подробный ее анализ никем не опубликован. Вследствие этого мы можем лишь наметить основные элементы этой флоры, основываясь на данных Скоттсберга (Skottsberg, 16).

Мы видели, что леса Западной Патагонии относятся к двум различным типам — вальдивийскому и магелланскому, окончательно сменяющимся между 47° и 49° ю. ш. В составе вальдивийского леса можно выделить два экологических основных элемента: один лесной, занимающий береговую зону, и второй — горный или горно-лесной. Первый относится к древнечилийскому флористическому элементу,[1] имеющему корни своего происхождения в неотропической флоре. Характеризующие его черты сложились в результате поднятия Анд над уровнем моря, вследствие чего различия между флорой Чили, с одной стороны, и флорами Бразилии и Аргентины, с другой, весьма значительны. Мы здесь имеем вновь, так же как мы это уже видели в отношении палеотропической флоры, ясный процесс превращения тропической флоры в умеренную.

Но здесь чрезвычайно интересно наблюдать столкновение американских умеренных элементов, распространявшихся к югу от тропической зоны, с элементами древнеантарктической умеренной флоры, рас-

[1] К сожалению, Скоттсберг не дает списка родов для выделяемых им элементов. Поэтому приводимые примеры нам приходится давать самим. К древнечилийской флоре надо, повидимому, отнести роды, еще имеющие ясные связи с неотропической флорой и в большинстве случаев далеко на юг не идущие, как Chusquea, Fascicularia, Phrygilanthus, Pilea, Abutilon, Aristotelia, Eugenia, Myrtus, Buddleia, Griselinia. Только немногие относящиеся к этому элементу роды доходят до Огненной Земли, как, например, Maytenus, Tepualia и др.

ширявших к северу свой ареал в субантарктической Америке. Поэтому в пределах вальдивийского леса, в Береговых Кордильерах, вследствие благоприятных для них экологических условий, севернее 41° ю. ш. в состав лесной растительности входят такие антарктические виды, как Eucryphia cordifolia, Nothofagus Dombeyi, Fitzroya patagonica, виды Laurelia и др.

Магелланский лес образован теми же элементами, что и вальдивийский, т. е. древнечилийским и антарктическим, но с той разницей, что здесь меняются роли этих элементов. Господствующим все более и более становится антарктический элемент,[1] древнечилийский же, чем дальше на юг, тем все больше приобретает подчиненное значение или совсем исчезает.

Обращаясь теперь к горной андийской флоре, мы найдем те же соотношения: соперничество американского[2] с антарктическим[3] элементом с той разницей, что здесь, в горных условиях, последний получает возможность большего распространения, чем в более теплой береговой полосе.

В составе андийской флоры имеется ряд широко распространенных родов, как Berberis, Viola, Melandryum, Oxalis, Epilobium, Valeriana, Carex и др., образовавшие здесь циклы своеобразных и многочисленных видов, являясь, несомненно, древними элементами южноамериканской флоры.

Но помимо них мы находим в субантарктической Америке несколько видов, тождественных или викарных арктическим или субарктическим видам. Нахождение здесь этих бореальных элементов вызвало разнообразные толкования этого удивительного разрыва в их распространении, вследствие чего нам необходимо более подробно остановиться на этом элементе.

Биполярные ареалы

С тех пор как первые экспедиции на Огненную Землю и Фолклендские о-ва — Коммерсонеа, Дюмон д'Юрвиля и в особенности экспедиция Росса, в которой участвовал Гукер, доставили сведения о произрастании на них арктических и субарктических растений, проблема биполярных ареалов служила предметом неоднократного рассмотрения. Загадочность этого разрыва ареала, в промежутке между частями которого расположена во всю ширину неотропическая зона, в пределах которой эти растения обитать не могут, привлекала внимание многочисленных исследователей, начиная от Дарвина и Гукера. Еще в 1939 г. Стеффеном опубликована (Steffen, 39) новейшая сводка по этому вопросу, которой мы в дальнейшем и воспользуемся.

С самого начала необходимо только оговориться, что в этом разделе мы будем рассматривать не биполярные ареалы семейств и таких родов, как Ranunculus, Caltha, Saxifraga, Draba, Lupinus, Gentiana, Veronica, Euphrasia, Pedicularis, Plantago, Valeriana, Senecio и др. Своеобразность эндемичных циклов и форм, которые эти роды образовали в южном полушарии, говорит о давнем, во всяком случае не позднее чем с третичного периода, нахождении их в этих современных обитаниях. Этот разрыв ареалов является результатом широкого распространения родов, еще при своем возникновении мало дифференцированных,

[1] Nothofagus betuloides, N. antarctica, N. nitida, N. pumilio, Drimys, Fuchsia, Gunnera, Veronica (Hebe), Ourisia и др.

[2] Например, Anarthrophyllum, Echinocactus, Opuntia, Mulinum, Nicotiana, Bentamiella, Gamocarpha, Nardophyllum, Nassauvia и др.

[3] Например, Lomatia, Colobanthus, Drimys, Acaena, Fuchsia, Gunnera, Azorella, Pernettya, Calceolaria и др.

в то время, когда материки были связаны в одно целое. В отношении таких родов циркумполярное распространение ничего загадочного не представляет. На соображениях о нахождении этих родов в субантарктической зоне мы остановимся позднее.

Сейчас же нашей задачей является объяснение нахождения в южном полушарии тождественных видов или небольших в систематическом отношении уклонений от арктических или субарктических видов. Некоторые систематики считают такие уклоненные формы за разновидности, другие, основываясь не на морфологических отличиях, а на географической удаленности их, выделяют их в самостоятельные виды. Это дело вкуса и неурегулированности понятия о виде и низших систематических единицах. Во всяком случае, как бы мы их ни называли, несомненно, что степень их уклонений от бореальных видов настолько незначительна, что недавний характер разрыва их ареалов не может вызвать какие-либо сомнения.

Мы оставляем в стороне биполярные виды мхов и папоротникообразных, время происхождения которых настолько от нас отдалено, что мы имеем очень мало данных для суждения о происхождении их современного ареала. Также отбрасываем и ряд видов заносного характера и космополитов с очень широкой амплитудой приспособляемости, а остановимся только на тех видах, биполярный разрыв ареалов которых может считаться действительно загадочным.

Таких видов,[1] согласно Стеффену, 16. Все они являются арктоальпийцами или субаркто-ореофитами. Иначе говоря, мы имеем здесь дело не с чисто арктическими видами, а с ореофитами, растущими и в альпийских поясах горных хребтов. Это весьма важное обстоятельство, облегчающее объяснение биполярности этих ареалов.

Объяснения, которые давались этим биполярным ареалам, были троякого характера. Одни искали их в заносе этих растений человеком, птицами, ветром, морскими течениями (Grisebach, 56). Другие считали, что они являются результатом распространения этих видов по горным системам в четвертичном периоде, когда общее охлаждение климата могло способствовать таким миграциям. Наконец, третьи пытались в этих видах найти доказательство политопного происхождения видов.

В отношении указанных 16 видов нет никакого основания предполагать занос их человеком. Образование многими из них эндемичных разновидностей или превращение их в викарные виды исключает возможность их столь недавнего заноса. Случайные же факторы, как ветер, птицы, морские течения, при переносе диаспор на большие расстояния — а в данном случае речь идет о 8000—9000 км — нельзя серьезно принимать во внимание, как мы это неоднократно старались обосновать (см. ч. I). От этих ничем не подтверждаемых доказательств уже давно пора совсем отказаться, точно так же как и от теории политопного происхождения (см. ч. I), не выдерживающей никакой критики.

Остается, следовательно, только одно возможное объяснение — это постепенное распространение этих видов по горным системам. Такое объяснение не представляет особых затруднений, в особенности если учесть, как это делает Стеффен (l. c.), перемещение экваториальной зоны, вытекающее из теории перемещения материков Вегенера.

Но сейчас же возникает вопрос, в каком направлении шло распространение этих биполярных видов, т. е., иначе говоря, в южном или северном полушарии находятся центры их происхождения. На этот во-

[1] Carex microglochin, C. capitata, C. incurva, C. Maclowiana, C. magellanica, Poa stenantha, Vahlodea atropurpurea, Phleum alpinum, Alopecurus alpinus, Trisetum spicatum, Calamagrostis stricta, Primula farinosa v. magellanica (P. Magellanica), Anemone multifida, Draba (incana) magellanica, Empetrum rubrum, Gentiana prostrata.

прос надо ответить, что оно могло итти в обоих направлениях, но не всегда мы сейчас можем точно установить, откуда — с севера или с юга — шла миграция вида. Примером может служить род Empetrum, представленный в субантарктической Америке видом E. rubrum, а в арктической и северной умеренных зонах — циркумполярным E. nigrum. Но, помимо этих двух видов, в Ньюфаундленде, вокруг залива св. Лаврентия, растут еще два описанных Фернальдом вида — E. atropurpureum и E. Eamesii, более близкие к южному E. rubrum, чем к северному E. nigrum (Fernald, 25).

Согласно Стеффену, несомненно южное антарктическое происхождение имеет Carex microglochin. Этот вид образует промежуточное звено между родом Carex и распространенным в южном полушарии родом Uncinia. Вместе с тем морфологические признаки, отличающие эти два рода, не дают оснований для того, чтобы вывести Uncinia из Carex, а скорее наоборот. Но несомненно, что большая часть видов Carex имеет северное происхождение.

Необходимая предпосылка для доказательства возможности этих миграций — существование альпийского пояса горной цепи — в данном случае имеется, так как Анды уже в олигоцене достигали высоты, превышающей границу распространения леса. Распространению этих полярных видов не могло не способствовать перемещение экватора. Экватор в эоцене на долготе Америки должен был быть расположен на 30°, а в олигоцене — на 25° севернее современного положения, когда Колумбия находилась уже вне тропической зоны. Следовательно, в это время антарктические виды могли беспрепятственно мигрировать по цепи Анд почти до самого севера Ю. Америки.

В течение всего третичного периода шло перемещение экватора к югу, причем в начале четвертичного периода он оказался на 20° южнее, чем в данное время. Это обстоятельство и связанное с этим охлаждение климата во всей лежащей к северу от тогдашней экваториальной зоны области явилось, в свою очередь, благоприятным для миграции арктических видов на юг. Возможность этого позднего распространения арктических видов в пределы южного полушария объясняет сохранение их в большем количестве в южном полушарии и малую их измененность.

При перемещении экватора с севера на юг, распространившиеся в третичном периоде на север антарктические виды должны были оказаться в неблагоприятных условиях. Тем не менее можно предположить, что часть их сохранилась в верхнем поясе Кордильер, оставшемся если не повсеместно, то частично вне границы леса.

В начале четвертичного периода эти виды по хребту Скалистых гор достигли арктической Америки, откуда распространились на запад до гор Азии и Европы.

Мигрировавшие с севера виды находились по отношению к перемещавшейся экваториальной зоне в более благоприятных условиях. Их прохождение через нее должно было произойти в четвертичном периоде, когда Анды уже почти достигли современной высоты, давшей возможность этим арктическим видам пересечь тропическую зону при их распространении на юг. Оледенение Анд в ледниковое время, частично сохранившееся до настоящего времени, привело к вымиранию большинства этих видов в промежуточных местообитаниях, в результате чего мы и имеем сейчас такие разорванные биполярные ареалы. Единственное затруднение для объяснения изложенных миграций может представить только Панамский перешеек, имеющий сейчас возвышенности, далеко не достигающие 1000 м и поэтому доверху покрытые лесом. Этот промежуток между северной оконечностью Анд, где они доходят до 3000 м высоты, и Кордильерами де Сантьяго в Центральной Америке составляет около 600 км. Имели ли Панамские горы в первой половине четвертичного периода ту же высоту, что и сейчас, или они снижены эрозией, доходил ли лес во время ледникового периода до самых их вершин, как сейчас, или существовал безлесный пояс или безлесные участки, давшие возможность рассматриваемым видам преодолеть это препятствие на своем пути, — этого мы сейчас сказать не можем. Но что означенные миграции действительно осуществлялись, мы, к счастью, имеем два свидетельства.

Одним из них является то обстоятельство, что не все виды вымерли в промежуточных местонахождениях между арктической и антарктической частями своего ареала. Ряд видов [1] сохранился в изолированных местообитаниях в Андах и Скалистых горах. Второе же свидетельство о существовании таких миграций — это виды, [2] в своем распространении достигшие Анд, но, очевидно, не дошедшие до Патагонии и Огненной Земли.

Хуан-Фернандес и Гаваи

Прежде чем перейти к выводам, касающимся всех рассмотренных флор, необходимо еще остановиться на флорах архипелагов Хуан-Фернандес и Гаваи, замечательных по своему видовому составу и по многочисленности древних реликтов. Их происхождение и взаимоотношения между собой и с флорой Ю. Америки были предметом неоднократных специальных исследований, но тем не менее ни одно из предложенных объяснений не может считаться общепринятым.

Архипелаг Хуан-Фернандес состоит из трех островов — Масатиерра, Санта-Клара и Масафуерра — и лежит в Тихом океане на 33°38′ ю. ш. и 81°9′ в. д., в 600 км от Чили. Архипелаг Гаваи, или Сандвичевы о-ва, расположен в северном полушарии и значительно дальше от берегов Америки. Он входит в состав Полинезии и состоит из 14 вулканических островов, лежащих на 21—19° с. ш. и 162—157° в. д.

Согласно анализу флор этих архипелагов, даваемому Скоттсбергом (Skottsberg, 25), Хуан-Фернандес имеет всего 142 вида. Из этого числа около 43% имеют южночилийское происхождение, 39% не имеют совершенно или очень слабые связи с флорой Ю. Америки и являются систематически изолированными — он их обозначает как древнетихоокеанский элемент; 13% имеют ясные связи с Новой Зеландией и Полинезией; 13% — с магелланской и субантарктической флорами. Широко распространенные виды представлены всего 2%. Это уже ясно указывает на то, что случайные факторы сыграли наименьшую роль в формировании этой флоры.

Еще интереснее состав видов Гаваи, общее количество которых определяется в 900. Здесь мы находим всего 7.5% видов американского происхождения, 32.3% — древнетихоокеанских видов, 29% — австралийско-полинезийских, 26.5% — индо-малайских, 1.2% — субантарктических, 0.2% — бореальных и 3.3% широко распространенных. Эти процентные данные не могут считаться окончательными, но тем не менее они выявляют, вероятно, в достаточной степени правильно, соотношения элементов этих флор.

Скоттсберг считает, что идентичных видов, общих обоим архипелагам, имеется всего 3, притом очень мало характерных. Количество викарных видов также незначительно. Но в то же время значительная часть видов обоих архипелагов имеет одни и те же тихоокеанские род-

[1] Из числа указанных биполярных видов таковыми являются: Carex Maclowiana, C. incurva, C. capitata, C. magellanica, Alopecurus alpinus, Phleum alpinum, Trisetum spicatum, Anemone multifida, Draba magellanica.

[2] Ranunculus cymbalaria, Bartschia alpina, Arnica alpina.

ственные связи. Обоим им свойственны элементы, систематически изолированные, не имеющие американского происхождения, а относящиеся по общим чертам морфологического строения и географическим связям к древней антарктической флоре.

Выводы, к которым приходит Скоттсберг в результате этого анализа, сводятся к следующему.

1. Как на Хуан-Фернандесе, так и на Гавайях имеется тихоокеанский, по существу, надо сказать, древнеантарктический элемент, не имеющий непосредственных связей с флорами близлежащих материков, а имеющий продолжение в Полинезии и Новой Зеландии. Многие из этих растений деревянисты, относятся к различным семействам и обнаруживают древний тип расположения листьев мутовкой или розеткой на концах стеблей и веток, как это мы уже видели в составе древней флоры Макаронезии.

2. Флора Гаваи имеет значительный процент индо-малайских элементов, отсутствующих на Хуан-Фернандесе.

3. Оба архипелага имеют австралийско-полинезийские элементы, отсутствующие в Америке. Это очень важное обстоятельство, в особенности для оценки флоры Хуан-Фернандеса, расположенного всего в 600 км от Ю. Америки.

4. Оба архипелага имеют американские элементы.

5. Оба имеют субантарктические элементы; при этом Хуан-Фернандес как в предыдущем, так и в настоящем случае пропорционально в бо́льшем количестве, чем Гаваи.

Эти трудно объяснимые взаимоотношения дали повод для различного рода толкований, на детальном разборе которых мы останавливаться не можем и отсылаем интересующихся к указанной работе Скоттсберга.

Как уже неоднократно было указано, для нас неприемлемы объяснения заноса на такие острова ветрами, птицами, морским течением древних, систематически изолированных видов, в то время когда широко распространенные на близлежащих материках растения почти или совсем отсутствуют, а флоры близлежащих островов не смешиваются. В данном случае неприемлема и точка зрения Вегенера на рассматриваемые архипелаги, считающего их такими же древними, как сами материки — кусками сиал, плавающими в симе и всегда существовавшими в виде островов. Согласно его взглядам, никакой связи с материками они не имели, а расстояние между ними и Америкой даже сократилось вследствие движения ее на запад. При таком объяснении заселение этих островов растениями и животными могло произойти опять-таки только под действием случайных факторов. Нашей точке зрения вполне соответствует объяснение, даваемое Скоттсбергом, которое заключается в следующем.

Современное очертание тихоокеанского побережья Ю. Америки определяется Андами. До поднятия этого громадного хребта, которое началось в меловом периоде, происходило главным образом в третичном периоде и сейчас еще не закончено, оно должно было носить другой характер. Должны были иметь место значительные опускания береговой полосы и распадение ее на острова.

Хуан-Фернандес представляет собой архипелаг вулканических островов, находившихся некогда в связи с этим краем Америки или составлявших его часть. Во время этого соединения он получил часть своей древней флоры — древний американский и антарктический элементы. Последний достиг, по всей вероятности, хотя, быть может, и лишь частями Хуан-Фернандеса через Ю. Америку. В пределах последней многие из них вымерли или же, если сохранились, то приобрели особенности викарных видов. Если в составе флоры Хуан-Фернандеса

имеется такое большое количество древних элементов (мы еще детально познакомимся с ними ниже), то сохранение их объясняется изоляцией и благоприятными климатическими условиями, значительно ухудшимися на Чили.

Центр происхождения рассматриваемой флоры находился в области древнего антарктического материка. Об этом в числе других доказательств свидетельствует удивительное сходство флоры Хуан-Фернандеса с флорой о. Лорд Гоу (Hemsley, 96). Этот остров лежит на 31°30′ ю. ш. и 159° в. д. к востоку от Австралии. Из 209 видов его флоры 162 растут на Хуан-Фернандесе, в том числе и относящиеся к таким характерным антарктическим родам, как Drimys, Coprosma, Uncinia; те же древовидные папоротники — Dicksonia, Alsophilla.

Эндемичной пальме о. Гоу — Howea — соответствует родственный викарный род Juania, несомненно, дериват тропической флоры. И там и тут растут древовидные сложноцветные — виды Senecio, которые имеются также в Новой Зеландии, на о. Чатам, а также на св. Елене и Галапагоских о-вах.

Значительно труднее объяснить происхождение флоры Гаваи. Допущение существования материка в центре Тихого океана не имеет основания в современных океанографических и геологических данных. Единственное предположение, которое может быть сделано на основании ботанико-географических данных, это принятие существовавших связей флоры Америки через Антарктику — Новую Зеландию — Полинезию и Гаваи.

Палеоботанические данные

Общие черты в современной флоре разрозненных антарктических и субантарктических областей, с которыми мы сейчас ознакомились, в результате имеющихся палеоботанических данных перестают казаться случайными. Наоборот, они не оставляют сомнения в том, что выявляется единый центр происхождения древних антарктических элементов.

Ископаемые находки растений в рассматриваемой части южного полушария очень немногочисленны, но, несмотря на это, представляют исключительный интерес. Они в основном сводятся к следующему. В 1908 г. экспедицией Шекльтона на Антарктическом материке на 85° ю. ш. и 170° в. д. была найдена древесина хвойного дерева (Палибин, 15). В 1910 г. экспедицией капитана Скотта на этой же широте были найдены хорошо сохранившиеся отпечатки папоротника Glossopteris (по определению Сюорда). Таким образом, этой находкой было показано, что глоссоптериевая флора, характерная для пермокарбона Ю. Африки, Индии, Австралии, Новой Зеландии и Ю. Америки, имелась и на Антарктическом материке, составлявшем в то время вместе с ними, очевидно, одно флористическое целое.

Еще раньше, в 1840 г., экспедицией Росса с участием Гукера на о. Кергелен в базальтовых туфах были найдены громадные окаменелые стволы хвойных деревьев, свыше 2 м в диаметре (Edwards, 21). Более точное исследование ископаемых кергеленских древесин удалось произвести недавно, благодаря новым находкам, сделанным в 1931 г. Де-ла-Рю (De la Rue). Среди них имелись ископаемые остатки как хвойных, так и покрытосеменных деревьев. Хвойные, по определению Сюорда (Seward, 34), оказались относящимися к араукарии и получили название Araucarites Ruei. Они были представлены стеблями с густо расположенными на них листьями, чешуями, шишками и древесинами, настолько хорошо сохранившимися, что принадлежность их к роду Araucaria и притом к ее секции Eutacta не может вызывать сомнения.

Из остатков покрытосеменных, одна часть которых может быть отнесена к однодольным, другая же — к двудольным, лучше всего сохранились отпечатки листьев, определенные Сюордом как Dicotylophyllum Edwardsii. Он считает, что они имеют наибольшее сходство с антарктическим родом Coprosma из семейства Rubiaceae.

Если невозможность точно определить ископаемые остатки покрытосеменных не дает нам оснований для каких-либо выводов о составе древней кергеленской флоры, то нахождение несомненного араукариевого дает такую возможность.

В настоящее время род Araucaria представлен, примерно, 12 видами, относящимися к двум секциям Colymbea и Eutacta, связанных друг с

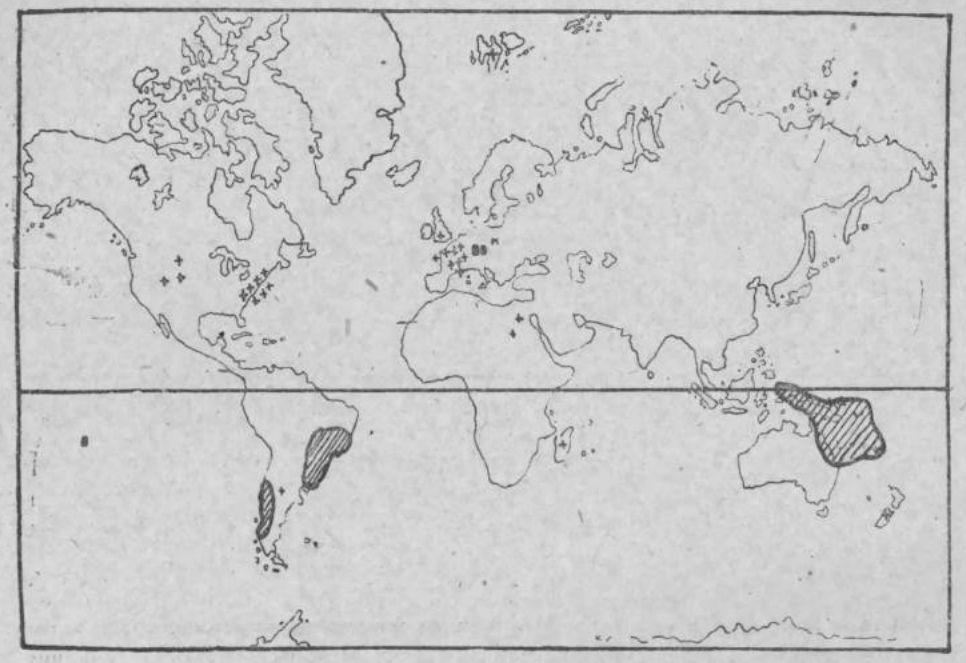


Рис. 57. Ареал распространения рода Araucaria: штриховка — современное распространение, *k* — ископаемые местонахождения каменноугольного, черные точки — пермского, крестики — мелового периодов (Studt, 1926)

другом переходами. Типичные виды секции Colymbea с бескрылыми семенами растут в Ю. Америке (Бразилия, Чили), где представители второй секции отсутствуют. Виды секции Eutacta растут в Австралии (Квинсленд), Новой Каледонии, на островах Норфольк и Новые Гебриды. Переходные формы между обеими секциями представлены видами, растущими на Новой Гвинее. Таким образом, современное распространение араукарии ограничено южным полушарием.

Но палеоботанические данные свидетельствуют о том, что араукариевые были распространены широко по земному шару. Они были найдены в отложениях, начиная с пермского, до третичных в Средней и Южной Европе (Англия, Голландия, Франция, Сардиния, Италия), в юрских и нижнемеловых в Индии и меловых — С. Америки. В южном же полушарии остатки араукариевых установлены в Ю. Америке, в Ю. Африке (Капская область), где сейчас араукария отсутствует, в Австралии, Антарктике (Сеймурские о-ва) и на ряде островов, лежащих между этими материками (например, Новая Каледония; Crié, 89). Имеющиеся указания для арктической области (Гренландия, Шпицберген) сомнительны. С каждой новой находкой в южном полушарии

делается все более несомненным, что именно здесь надо искать исходный центр происхождения араукариевых.

Нахождение араукарии на Кергеленских о-вах, по характеру ископаемых остатков, несомненно, произраставшей в месте их нахождения, не оставляет сомнения в том, что этот архипелаг составлял некогда часть большой суши и находился в совершенно иных климатических условиях, чем в настоящее время.

К таким же выводам приводят определения ископаемых остатков, найденных шведской антарктической экспедицией в 1907—1909 гг. на Сеймурских о-вах, лежащих на 64° ю. ш. и 57° в. д. и входящих в состав антарктического архипелага. Здесь были найдены в отложениях

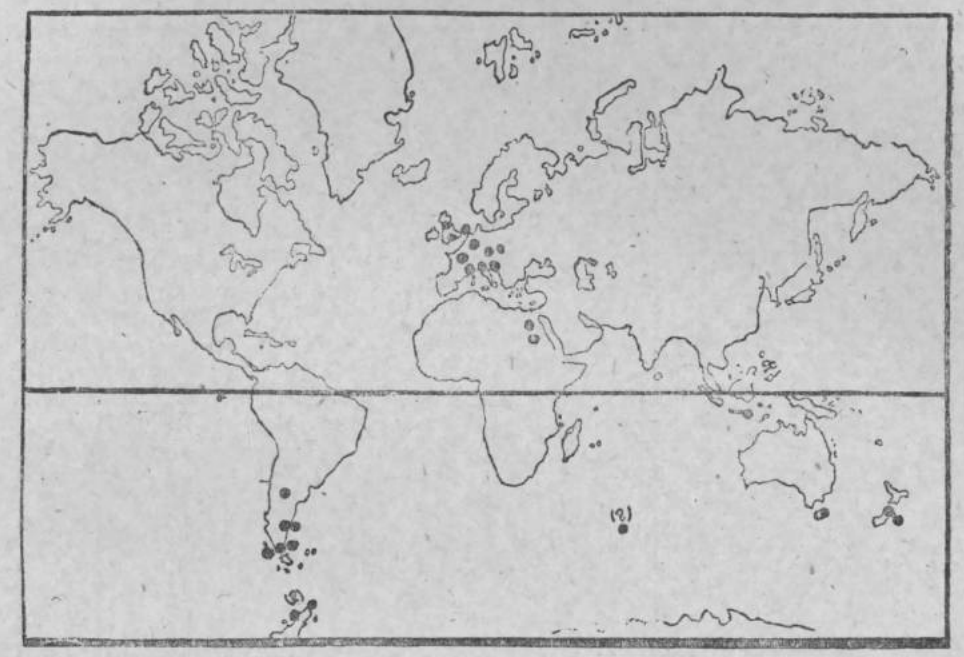


Рис. 58. Ареал распространения рода Araucaria. Ископаемые местонахождения третичного периода (Studt, 1926).

различного возраста отпечатки листьев, определенные Дузеном (Dusen, 16), и отпечатки древесины, определенные Готаном (Gothan, 16).

Древесины с Сеймурских о-вов оказались относящимися к покрытосеменным и голосеменным. Среди последних имеется тип Podocarpus (Phyllocladoxylon; найден также в Австралии; Podocarpoxylon) и тип Auracaria (Dadoxylon), наиболее близкий к современным Araucaria Bidwillii и A. brasiliana из Ю. Америки. Из покрытосеменных одна из древесин относится, несомненно, к роду Nothofagus (Nothofagoxylon), другая же имеет тип лавровых. Согласно Ирмшеру (Irmscher, 22), часть этих древесин (тип Podocarpus) должна быть отнесена к меловому периоду, другая же (Nothofagus, Araucaria, лавровые), — к более позднему времени.

Отпечатки листьев, определенные Дузеном, оказались относящимися к экологически двум разным группам видов. Одна из них носит субтропические черты и относящиеся к ней виды имеют сходство с современной бразильской флорой,[1] другая же имеет умеренные черты

[1] Это будут из папоротников — Alsophila и, повидимому, Taeniopteris, из голосеменных — Araucaria, из покрытосеменных — Mollinedia, а также провизорно определенные Iliciphyllum, близкий к I. integerrima или I. paraguariensis и Laurophyllum.

и включает роды, относимые к древнеантарктическому элементу.[1] Смешанный характер этой флоры, по мнению автора, объясняется тем, что в ее состав входят растения различных вертикальных поясов: нижнего с субтропической флорой и пояса, выше него расположенного, с умеренной флорой. Горы Сеймурских о-вов в настоящее время достигают 2000 м высоты, в третичном же периоде были, по всей вероятности, еще выше. Мы уже видели, что такой же смешанный характер обнаруживает ископаемая флора Австралии, свидетельствуя также о процессе образования умеренной флоры из состава тропических элементов.

Согласно Ирмшеру (l. c.), такое объяснение мало удовлетворительно. Он объясняет ее происхождение изменением положения южного полюса в четвертичном периоде соответственно более южному положению северного полюса. Дузеном, кроме сеймурской, была описана (Dusen, 90) еще ископаемая флора из области Магелланова пролива, взятая из различных геологических горизонтов. Одна из этих флор — умеренная, состоящая из видов Fagus и ряда вида Nothofagus, отсутствующих в современной флоре, другая же — субтропическая с араукарией и без бука. Согласно Ирмшеру, эти флоры относятся не к третичному, как предполагал автор, а к четвертичному периоду. Умеренная флора с буком в своем составе является более ранней. В ее пределы около середины четвертичного периода вторглась, в связи с перемещением экватора к югу, субтропическая араукариевая флора. Образовавшаяся смешанная флора достигла Сеймурских о-вов, в то время вместе с Антарктикой еще связанных с Ю. Америкой. Этим и объясняется смешанный характер сеймурской флоры, которая, следовательно, должна быть отнесена к четвертичному периоду. С занятием южным полюсом современного положения эта флора вымерла, флора же Огненной Земли утратила бо́льшую часть своих субтропических элементов, в том числе и араукарию, и обеднела видами, даже рода Nothofagus.

Адмирал Бэрд (Byrd, 35) в описании своей второй антарктической экспедиции сообщает, что на г. Уивера, всего в 28 км от полюса, геологом Блэкберном было обнаружено 15 угольных пластов. На вершине и возле подножья этой горы «были найдены многочисленные ископаемые остатки растений — отпечатки листьев, целые стебли и даже куски окаменелых древесных стволов диаметром до 45 см». «Собранные до сих пор данные, — пишет он (Бэрд, 37, стр. 302), — весьма скудны, но в общем можно считать доказанным, что шестая часть света в свое время обладала сравнительно мягким и влажным климатом, при котором существовала обильная наземная флора с хорошо развитыми деревьями, и болотистая и лесная растительность, способная образовывать угольные пласты. Находки Блэкберна явились ценным подтверждением этого и, в частности, показали, что зона распространения древней флоры простиралась далеко на юг, и, может быть, доходила до самого полюса». Другой исследователь Антарктического материка Эльсворт (Ellsworth, 39) нашел в большом количестве окаменелые древесины, повидимому, мелового периода, определенные как относящиеся к роду Sequoia.

Эти палеоботанические данные — а число их будет все увеличиваться по мере исследования Антарктики — дают достаточное основание для утверждения об ином положении антарктического материка в прошлом, так как до полюса древесная растительность доходить, естественно, не могла. Изучение родственных взаимоотношений и географического распространения древнеантарктических элементов современной флоры не оставляют уже никакого сомнения в существовании единого материка в южном полушарии — центра развития антарктической флоры, разрозненными остатками которой они являются.

[1] К числу описанных видов из этой группы относятся: Caldcluvia mirabilis, сходная с единственным современным видом C. paniculata из западной Патагонии; Laurelia insularis, более близкая к L. sempervirens из западной Патагонии и южного Чили (имеются ископаемые и другие виды этого рода); из протейных — Knightia Andreae, сходная с K. excelsa из Новой Зеландии, Myrica Nordenskjoldi, род, отсутствующий сейчас в Ю. Америке, но в третичном периоде, по всей вероятности, широко распространенный в южном полушарии; Fagus Dicksoni, найденный также в ископаемом состоянии в области Магелланова пролива (Dusen, 99), Nothofagus magellanica и другие, точно не определенные растения (папоротники, бобовые и пр.).

Итоги изучения

Подводя итоги изучению флоры южного полушария, Гукер в своем введении к «Флоре Тасмании» пишет: «многочисленные родственные связи между тремя южными флорами — антарктической, австралийской и южноафриканской — указывают на то, что все они являются частями единой большой флоры, некогда покрывавшей такой же обширный ареал в южном полушарии, какой европейская покрывает в северном» (Hooker, 60). Дарвин в письме к Гукеру в 1858 г. писал: «я теперь предпочитаю материк в антарктической области, там, где сейчас только лед и снег, который до ледникового периода был покрыт растительностью». Позже в 1876 г. в письме к Уоллесу он возвращается опять к этой мысли и пишет: «в третичном периоде должен был существовать Антарктический материк, с которого разнообразные формы по радиусам распространились к южным оконечностям современных материков».

С тех пор Антарктический материк был действительно открыт и частично исследован, а изучение ископаемой и современной флор южного полушария доставило достаточно доказательств для высказанной Гукером и Дарвином мысли.

Если подвести итог всем данным, полученным в результате монографического изучения родов и видов, характеризующих субантарктические Америку, Австралию, Новую Зеландию, отчасти Ю. Африку и лежащие между ними острова, то существование древнего антарктического центра умеренной флоры в южном полушарии станет окончательно очевидным.

Так, если начать с лишайников, то установлено (Darbishire, 21), что свыше 30% лишайников субантарктической Америки являются общими с Новой Зеландией и около 9% — с Антарктическим материком. То же самое можно сказать и относительно мхов: Огненная Земля и Австрало-новозеландская область имеют 55 общих видов (Cardot, 21). Антарктические элементы мхов по Андам проникают далеко в глубь Ю. Америки, смешиваясь с ее субтропической флорой, как это характерно и для аналогичных элементов покрытосеменных (Herzog, 26). Ирмшер (Irmscher, 29), изучая дизъюнкции ареалов мхов, установил, что разрыв ареала между Ю. Америкой и Австралией-Полинезией характеризует 2 семейства, 22 рода, подрода и секции и 46 видов. Взаимоотношения этих флор дополняет ряд викарных родов и видов, а также наличие разрывов ареалов между Ю. Америкой, Австралией и Ю. Африкой. Полученные данные не оставляют никакого сомнения в том, что между флорами Ю. Америки, Ю. Африки, Австралии-Новой Зеландии и близлежащими к каждой из них островами существует тесная связь.

На наличие ряда родов и видов папоротников антарктического происхождения было указано Кристом (Christ, 10). Он считал, что эти виды доказывают наличие в южном полушарии третичной или еще более древней области происхождения, откуда они, так же как и цветковые, по радиусам распространились во все стороны. «Произрастая в настоя-

щее время в пределах узкого ареала в Новой Зеландии, Тасмании, В. Австралии и им принадлежащих небольших островов, эти виды представляют собой реликты большой южной флоры в третичном периоде или еще раньше развившейся, распространившейся и теперь сохранившейся в местах, где океанический климат делает возможным их существование» (стр. 249).

В новейшей работе Copeland (39) приходит к заключению, что больше половины современных папоротников представляют собой мигрантов из антарктического центра происхождения. Антарктика, по его мнению, сыграла доминирующую роль в эволюции папоротников. Ряд родов голосеменных обнаруживает такое же происхождение.[1]

Наконец, те же самые географические взаимоотношения, выявлению которых посвятил ряд цитируемых ниже работ Скоттсберг, обнаруживают роды различных семейств покрытосеменных растений. Мы можем эти роды разбить на две группы. Одни из них в своем распространении сосредоточены в южном полушарии. Если они заходят в северное, то наличие центра их происхождения в южном полушарии является несомненным. Другая же группа родов представлена одинаково интенсивно как в северном, так и в южном полушариях, имея в последнем особые подроды или секции. Где находится центр происхождения таких родов, является большей частью неясным и допускает возможность различных точек зрения.

Остановимся сначала на нескольких примерах первой категории родов. Мы их можем, в свою очередь, подразделить на трицентрические, т. е. распространенные в Австралазии, Ю. Америке и Ю. Африке, и бицентрические — отсутствующие в Ю. Африке (в том числе и на Мадагаскаре и на Маскаренских о-вах). Первые значительно менее многочисленны, чем вторые, что указывает на то, что связь между материками южного полушария нарушилась прежде всего в отношении Африки (Skottsberg, 36).

Примером трицентрических родов могут служить следующие. Род Leptocarpus из семейства Restionaceae, выявляющий связь флор Ю. Африки и Австралии, представлен 7 видами в Ю. Африке, 11 — в Австралии, 1 — в В. Азии, 1 — в Новой Зеландии и 1 — в Чили.

Род Astelia из семейства лилейных был подвергнут монографическому исследованию Скоттсбергом (Skottsberg, 34). Он подразделяется на 3 подрода с 7 секциями и 23 видами. Сосредоточен, в основном, в настоящее время в Новой Зеландии, где представлены все подроды и 4 секции, включающие 9 видов. Два из этих видов имеются также на островах Окленд и Кэмбелл, а один — на о. Чатам. Близкие к новозеландским виды имеются в Новой Гвинее (1), Тасмании (1), в Австралийских Кордильерах (9 и 1 разновидность растущего в Тасмании вида), Новой Каледонии (1) и островах Товарищества (1). Самостоятельная секция (Periastelia), состоящая из 8 родственных видов, свойственна только Полинезии: Гаваи (6), Маркизовы о-ва (1) и о. Рапа (1) (Scottsberg, 37). В субантарктической Америке и на Фолклендских о-вах имеется лишь один эндемичный вид — Astelia pumila, образующий монотипную секцию (Micrastelia). Такая же моно-

[1] Dacrydium — 7 видов в Новой Зеландии, 1— в Тасмании, 4 — в Новой Каледонии, 3 — в Ю.-В. Австралии, 1 — D. Fonckii до 52° в Южном Чили, родственный D. laxifolium из Новой Зеландии; Araucaria, распространение которой уже было указано выше; Libocedrus — 2 вида в Новой Зеландии, 1 — в Новой Каледонии, 1 — в Новой Гвинее, 1 — в В. Азии (Юньнань, Формоза), 2 — в Чили, 1 — в Калифорнии; L. chilensis и L. tetragona; викарны L. Doniana и L. Bidwillii в Новой Зеландии; один вид, и, вероятно, L. chilensis, найден в ископаемом состоянии на Фолклендских о-вах; Fitzroya — 1 вид в Чили (между 39° и 43° ю. ш.), второй, выделяемый в особый род Diselma в Тасмании (Skottsberg, 15; Studt, 26).

типная секция (Palaeastelia) представлена видом A. hemichrysa на о. Реунион, лежащем к востоку от Мадагаскара.

Скоттсберг пришел к заключению, что последний вид является по своим морфологическим признакам наиболее древним в роде, почему он и назвал образуемую им секцию Palaeastelia. Другие виды того же подрода (Euastelia), наиболее близко связанные с этим африканским видом растут на Оклендских о-вах, островах Кэмбелла, в Новой Зеландии, Тасмании, Австралии, Новой Гвинее и на островах Товарищества.

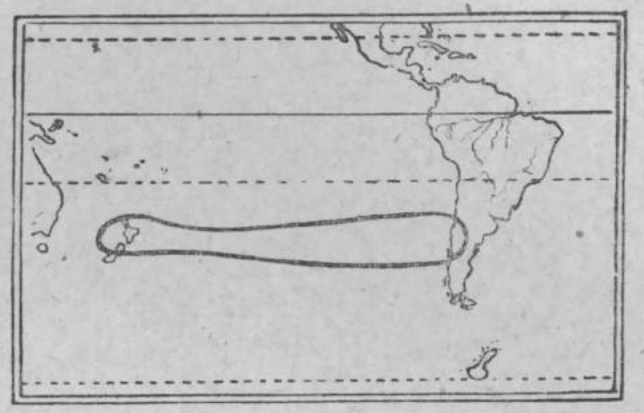


Рис. 59. Ареал рода Jovellana (сем. Scrophulariaceae) (Hutchinson, 1926)

Ближе всего к этому новозеландскому центру расположены Гавайские и Маркизовы о-ва и о. Рапа. Но произрастающие на них виды секции Periastelia принадлежат к другому подроду (Asteliopsis).

Другие виды этого подрода растут в Новой Каледонии и Новой Зеландии, но они относятся к другой секции (Tsoneuron). Наиболее близкие связи секция Periastelia имеет не с этой последней секцией, а с секцией Microastelia в субантарктической Америке. Таким образом, виды секции Microastelia являются древнеантарктическими элементами в составе неотропической флоры.

Из этих данных вытекает, что ареал Astelia имеет три центра: один на о. Реунион, другой в Новой Зеландии и окружающих ее островах и третий — на самой оконечности Ю. Америки, связанный с представителями рода в Полинезии. В двух из этих трех центров имеется по одной монотипной секции.

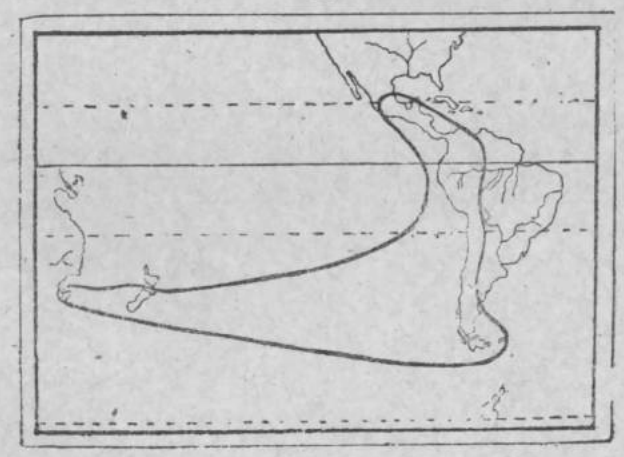


Рис. 60. Ареал рода Pernettya (сем. Ericaceae) (Hutchinson, 1926)

Выделенный Скоттсбергом из рода Astelia род Collospermum относится к новозеландскому центру, но представлен еще на островах Фиджи и Самоа.

Сходный характер географического распространения имеет род Gunnera (семейство Halorrhagaceae). Его ареал можно разбить на 3 сектора. Индомалайско-Австралазийский имеет 2 подрода из общего числа шести: один из них, Pseudogunnera, имеет один малайский вид, второй же — Milligania — представлен 8 видами в Новой Зеландии, 1 — в Тасмании и 1 — в Новой Гвинее.

Африканский сектор имеет только один подрод Perpensum с 4 видами: 1 — в Ю. Африке, 1 — на Килиманджаро и Узамбара, 1 —

в Абиссинии и 1 (рассматриваемый иногда как подвид) на Мадагаскаре.

Американский сектор имеет 3 подрода: Misandra с 3 видами, распространенными от Фолклендских о-вов и Огненной Земли до тропической части Америки (в Андах); монотипный подрод Ostenigunnera из Уругвая, наиболее близкий к новозеландскому подроду Milligania, чем к какому-либо из других подродов; третий подрод Pangue с 12 видами, распространенными по Андам, 2 — в Коста-Рике, 1 — в Бразилии и 3 — на о. Хуан-Фернандес. К этим последним видам наиболее близки 2 вида с о-вов Гаваи, не имеющие близких связей с западнотихоокеанским подродом Pseudogunnera.

Близкие родственные связи подродов Misandra и Milligania свидетельствуют и здесь о древнеантарктическом происхождении рода Gunnera.

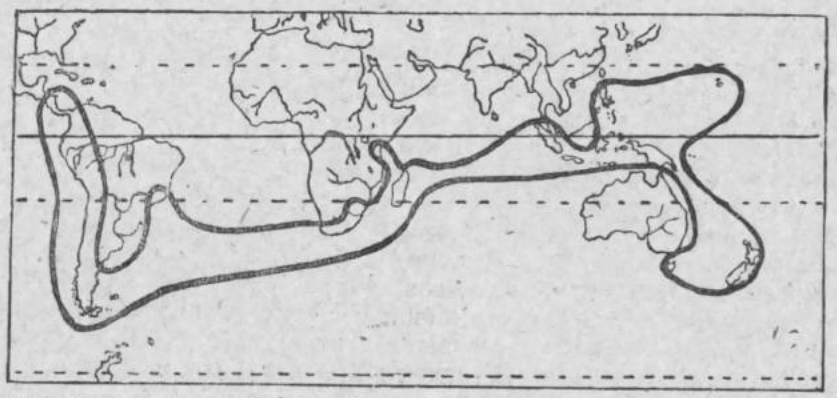


Рис. 61. Ареал рода Gunnera (сем. Halorrhagidaceae) (Hutchinson, 1926)

Семейство Proteaceae, образующее связь флор Ю. Африки и Австралии, также имеет 3 рода, представленных во флоре Ю. Америки. Это будут: Lomatia, имеющая 9 видов: в Тасмании (2), в В. Австралии (4), в Чили (3); Embothrium с 5 видами: в Ю. Америке до Огненной Земли (4), в В. Австралии (1); Orites с 8 видами: в Тасмании (4), в В. Австралии (3) и Чилийских Андах (1).

Род Acaena из семейства розоцветных главный центр своего современного распространения имеет во внетропической Ю. Америке, в состав флоры которой входит 7 секций с 97 видами. В Австралоновозеландском секторе имеется 5 секций (9 видов) и в Африканском — 2 секции (4 вида). Эндемичные секции Новой Зеландии и Африки носят древние, реликтовые черты, свидетельствуя о некогда широком палеоантарктическом распространении рода.

В Полинезии этот род представлен всего одним видом на горах о. Гаваи, образующим отдельную секцию вместе со вторым еще видом из субантарктической Америки, где он по Андам доходит на север до Вальдивии. Таким образом, здесь имеется еще один пример связи флоры Гаваи с субантарктической Америкой.

Примером родов, отсутствующих в Африке, могут служить роды Uncinia из семейства осоковых и Lagenophora из семейства сложноцветных. Тем не менее нахождение их на о. Тристан-да-Кунья, а вида Uncinia, близкого к новозеландским видам этого рода, на о. Кергелен указывает на существовавшие связи и западной части южного полушария с центром происхождения этих родов.

Род Uncinia имеет два подрода. Один из них монотипный, ограниченный в своем распространении субантарктической Америкой.

Второй имеет 2 секции. Одна из них (7 видов) представлена главным образом в Ю. Америке, где один из видов доходит до ее тропической зоны. Один вид разбросан на островах Тристан-да-Кунья, св. Павла, Новый Амстердам, Масафуера. Два вида эндемичны для о. Хуан-Фернандес. Вторая секция включает 4 южноамериканских вида, 12 новозеландских и 1 общий Ю. Америке и Новой Зеландии. Из новозеландской группы видов 1 растет также в Тасмании и на Филиппинах, 1 — в Тасмании и Австралии, 2 — разбросаны по островам Индийского океана на север — до Новой Гвинеи и на запад — до Кергелена.

Наконец, один из видов, помимо Новой Зеландии и о. Чатам, растет и на о-вах Гаваи.

Род Lagenophora имеет сходное распространение. Здесь опять-таки обнаруживается связь с видами Австралии, а не Ю. Америки и Гаваи.

Род Fuchsia распространен преимущественно в Ю. Америке, достигая на севере Центральной Америки, но 2—3 его вида характерны для флоры Новой Зеландии. То же самое характерно и для рода Calceolaria, имеющего в Ю. Америке, от Мексики до Фолклендских о-вов, 192 вида. Близкий же, раньше в него включавшийся род Jovellana представлен 6 видами: в центральных Кордильерах Чили (2) и в Новой Зеландии (4). Из этих видов 2 чилийских и 2 новозеландских — кустарники (Kränzlin, 07).

Эти примеры могут быть дополнены данными распространения викарных родов. Так, род Dianella из семейства лилейных, распространенный от Маскаренских о-вов через Индомалайский архипелаг до Австралии и Полинезии (Skottsberg, 37), имеет викарные роды: Stypandra в Австралии и Excremis в Ю. Америке. Род Metrosideros из семейства миртовых представлен 1 видом в Капской провинции Ю. Африки и приблизительно 20 видами в Австралии, Новой Зеландии и на островах Тихого океана, в том числе 1 вид на о-вах Гаваи. Викарный ему монотипный род Tepualia растет в субантарктической Америке. Многие из этих антарктических видов Энглер включал в состав своего андийского элемента. Современные исследования показали, как это уже было правильно отмечено Альбовым, на их антарктическое, а не андийское происхождение.

Примером антарктических родов, отсутствующих в Ю. Америке, может служить род Coprosma из семейства Rubiaceae (Oliver, 35). Современным центром его распространения является Новая Зеландия; кроме того, он распространен от Тасмании до Борнео и Явы, а также на многих островах Тихого океана до Гаваи и Хуан-Фернандеса. Местообитания его в тропической зоне носят горный характер. Близкий ему род Nertera растет в Кордильерах Ю. Америки. Помимо большого числа таких родов, палеоантарктическое происхождение которых не может вызывать сомнения, имеется еще ряд других родов, в одинаковой степени представленных как в северном, так и южном полушариях. Так, например, род Sophora в южном полушарии представлен секцией Edwardsia, выделяемой некоторыми авторами в самостоятельный род. Секция представлена в африканском секторе 2 видами (1 вид на о. Реюнион), в американском секторе — 2 вида в Чили и 2 вида на о. Хуан-Фернандесе, в новозеландском — 3 в Новой Зеландии и по 1 на о. Чатам и о. Лорд Гоу. На о-вах Гаваи растет изолированный систематически вид. Большой интерес представляет нахождение 2 видов в Индии, составлявшей некогда часть древней Антарктики.

Другим примером может служить род Caltha, образовавший в южном полушарии своеобразную секцию Psychrophilla. Она включает 6 видов: 2 — в Новой Зеландии, 1 — в Тасмании и Австралии, 3 — в Чилийских Андах, на Огненной Земле и на Фолклендских о-вах.

Род Epilobium имеет секцию Sparsiflorae с 4—5 видами в Новой Зеландии, 1 — в Тасмании, 1 — в Огненной Земле. В тропиках этот род отсутствует. Род Gentiana имеет секцию Andicola с 48 видами в Андах;

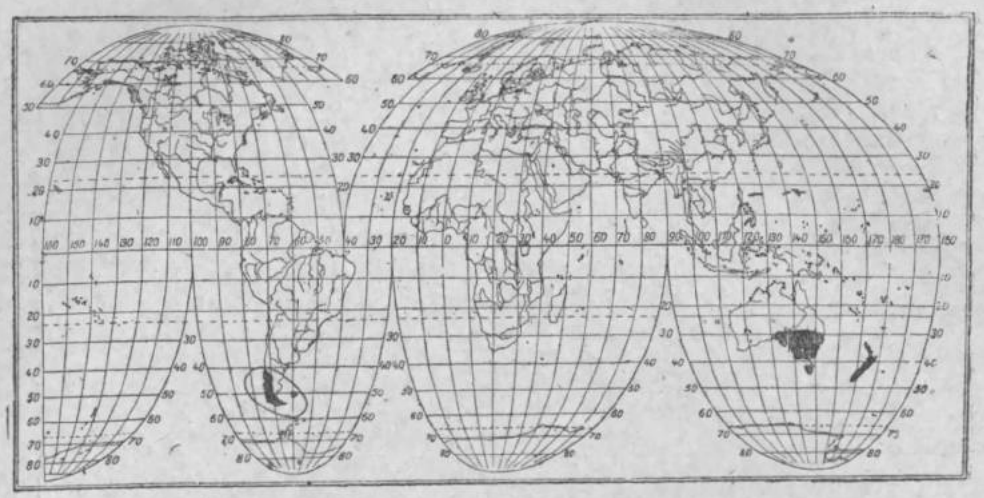


Рис. 62. Ареал секции Hebe рода Veronica (Fernald, 1924)

1 — в Новой Зеландии и 1 — в Тасмании; секцию Antarctophila с 3 видами — по 1 в Тасмании, в Австралии и Новой Зеландии, а также встречается в субантарктической Америке.

Род Veronica имеет секцию Hebe с 75—80 видами, из которых около 70 эндемичны для Новой Зеландии, 1 вид растет в Новой Зеландии и Австралии, а один V. elliptica в Новой Зеландии, на субантарктических, в том числе и Фолклендских островах и на Огненной Земле. Примитивный характер этой секции выявляется в кустарниковом и древовидном (деревья до 1 м в диаметре) характере ее видов.

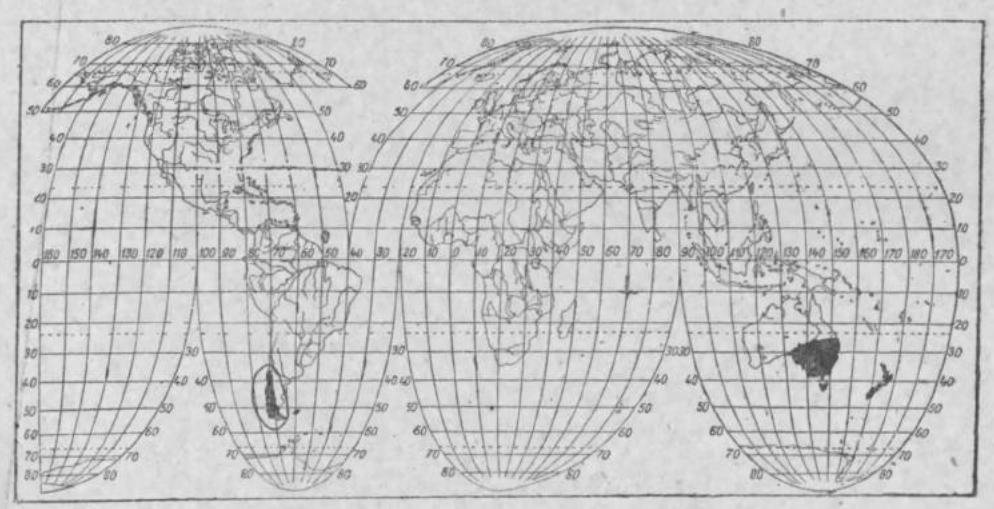


Рис. 63. Ареал рода Nothofagus (Berry из Fernald, 1924).

Род Plantago дал секцию Plantaginella с 9 видами в Андах (от Мексики до Огненной Земли и Фолклендских о-вов), 1 — на Новой Зеландии, 1 — в Тасмании, 1 — в Австралии, 1 — на Новой Зеландии, Тасмании и Оклендских о-вах.

Ключ к пониманию происхождения этих родов, быть может, возможно найти в истории, например, таких родов, как относимый к антарктическим род Nothofagus, раньше включавшийся в род Fagus. Последний подразделяли тогда на 2 секции — Eufagus и Nothofagus. Он представлен, примерно, 17 видами: 6 — в Новой Зеландии, 1 — в Тасмании, 1 — в Тасмании и Виктории (Австралия), 1 — в Новом Южном Уэльсе (Австралия), 8 — в Чили. В числе этих видов имеются вечнозеленые и с опадающей листвой. К последним относится 1 вид в Тасмании и 5 в Чили и на Огненной Земле.

Относительно рода Nothofagus, а точно так же и относительно всей последней группы перечисленных родов, возникает трудный вопрос о месте их происхождения. Здесь возможны три ответа: 1) центр происхождения рода находится в северном полушарии, откуда он распространился на юг, где и создал особый цикл видов; 2) центр происхождения рода находился в южном полушарии, откуда он проник в северное; 3) этот центр находился по середине в тропической зоне, откуда в процессе дивергенции исходных типов в обоих полушариях создались самостоятельные вторичные центры развития. Палеоботанические данные не дают категорических свидетельств в пользу какого-либо одного из этих предположений.

Род Fagus представлен в ископаемом состоянии многочисленными местонахождениями в северном полушарии. Но, как мы видели, в Антарктическом архипелаге, в области Магелланова пролива найдены как ископаемые остатки Nothofagus, а также и такие, которые относят к роду Fagus. В то же время описано не менее 10 видов Nothofagus, найденных в ископаемом состоянии в Чили, Патагонии и Огненной Земле. Олигоценовые остатки бука, найденные в Греции, считают относящимися к Nothofagus (Berry, 16). Вместе с тем Nothofagus по ряду своих признаков, в особенности по преобладанию вечнозеленых видов, ближе к исходному типу, чем листопадный Fagus.

Эти обстоятельства исключают возможность вывести Nothofagus из северного полушария, но в то же время нет оснований считать, что Fagus возник в южном полушарии. Как ископаемые данные, так и характер современного распространения бука говорят о происхождении рода Fagus в В. Азии.

Тем не менее Berry (l. c.), на основании палеоботанических данных, не считает возможным независимое возникновение обоих родов — одного в северном, другого в южном полушариях. Против этого говорит и морфологическая близость этих родов. С нашей точки зрения, есть только один выход из этого положения: допустить существование исходного типа в тропической зоне. Весьма вероятно, что таковой представлен еще в современной флоре родом Pasania, включающим свыше 100 видов, распространенных на островах Малайского архипелага. Этот исходный тип при распространении на север, в условиях умеренного климата В. Азии, дал роды Fagus, Castanopsis, Castanea, вероятно, и Quercus. При распространении же на юг, также в условиях умеренного климата Гондваны, образовал род Nothofagus. С расхождением материков южного полушария изоляция и океанические условия климата способствовали сохранению родом Nothofagus примитивных черт исходного типа.

Весьма вероятно, что именно таким же образом нужно понимать происхождение рода Drimys, выделяемого сейчас в особое семейство Winteraceae, но несомненно происходящего из семейства магнолиевых. Сейчас он представлен приблизительно 20 видами, распределенными между Новой Зеландией, Австралией, Новой Гвинеей, Новой Каледонией, о. Лорд Гоу, Борнео и Ю. Америкой (от Мексики до Огненной Земли). Южноамериканский, растущий также на о-вах Хуан-Фернандес

вид D. Winteri тесно связан с новозеландским видом D. oxillaris. Как мы указывали, ископаемый D. antarctica описан с Сеймурских о-вов.

Ареал рода Drimys в своей северной части перекрывается южной частью ареала Talauma, относящегося к семейству магнолиевых. Род Talauma, согласно новейшим представлениям о семействе Magnoliaceae (Dandy a. Good, 29), включает 40 видов. Из них 32 распространены в тропической Азии: в Индии, Индо-Китае и почти по всему Малайскому архипелагу вплоть до Новой Гвинеи. Только 2 вида на севере переходят тропик Рака и достигают Гималаев.

В неотропиках этот род имеет 8 видов, близких к азиатским, распространенных, главным образом, в Центральной Америке, за исключением двух видов, растущих в горах Бразилии.

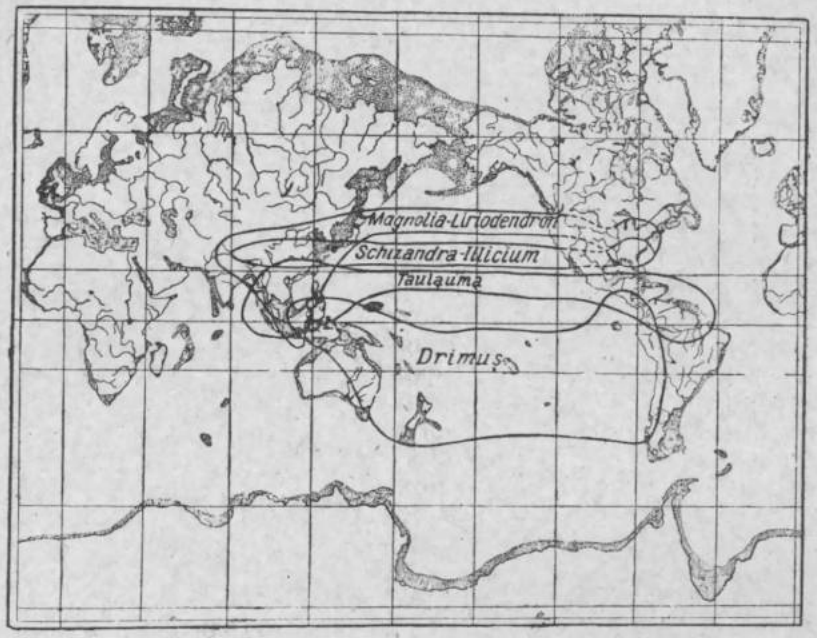


Рис. 64. Ареалы современного распространения родов семейства магнолиевых (Berry, 1923)

В тропиках Азии имеется еще ряд древних монотипных родов (Alcimandra, Aromadendron, Kmeria, Elmerillia). Род Michelia является также азиатским, представленным в южной Индии и на Цейлоне 3 видами. Бо́льшая часть его ареала тянется от Гималаев (Кумаон на западе) на восток через Бирму, южный и центральный Китай до южной Японии, Формозы и Филиппин. На юг он доходит до Суматры и Явы. Таким образом, мы имеем уже здесь род, заходящий в умеренную зону северного полушария.

Это еще более выражено также у азиатского рода Manglietia, 18 видов которого распространены от Аннама в Индо-Китае на север до Гималаев, юго-восточного Тибета, южного Китая вплоть до 31° с. ш.

Наконец, род Magnolia с 62 видами, из которых 18 растут в Америке (юго-восточные штаты и Центральная Америка), распространен от тропиков Азии (Малезия, Индо-Китай) до Кореи, южной Манчжурии и Японии, вплоть до 45°. В ископаемом состоянии он известен до Гренландии, Аляски, Шпицбергена и Сахалина. Эта часть ареала была уничтожена ледниковым периодом.

Наличие тропического центра семейства Magnoliaceae (включая в него и Winteraceae) с умеренными — северным и южным — направлениями эволюции совершенно ясно. Обилие ископаемых местонахождений в северной умеренной зоне рода Magnolia и Liriodendron может свидетельствовать о более широком их распространении и позднейшем вымирании, но не о центре их происхождения.

Несомненно, такую же эволюцию проделал и род Geranium. Наиболее древний тип морфологического строения в этом роде представлен многолетними видами с утолщенными корнями в южном полушарии, преимущественно в Ю. Америке. Ареал рода охватывает как палео- и неотропики, так и в северном полушарии почти всю Евразию, в южном же субантарктическую Америку, Австралию, Новую Зеландию и острова Полинезии. Монограф рода Кунт (Kunth, 12) считает, что центром его происхождения является тихоокеанская область тропической Ю. Америки.

В субантарктической Америке представлены 3 секции: Chilensia от Боливии до Патагонии, 1 вид в Австралии; Andina — в Андах от Колумбии до Патагонии, причем один из видов G. sessiliflorum распространен от Перу до Патагонии, Новой Зеландии, Тасмании; Australiensia с 1 видом на Яве, Австралии и о. Чатам.

В северном полушарии такой же древний тип представлен секцией Anemonefolia, имеющей только один вид в Макаронезии. К ней примыкают 3 средиземноморские секции.

По данным прекрасной монографии Дильса (Diels, 06), такой же процесс эволюции свойствен роду росянка (Drosera). Он распространен на значительной части земного шара. Всего род включает 84 вида, распределяющихся по 12 секциям. Замечательно то обстоятельство, что во всем северном полушарии, за исключением атлантической С. Америки, имеется всего 2—3 вида Drosera из секции Rossolis. В Европе эти виды совершенно систематически изолированы, ближайшие их родственные связи находятся в С. Америке и Ю. Африке. Таким образом, почти вся Голарктика может быть исключена при установлении центра происхождения рода. Его секции могут быть разбиты на 4 группы: 1) американскую, 2) африканскую, 3) южноавстралийскую и 4) антарктическую.

Американская группа лучше всего представлена в Бразилии, но входящая в ее состав секция Rossolis заходит в атлантическую С. Америку, где она дала 7 видов, близких к бразильским. Распространенные в Евразии виды D. rotundifolia и D. anglica — проникли в нее из Америки, так как они являются высокогорными ореофитами, легко приспособившимися к северным условиям обитания.

Африканская группа включает 5 секций. Одна из них Arachnopus имеет 1 вид — D. indica, распространенный в Индо-Малезии, Австралии и тропической З. Африке. Второй секцией является уже упомянутая Rossolis, представленная в Ю. Африке видами, настолько близкими американским, что параллельное развитие ее по обе стороны Атлантического океана является несомненным. Она имеется как в Капленде, так и на Мадагаскаре. Наконец, в юго-западном Капленде встречается и самостоятельный подрод Ptycnostigma с 2 видами, имеющий аналога в лице близкого подрода Ergaleium, эндемичного для Австралии. Южноавстралийская группа является самой богатой, включая 10 секций, распространенных от тропической Азии до Австралии, Новой Каледонии и Новой Зеландии. Из этих секций только 3 неэндемичны для указанной области: уже известная нам секция Rossolis и Arachnopus с 3 видами, об одном из которых — D. indica — мы упоминали, и, наконец, секция Thelocalyx, имеющая два вида: один вид — D. Burmanni — в Индии, Индокитае, Малезии, Северной и Восточной Австралии, а второй — в Бразилии.

Помимо того, в эту же группу входит 6 секций, представленных в азиатской области муссонов только в Австралии и Новой Зеландии.

Наконец, антарктическая группа представлена секцией Psychophila с 3 видами: D. Arcturi — в Новой Зеландии и Тасмании, D. stenopetala — в Новой Зеландии и на Оклендских о-вах и D. uniflora — в субантарктической Америке. Замечательным примером антарктических флористических связей является то, что оба новозеландских вида менее близки друг к другу, чем один из них — D. stenopetala — к американской D. uniflora. Ввиду такого географического распространения требуется признать древнее, не позднее начала третичного периода, происхождение рода.

Таким образом, главный центр развития рода сосредоточен в южном полушарии, но исходные его корни находятся в тропической зоне, где при распространении неотропических видов на север в С. Америке образовались умеренные виды, перешедшие затем в Евразию.

К какой категории родов в отношении происхождения относятся другие широко распространенные в северном полушарии роды,[1] представленные в южном полушарии своеобразными, во многих случаях более примитивными секциями и видами, должны решить будущие монографические исследования. О том, какие возможности скрыты в систематике этих родов, свидетельствует хотя бы нахождение на одном из островов Хуан-Фернандес древовидной Centaurea типа C. jacea или C. cyanus, названной Centaurodendron. По мнению Скоттсберга, он представляет собой древний тип, случайно уцелевший на Хуан-Фернандесе, являющемся настоящим хранилищем древних реликтов.

Число приведенных примеров можно во много раз увеличить, так как таких древнеантарктических, общих субантарктической Америке, Хуан-Фернандесу и Новой Зеландии, насчитывается 68 родов и 89 видов (Hill, 29). Скоттсберг устанавливает наличие родов антарктического происхождения не менее, чем в 49 семействах (Skottsberg, 15).

Если еще сопоставить все эти многочисленные данные с тем, что дает изучение истории австралийской и новозеландской флор, то не может возникнуть сомнение, что мы имеем достаточно оснований говорить о существовании древней антарктической флоры, разорванной и разбросанной по всему южному полушарию. Загадка происхождения этой флоры не может быть разрешена ни заносом семян птицами или ветром, да и смешно было бы говорить о таком случайном происхождении целой флоры, ни предположениями о погрузившемся на дно океана материке, когда-то связывавшего все эти острова и материки южного полушария. Эти объяснения непригодны потому, что они бессильны объяснить нахождение древовидных родов древней антарктической флоры на о-вах Кергелен, Сеймурских и на самом Антарктическом материке. Каждая новая экспедиция в скованную льдом Антарктику приподнимает завесу над этой тайной южного полушария.

Но стоит нам подойти к объяснению всех этих вскрытых наукой фактов с точки зрения перемещения материков и изменения их положения в отношении климатической зональности, как обе трудности — разорванность ареалов и нахождение ископаемых остатков в условиях невозможных для жизни этих видов — будут легко устранены.

Действительно, отделение Антарктики и связанной с ней Австралии и Ю. Америки от Ю. Африки — Мадагаскара и Индии в юрско-меловом периоде объясняет наибольшую примитивность реликтов антарктической флоры. Эти реликты сохранились в современной флоре

[1] Например, Ranunculus, Anemone, Myosurus, Clematis, Pelargonium, Viola, Senecio и др.

о. Реунион, Мадагаскара, Ю. Африки, а также и на гирлянде островов, лежащих к югу от Африки, как архипелаг Кергелен с их замечательным Pringlea antiscorbutica; Новый Амстердам с древовидным крушинным Phylica nitida, принадлежащим к роду, богатому видами в Африке и на Мадагаскаре и представленному на о. Тристан-да-Кунья и на о. св. Елена; о. св. Павла с тропическим плауном Lycopodium cernum, растущим на территории горячих источников с температурой воды в 46°, представляющих собой температурный оазис, не покрываемый снегом и не знающий морозов; архипелаг Тристан-да-Кунья, лежащий в западном полушарии, но имеющий антарктические виды, общие с Австралией и Новой Зеландией — Acaena sanguisorba, Cotula australis, и Ю. Америкой — Lagenophora Commersonii и др. Этот же ранний отход из тропической зоны к югу объясняет корни тропического происхождения ряда родов антарктической флоры (Nothofagus, Drimys и др.) и возникновение из них умеренной древнеантарктической флоры.

В неогене Австралия с Новой Зеландией оторвалась от Антарктики, продолжавшей двигаться на юг, а вместе с этим прекратилась их связь с Ю. Америкой. Этим легко объясняются черты как сходства, так и различия флор Ю. Америки и Австралии-Новой Зеландии.

Перемещение Антарктики в область южного полюса делает понятным нахождение на ней ископаемых остатков некогда богатой флоры.

Вероятно, только в четвертичном периоде произошло образование гирлянды островов, лежащих между оконечностью Ю. Америки и Антарктикой, чем объясняется бедность эндемизма, сходство флор, например, Фолклендских о-вов, с флорой Огненной Земли.

Такова эта замечательная флора, дальнейшему изучению которой и ее ископаемых остатков суждено в будущем в корне изменить многие из наших представлений об эволюции растительного мира, основывавшиеся на преобладающем знакомстве с ископаемой и современной флорами северного полушария.

ЛИТЕРАТУРА

Альбов Н. Природа Огненной Земли. Землеведение, т. 6, 1899.

Альбов Н. Опыт сравнительного изучения флоры Огненной Земли. Прилож. к «Землеведению», т. 10, № 4, 1904.

Вульф Е. В. Флора Антарктического материка. Природа, № 4, 1939.

Палибин И. В. Ископаемая флора Антарктического материка. Природа, 1915.

Alboff N. Observations sur la végétation du canal de Beagle. Revista d. Museo de la Plata, VII, 1896.

Alboff N. Essai de flore raisonnée de la Terre de Feu. Ann. del Museo de la Plata, Sect. Bot., I, 1911.

Berry E. W. Notes on the Ancestry of the Beech. Plant World, v. 19, № 3, 1916.

Birger S. Die Vegetation bei Port Stanley auf den Falklandsinseln. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 39, 1907.

Brown F. B. H. Origin of the Hawaiian Flora. Spec. Publ. B. P. Bishop Museum, Honolulu, № 7, 1921.

Bryan E. N. The Contributions of Bishop Museum to Polynesian Biogeography. Soc. de biogéogr. IV. Contrib. à l'étude du peuplement des îles du Pacifique. Paris, 1934.

Burtt B. L. and Hill W. A. The Genera Gaultheria and Pernettia in New-Zealand, Tasmania and Australia, Journ. Linn. Soc. London, Botany, v. 49, № 332, 1935.

Cardot L. La flore bryologique des terres magellaniques de la Géorgie du Sude. de l'Antractide. Wiss. Erg. der Schwed. Südpolar-Expedition. Stockholm, IV, Abt. 2, 1921.

Christ H. Die Geographie der Farne. Jena, 1910.

Copeland E. B. Fern Evolution in Antarctica. Philippine Journ. of Sci., v. 70, № 2, 1939.

Crié L. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora einiger Inseln des Südpacifischen und Indischen Oceans. Paläont. Abh. Jena, V, H. 2, 1889.

Dandy J. E. und Good R. D'O. Magnoliaceae. Pflanzenareale. Jena, 2 Reihe, H. 5, 1929.

Darbishire O. V. The Lichens of the Swedish Antarctic Expedition. Wiss. Erg. der Schwed. Südpolar-Expedition. Stockholm, IV, Abt. 2, 1921.

Darwin F. a. Seward A. More Letters of Ch. Darwin, I—II, London, 1903.
Diels L. Droseraceae *in*: Engler, Pflanzenreich. Leipzig, IV, H. 26, 1906.
Donat A. Ueber Pflanzenverbreitung in Patagonien. Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 49, H. 8, 1931.
Donat A. Zur regionalen Gliederung der Vegetation Patagoniens. Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 50, H. 9, 1932.
Donat A. Sind Drosera uniflora und Pinguicula antarctica bizentrische Typen? Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 51, H. 2, 1933.
Donat A. Zur Begrenzung Magellanischen Florengebietes. Ibid., Bd. 52, H.2, 1934.
Donat A. Australantarctische Endemiten. Die Pflanzenareale, Reihe 4, H. 3, 1935.
Donat A. Problemas fitogeograficos relativas a la Region magellanica. Rev. Argent. d. Agronom., № 6, 1935.
Dusen P. Ueber die Vegetation der Feuerländischen Inseln. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 24, 1898.
Dusen P. Ueber die tertiäre Flora der Magellansländer. Wiss. Erg. d. Schwed. Exped. nach d. Magellansländern. Stockholm, 1, 1899.
Dusen P. Ueber die tertiare Flora der Seymour Inseln. Wiss. Erg. der Schwed. Südpolar-Expedition. Stockholm, III, Lief. 3, 1916.
Du Rietz E. Problems of Bipolar Distribution. Acta Phytogeogr. Suec., XIII, 1940.
Edward W. N. Fossil Coniferous Wood from Kerguelen Island. Ann. of Bot., v. 35, № 140, 1921.
Ellsworth L. My four Antarctic Expeditions. Nation. Geogr. Magaz., v. 76, № 1, 1939.
Fernald M. L. Persistence of Plants in Unglaciated Areas of Boreal America. Mem. Gray Herbar. of Harvard Univ. Reprint. from. Mem. Amer. Acad. of Arts and Sci., XV, № 3, 1925.
Gleason H. A. Evolution and Geographical Distribution of the Genus Vernonia in North America. Amer. Journ of Bot., X, №. 4, 1923.
Good R. D'O. The Past and Present Distribution of the Magnoliaceae. Ann. of Bot., v. 39, № 154, 1925.
Good R. D'O. A Geographical Survey of the Flora of Temperate South America. Ann. of Bot., 1933.
Gothan W. Die fossilen Hölzer von der Seymour und Snowhill-Insel. Wiss. Erg. d. Schwed. Südpolar-Expedition Stockholm, III, Lief. 8, 1916.
Griesebach A. Systematische Bemerkungen über die bei den ersten Pflanzensammlungen Philippi's und Lechler's im südlichen Chile und an der Magellans-Strasse. Ath. d. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen, VI, 1856.
Hallier H. Ueber frühere Landbrücken. Pflanzen-und Völkerwanderungen zwischen Australasien und Amerika. Meded. Van's Rijks Herbarium, № 13, 1912.
Hemsley W. B. Report of Present State of Knowledge of various Insular Floras — The Antarctic Flora. Origin of the Vegetation of the Islands of the South Indian Ocean in Report of the Sci. Res. Voyage of Challenger. Botany I. London, 1885.
Hemsley W. B. The Flora of Lord Howe Island. Ann. of Bot., X, 1896.
Herzog Th. Geographie der Moose. Jena, 1926.
Hill A. W. Antarctica and Problems in Geographical Distribution. Proc. Intern. Congr. Plant Sci. Ithica, New York, II, 1929.
Hooker J. D. Flora antarctica. London, Part II, 1847.
Hooker J. D. Introductory Essay to the Flora of Tasmania. London, 1859.
Hooker J. D. Observations on the Botany of Kerguelen Island. Transactions of Venus expedition. Bot. Phil. Trans. R. Soc. London, v. 157, 1879.
Irmscher E. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente Mitt. d. Inst. für allg. Bot. in Hamburg, Bd. 5, T. I, 1922; Bd. 8, Teil II, 1929.
Kränzlin F. Calceolarieae *in*: Engler. Pflanzenreich. Leipzig, IV, H. 28, 1907,
Kränzlin F. Australantarctische Orchidaceen. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 44, H. 2/3, Beibl. № 101, 1910.
Kunth R. Geraniaceae *in*: Engler. Pflanzenreich, Leipzig, IV, H. 53, 1912.
Oliver R. B. The Genus Coprosma. Bull. Bernice P. Bischop. Museum Honolulu, № 132, 1935.
Parkin J. and Sledge W. A. An Anemone from New Zealand, a Plant hitherto regarded as a Species of Ranunculus. Journ. Linn. Soc. London. Botany, v. 49, № 332, 1935.
Philippi R. A. Veränderungen, welche der Mensch in der Flora Chiles bewirkt hat. Peterm. Mitt., Bd. 32, 1886.
Schenck H. Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der subantarktischen Inseln in «Die Deutsche Tiefsee-Expedition „Valdivia"», Jena, II, Teil, I, 1905.
Seward A. C. A Phytogeographical Problem: Fossil Plants from the Kerguelen Archipelago. Ann. of Bot., v. 48, 1934.

Siple. P. A. Ecology and Geographical Distribution; Dodge W. C. and Baker G. E. Lichen and Lichens Parasites; Bartram E. B. Mosses in the Second Byrd Antarctic Expedition. Botany. Ann. Missouri. Bot. Garden, v. 25, № 2, 1938.
Skottsberg C. On the Zonal Distribution of South Atlantic and Antarctic Vegetation. Geogr. Journ., v. 24, 1904.
Skottsberg C. Vegetationsbilder aus Feuerland von den Falklandinseln und von Südgeorgien *in*: Karsten G. u. Schenck H. Vegetationsbilder. Jena, 1906. Reihe 4, H. 3—4.
Skottsberg C. Die Gefässpflanzen Südgeorgiens. Wiss. Erg. der Schwed. Südpolar-Expedition. Stockholm. Bd. V, Abt. I, 1908.
Skottsberg C. Studien über das Pflanzenleben der Falklandinseln. Wiss. Erg. der Schwed. Südpolar-Expedition. Stockholm, Bd. IV, Abt. I, 1908.
Skottsberg C. Notes on the Relations between the Floras of Subantarctic America and New Zealand. The Plant World, v. 18, № 5, 1915.
Skottsberg C. Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande. 1907—1909. K. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Teil 1, Bd. 46, № 3, 1910; Teil II. Bd. 56, № 5, 1916.
Skottsberg C. Einige Bemerkungen über die Vegetationsverhältnisse des Graham-Landes. Wiss. Erg. der schwed. Südpolar-Expedition. Stockholm, IV, Abt. 2, 1921.
Skottsberg C. The Vegetation in South-Georgia. Wiss. Erg. der Schwed. Südpolar-Expedition, Stockholm, IV, Abt. 2, 1921.
Skottsberg C. Juan Fernandez and Hawaii. Bull. B. P. Bishop Museum. Honolulu, № 16, 1925.
Skottsberg C. The Flora of the High Hawaiian Volcanoes. Fifth Intern. Bot. Congr. Abstr. of Communic. Cambridge, 1930.
Skottsberg C. Phytogeography of Conifers of Western South America. Proc. Fifth Pacif. Sci. Congr. Canada, IV, p. 3265, 1933.
Skottsberg C. Le peuple des îles pacifiques du Chili. Soc. de biogéogr. IV. Contrib. à l'étude du peuplement des îles du Pacifique. Paris, 1934.
Skottsberg C. Astelia an antarctic-pacific Genus of Liliaceae. Proc. of the Fifth Pacif. Sci. Congr. Canada. IV, 1934.
Skottsberg C. Astelia and Pipturus of Hawaii. Bull. Beum. P. Bishop Mus, № 117, 1934.
Skottsberg C. Studies in the Genus Astelia Banks et Soland. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., 3 Ser., Bd. 14, № 2, 1934.
Skottsberg C. Antarctic Plants in Polynesia in Essays in Geobotany in Honor of W. A. Setchell. Berkeley, California, 1936.
Skottsberg C. Liliaceae of Southeastern Polynesia. Occas. Pap. of B. P. Bishop Museum. Honolulu, Hawai, v. 13, № 18, 1937.
Skottsberg C. On Mr. C. Bock's Collection of Plants from Masatiera (Juan Fernandez), with Remarks on the Flowers of Centaurodendron. Medd. fr. Göteborgs Botan. Trådg., XII, 1938.
Skottsberg C. Remarks on the Hawaian Flora. Proc. of the Linn. Soc. London, 151 Sess., part. 3, 1939.
Steffen H. Ueber die floristischen Beziehungen der beiden Polargebiete zu einander. Beih. z. Bot. Zbl., Bd. 59, Abt. B, H. 2/3.
Studt W. Die heutige und frühere Verbreitung der Koniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. Hamburg, 1926.
Wallace A.R. Island Life. London, 1911.

ГЛАВА XVI

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ФЛОРЫ ЗЕМНОГО ШАРА

Современные данные изучения истории флор земного шара, которые были изложены в предшествующих главах, выявляют вполне отчетливо ряд основных черт в развитии этих флор.

Наиболее древними из дошедших до нас флор покрытосеменных растений, имевших уже в третичном периоде свой современный состав, являются тропические флоры Азии и Ю. Америки и в меньшей степени Африки. Это указывает на то, что формирование их должно быть отнесено к меловому периоду. О древности этих флор свидетельствует и богатство этих флор родами и видами, указывающее на спокойное развитие с самого начала их возникновения.

Палеоботанические данные дают основание предполагать, что тропическая флора в первой половине третичного периода имела свое продолжение по берегам древнего Тетиса в Средней и Передней Азии и в Ю. Европе, а также на юге С. Америки, соответственно расположению тропической зоны в то время. В эоцене тропические флоры Европы и С. Америки представляли, повидимому, непосредственное продолжение одна другой.

В это же время тропическая флора Африки была связана, с одной стороны, с аналогичной флорой Ю. Америки, а с другой — через Мадагаскар и Индию с тропической флорой Азии. В эоцене в течение короткого времени существовала связь эоценовой флоры Северной и Южной Америки через имевшееся в то время соединение их в области Центральной Америки. Это был период существования пантропической флоры. С отделением Европы-Африки от Америки пантропические связи нарушились. Уже несомненно ранее наметившиеся флористические различия областей тропической зоны в дальнейшем, в результате изоляции, еще более углублялись, что привело к образованию неотропической и палеотропической флор. Позже с отделением Индии от Африки и возникновением пустыни в Аравии, черты различия палеотропической флоры в Азии и Африке значительно усилились, но тем не менее они сохранили до настоящего времени большое число общих палеотропических элементов.

Начавшееся после олигоцена смещение экваториальной зоны к югу явилось причиной постепенного вымирания тропических элементов в С. Америке и Европе, сначала на севере, а затем все дальше к югу. После миоцена в Европе тропическая флора, сильно обедненная и начавшая уже видоизменяться в направлении ксерофитизации, сохраняется еще лишь в пределах Средиземноморской области. Но и здесь к концу третичного периода почти повсеместно происходит замена тропических и субтропических гигрофитов средиземноморскими ксерофитами.

Изменения, происшедшие во флоре Европы в течение третичного периода, по мнению Шимпера (Schimper, 69), объясняются не столько снижениями температур, сколько уменьшением влажности. Об этом говорит то обстоятельство, что эоценовая флора Европы развивалась

в очень влажных условиях обитания, что давало возможность произрастания таких родов, как Nipa, Sabal, Musa, Sterculia, Aralia.

Последним остатком гигрофитной субтропической флоры, составлявшей некогда единое целое с флорой Средиземноморской области, помимо отдельных реликтов, уцелевших в более влажных районах последней, в настоящее время является флора Макаронезии. Она представляет собой связующее звено между тропической и современной средиземноморской флорами, свидетельствующее об эволюции тропической флоры под влиянием все усиливавшегося осушения климата.

Смещение тропической зоны вплоть до конца ледникового периода к югу, а после него возвращение ее обратно к северу, в современное его положение, явилось причиной бедности современной тропической флоры Африки по сравнению с тропическими флорами Азии и Ю. Америки, наличия разрыва ареала ряда родов в пределах Европы-Африки. Этим же объясняется и удивительное смешение тропических и умеренных элементов, наблюдаемое почти по всей Африке, в особенности в ее южной части.

В Америке с восстановлением в плиоцене материковой связи между ее северным и южным материками отдельные, преимущественно ксерофитные, элементы неотропической флоры проникли в южные районы С. Америки.

Вместе с тем как палеоботанические данные, так и монографическое изучение ряда современных семейств и родов свидетельствует о том, что в пределах тропической зоны и к северу и югу от нее, так же как в настоящее время, должны были всегда существовать засушливые и пустынные области, заселенные тропическими и субтропическими ксерофитами. Возникновение многих древних ксерофитных родов покрытосеменных должно быть отнесено к меловому периоду, а ксерофитных голосеменных — к юрскому.

Начиная с неогена, все усиливаясь к настоящему времени, увеличивающаяся сухость климата явилась причиной расширения и возникновения новых ксерофитных областей. Это дало возможность широкого расселения ксерофитных родов, возникновения вторичных центров их многообразия и развития полиморфных циклов их видов. Продолжающееся в то же время наступление ксерофитных областей на области влажных тропиков явилось причиной происходящего процесса выработки ксерофитов из гигрофитных тропических элементов.

В последний период истории растительности этот процесс ксерофитизации флоры значительно ускорился в результате уничтожения человеком тропических и субтропических лесов и расширения территорий саванн и пустынь.

Из центров своего возникновения ксерофитные элементы распространились как в пределах самой тропической зоны, так и вне ее. Они сменили третичные гигрофитные элементы средиземноморской флоры, заселили сушу, образовавшуюся на месте Тетиса в Средней Азии, а позже вошли в состав степной флоры Евразии. Таким образом, здесь совершенно очевиден процесс возникновения и расселения ксерофитов средиземноморского типа из состава тропических флор.

Но элементы умеренной флоры возникали не только в процессе возникновения ксерофитов. Мезофильная лесная флора как в части ее деревьев и кустарников, сбрасывающих листья на зимний период, так и в части сопровождающих ее травянистых растений возникла также из состава гигрофитной тропической растительности.

Периодичность в развитии растений свойственна не только странам с умеренным климатом, но и тропической зоне. Даже в наиболее влажных частях тропиков, с очень слабо выраженной климатической периодичностью года установлено, что многие древесные растения,

без всякой связи с временем года, сбрасывают свою листву на интервалы различной продолжительности. Можно наблюдать, что деревья одного и того же вида при одинаковых экологических условиях в разное время сбрасывают листья и возобновляют их.

Во влажных тропиках имеется относительно мало деревьев, которые сбрасывают свою листву сразу и стоят совершенно голые. Большинство видов сменяет постепенно листья или сохраняет часть листвы на дереве, хотя и в отмершем и не функционирующем состоянии, подобно тем дубам, мертвая листва которых держится в течение всей зимы и сбрасывается лишь весной перед распусканием почек. У многих тропических деревьев листья, сохраняясь в функционирующем состоянии, сбрасываются лишь за несколько дней до распускания новой листвы.

Таким образом, даже в областях так называемых дождевых лесов тропиков существует периодичность в жизни растений. Она позволяет различать вечнозеленые деревья, постепенно теряющие лишь часть своей листвы, от деревьев, на большие или меньшие промежутки времени совершенно ее сбрасывающих. Это — результат существования периода покоя, необходимого для развития всем, в том числе и вечнозеленым деревьям (Schimper-Faber, 35). В областях тропиков, с периодической сменой засушливого и влажного периодов года, эта особенность проявилась в периодическом сбрасывании листьев на бедное осадками время года и вызываемом вследствие этого состоянии покоя растительности.

При распространении в верхние пояса гор и за пределы тропической зоны периодическое сбрасывание листьев явилось уже спутником холодных условий климата и физиологической сухости, являющейся их результатом. Зимний период покоя сменил такой же период, вызываемый в жаркой зоне отсутствием осадков.

Мы имеем в этой биологической особенности древесной растительности необходимую предпосылку для понимания процесса эволюции растительности тропиков в лесную растительность влажных областей умеренной зоны. Следовательно, как в условиях сухого средиземноморского климата, так и во влажных, но более холодных условиях умеренной лесной зоны определяющим обстоятельством превращения тропических элементов в умеренные являлся периодический недостаток влаги.

Одним из основных центров возникновения листопадной флоры является В. Азия. Тропическая зона здесь на таком огромном пространстве, как нигде на земном шаре, постепенно переходит в умеренную; тропический климат также постепенно сменяется умеренным. И эта климатическая смена не является чем-то новым, недавно возникшим, а наоборот, существует, не прерываясь, с самого момента возникновения покрытосеменных растений.

При продвижении на север тропических покрытосеменных постепенно возникали листопадные виды, вечнозеленые леса сменялись лесами с опадающей листвой. И сейчас еще в В. Азии можно наблюдать все переходы этих флор одной в другую. Мы можем видеть здесь листопадный лес наших умеренных широт в стадии его возникновения из недр тропической флоры.

А параллельно с этим шли процессы обогащения растительности травянистыми видами. Из спутников леса последние превращались в участников самостоятельных фитоценозов: возникали луга, чуждые тропикам, создавалась высокогорная растительность. Горные ксерофиты возникали на возвышенностях Юньнани и восточного Тибета, а отсюда переходили в Гималаи, создавая по мере их поднятия новые циклы форм.

Нахождение умеренных элементов в горах островов тропической Азии, общих Гималаям и возвышенностям Индо-Китая и Китая, требует проникновения их с последних в третичном периоде по горным системам, в то время еще связанным друг с другом. Это свидетельствует о том, что эти виды в третичном периоде уже существовали в горах Ю. Азии, а не достигли их лишь в ледниковом периоде из северных широт, как это обычно принимается.

В В. Азии многие распространенные по всему северному полушарию роды отличаются исключительным полиморфизмом, совершенно не поддающимся какой-либо систематической классификации. С распространением этих родов на север и запад это многообразие постепенно исчезает. Хорошо отграниченные в европейской флоре виды в западном Китае сливаются в полиморфные циклы. Наличие еще именно здесь, в В. Азии, исходных, примитивных типов говорит, что тут надо искать центр происхождения большинства родов лесной флоры северного полушария.

«Совокупность флоры восточноазиатского побережья, — писал Краснов (94), — должна представить из себя одну грандиозную картину эволюции субтропической третичной флоры в современную флору умеренного и холодного пояса».

Умеренные роды восточноазиатской флоры распространились на запад по склонам поднимавшихся горных систем и уже в первой половине третичного периода достигли З. Европы. Начиная с миоцена и в течение всего четвертичного периода эти лесные восточноазиатские элементы замещали вымиравшие и стягивавшиеся к южному подножью горных склонов на побережье Средиземного моря, а также в Западном Закавказье и в Крыму элементы древней флоры Средиземноморской области.

Травянистые спутники этой же лесной флоры в Сибирских горах и Альпах по мере их поднятия давали начало альпийским элементам. Эти горные ксерофиты по хребтам С.-В. Азии проникали в Арктику, где входили в соединение с возникшими еще в третичное время на ее горах арктическими элементами. В ледниковом периоде виды флоры Альп достигли арктической зоны и вошли также в состав ее флоры.

Ледниковый период уничтожил широколиственные леса Сибири, место которых заняли хвойные леса. В Европе уничтоженная ледником растительность восстановилась за счет растений, мигрировавших из убежищ третичной флоры, находившихся к югу от ледника, и с востока — из Средней Азии и Сибири. Таким образом, в северном полушарии элементы умеренной флоры возникли преимущественно в Восточной и Северо-восточной Азии и отсюда распространились на запад, сменяя в Европе вымиравшую и отступавшую субтропическую флору. Они распространялись и на восток через берингийское соединение в С. Америку. Умеренные элементы последней, менее многочисленные, распространялись на запад в пределы В. Азии и дальше до Европы. Возможно, что на севере Европы третичная субтропическая флора могла также дать начало умеренным элементам. Но во всяком случае сейчас может считаться несомненным, что в северном полушарии главным центром возникновения умеренной флоры была не Европа, а Азия.

А в это же время в южном полушарии, там, где тропическая флора достигала областей с умеренными условиями климата, шел тот же процесс формирования умеренной флоры. Он происходил в Ю. Африке, где флора сохранила еще многочисленные связи с тропической флорой. Он шел в Австралии, где тропические исходные типы, после утраты Африкой связи с тропической Африкой и Азией, дали начало своеобразным и многочисленным циклам ксерофитных умеренных эле-

ментов. В Ю. Америке с подъемом Анд вырабатывались из состава тропической флоры умеренные андийские элементы, распространившиеся по Андам вместе с направлявшимися с юга умеренными же антарктическими элементами.

Таковы основные черты эволюции флоры с мелового периода, рисуемые нам данными, изложенными в предшествующих главах. Совершенно очевидно, что причиной указанного направления развития флор была борьба за влагу: вот основной стимул эволюции растительного мира, оказывающий свое воздействие на растения с момента выхода их на сушу. Даже в пределах влажного тропического леса существуют растения, приспособленные к разным условиям влажности. Равномерность климата присуща здесь лишь нижним поясам горных склонов. В верхних же поясах она нарушается, амплитуда изменений отдельных климатических факторов увеличивается, а вместе с этим растения начинают испытывать недостаток влаги, не только вследствие уменьшения ее количества, но и в результате физиологической сухости, из-за снижения температуры. А это сказывается уже не только на строении произрастающих здесь растений, но и на составе семейств и родов, который приближается к составу флоры не только умеренной, но и северной зон. Краснов в талантливой статье, посвященной флоре Востока Азии (94), писал, что в верхнем поясе горных склонов Явы «невольно видишь элементы тундры, увеличенные до деревьев, или правильнее — наоборот, элементы тропического леса, собранные в формацию тундры, но еще не успевшие уменьшиться и выродиться в настоящие тундровые формы. Эта близость флоры горных вершин Явы к столь противоположным по свойствам тундрам севера представляет громадный интерес, так как она показывает, что флора тундры может быть непосредственным производным флоры тропического леса».

При подъеме на вершины гор Цейлона он наблюдал иную картину: здесь растительность представляла собой как бы «недоконченный луг, где господствующие семейства наших луговых растений еще имели вид деревьев и кустарников». Впечатления, вынесенные им из посещения горных вершин тропиков, подтверждали его мысль, что «растительность холодного пояса нашей планеты образовалась путем отбора из элементов тропической растительности видов, могущих расти при условии низкой температуры. Действуя веками на этих избранников, она содействовала их вырождению в арктических пигмеев».

Но эти ксерофиты возникали не только при подъеме в горы в результате невозможности усваивать влагу из-за недостатка тепла; они развивались и в сухих областях тропиков с периодическим изменением условий влажности. Там, где количество осадков снижается до 900—1500 мм с выраженным в течение 4—6 месяцев периодом засух, тропический высокоствольный лес сменяют низкоствольные леса или заросли колючих кустарников и саванны. В областях с еще меньшим количеством осадков, с еще более продолжительным периодом засухи ксерофитизм тропической флоры достигает своего высшего проявления.

На границе тропической зоны, как мы видели, шел тот же процесс вырождения тропической растительности и выработки ксерофитных элементов. Приспособленные к жизни в условиях малого количества влаги, не боящиеся низких температур ксерофиты получили возможность распространения в засушливые степи и пустыни, в умеренные и холодные зоны, на склоны и вершины горных хребтов. Такое формирование умеренной флоры должно было происходить повсюду у северных и южных пределов тропической зоны.

Океанический элемент во флоре земного шара представляет собой

вымирающий реликт прежних климатических условий как остаток древнейшей флоры земли (Gams, 31). Влажные области тропической зоны, а также и субтропиков, как Португалия, черноморские побережья Балканского п-ова, М. Азии и Кавказа, Талыш, В. Азия, атлантическая С. Америка, — хранят последние остатки умирающей древней флоры. Принадлежавшие ей территории заняла ксерофитная флора, способная к многочисленным изменениям и приспособлениям, соответственно бесконечному разнообразию экологических условий засушливых и холодных областей, в которых она растет.

Но если тропические флоры являются наиболее древними флорами земного шара, если в тропической зоне происходило образование умеренных элементов, то не может не возникнуть вопрос: где же возникли покрытосеменные растения? На этот вопрос не существует сколько-нибудь удовлетворительного ответа, так как мы не только не знаем, где появились покрытосеменные, но не знаем, когда и из каких исходных форм они возникли. Ископаемые находки первых покрытосеменных не дают на это ответа, так как во всех наиболее древних меловых местонахождениях были найдены одновременно представители различных и высокоорганизованных семейств и родов, что указывает на значительную степень развития этой группы растений в это время. Это же свидетельствует о том, что зарождение покрытосеменных должно было произойти значительно раньше, по всей вероятности, до мелового периода.

По вопросу о месте возникновения покрытосеменных растений были высказаны различные предположения: Галлир считал местом их возникновения гипотетический материк в Тихом океане — Пацифик, Томас — Гондвану, Арльдт — Ангариду. Наиболее распространенной в настоящее время точкой зрения является теория полярного происхождения покрытосеменных, т. е. возникновение их в пределах современной арктической зоны, откуда они распространились на юг по всем материкам и таким образом дошли до оконечностей и материков южного полушария. Основанием для такого заключения являлось нахождение в середине прошлого столетия в меловых отложениях Гренландии и других местах современной Арктики многочисленных остатков покрытосеменных растений.

За протекшие с тех пор годы количество этих арктических находок не только меловых, но и третичных сильно увеличилось. Тем не менее в настоящее время весь вопрос начинает приобретать совершенно другое освещение в связи с нахождением ряда меловых флор значительно южнее, в умеренной зоне, в особенности в В. Азии (см. гл. VII). Это показало не только то, что флоры покрытосеменных были распространены в меловом периоде значительно шире, чем мы до сих пор предполагали, но и также и то, что нам далеко еще не известен ни фактический меловой ареал, ни тем более исходный центр распространения покрытосеменных растений.

Вся тропическая зона, а также значительная часть территорий южных материков в палеоботаническом отношении чрезвычайно мало исследована. Но уже те немногие данные, которые имеются, свидетельствуют о том, что, когда эти громадные территории земного шара будут палеоботанически изучены так же обстоятельно, как и в северном полушарии, взгляды на происхождение покрытосеменных и их прошлое распространение подвергнутся коренному изменению.

На это указывает уже изучение морфологии, систематики и географии современных семейств и родов покрытосеменных, свидетельствующих о том, что центры происхождения многих из них не могли находиться ни в северной, ни в южной умеренных зонах. Их распространение может быть понятно лишь при допущении происхождения

исходных форм между этими двумя зонами, т. е. в тропической зоне, откуда они распространились на север и на юг, дав начало видам, вошедшим в состав умеренных флор. Что такой вывод диктуется историей современных флор и их географическим распространением, мы видели на протяжении всего изложенного и в особенности из данных истории антарктической флоры (гл. IV). Морфология и систематика растений могут к этому прибавить очень много доказательств, как это показали исследователи, рассматривавшие всю проблему в целом (Andrews, 16; Irmscher, 22), или монографы, изучавшие эволюцию отдельных родов. Мы не имеем возможности дать сейчас сводку всех этих многочисленных данных и вынуждены привести лишь часть в виде примеров.

Сравнительная морфология растений свидетельствует о том, что филогенетически более древними признаками вегетативного строения являются: древовидное и вообще деревянистое строение стебля, крупные, часто перистые и сложные листья. Эти древние признаки во многих случаях присущи родам тропических флор. Умеренные же флоры имеют роды тех же семейств или виды тех же родов, но в виде кустарников или трав с более приспособленными к недостатку влаги листьями, или же последние редуцируются, функции же их выполняют метаморфизированные стебли.

По мнению Бьюса (Bews, 25), растительные типы могут быть расположены в систему, отвечающую их эволюции. В ней исходным будет тип растений влажного тропического леса. Поэтому внетропические роды и виды, но связанные в своем обитании с влажными условиями побережий рек и морей, болот, сохраняют физиономический древний тип растений. Типы же растений саванн, степей, зарослей ксерофитных кустарников и полупустынных суккулентов будут дериватами, возникшими из первого типа.

Эта эволюция морфологического строения растений может быть иллюстрирована следующими примерами.

Порядок Umbelliflorae включает в числе других семейство Araliaceae, представленное большей частью деревянистыми формами в тропической и субтропических зонах, и Umbelliferae, травянистые роды которого приурочены главным образом к умеренным зонам земного шара.

В состав семейства Rubiaceae входят многочисленные деревянистые роды в тропиках и травянистые — в составе умеренных флор. Семейство Leguminosae имеет основных представителей в тропиках, в виде деревьев с перистыми листьями, при распространении же его в умеренные области образовались травянистые трибы — Vicieae, Trifolieae и Loteae. Порядок Ranales включает древовидные, распространенные главным образом в тропиках и субтропиках семейства Magnoliaceae и Anonaceae, а в умеренных зонах обоих полушарий — травянистые Ranunculaceae.

Такие же соотношения можно установить внутри других семейств; так, например, в семействе злаков деревянистые бамбуки — трибы Bambuseae — примитивны и по ряду признаков строения своего цветка (Bews, 29). Они распространены преимущественно в тропических и субтропических областях земного шара, причем относительно примитивные формы, имеющие плоды в виде ореха или ягоды, приурочены к Ю.-В. Азии и островам Тихого и Индийского океанов, т. е. к обширному ареалу, характеризующемуся жарким, влажным или муссонным климатом.

Более же специализированные трибы представлены вьющимися или травянистыми формами, приспособленными к сухим субтропическим или более холодным условиям обитания. Они имеют значительно более широкое распространение в обоих полушариях и проникли в С. Америке в пределы ее умеренных областей. Они характерны также для горных флор Гималаев, Анд и В. Африки. Дальнейшая дивергенция привела к образованию травянистых родов, как, например, относящихся к трибе Festuceae, теснейшим образом связанной и с травянистыми формами Bambuseae и являющейся наиболее примитивной среди злаков умеренной зоны. В трибе Festuceae можно проследить интересный эволюционный ряд развития, начинающийся гигрофильными и лесными злаками и заканчивающийся степными и альпийскими.

Но из этого нельзя делать заключение, что травянистые формы присущи только умеренным зонам. Тропические флоры имеют также травянистые виды или целые роды, например, в семействах Cucurbitaceae, Lobeliaceae, Campanulaceae, Compositae, Solanaceae, Liliaceae, Orchidaceae и др. Это подтверждает возникновение умеренных форм в пределах тропической зоны в результате приспособления к ксерофитным условиям обитания в областях с периодической сменой влажного периода сухим и при подъеме в горы. Это в то же время делает понятным распространение травянистых потомков тропических деревянистых исходных форм в пределы умеренных зон.

Такая же эволюция наблюдается и в отношении листьев. Во влажных тропиках многие семейства включают большое число родов и видов, представленных мощными деревьями с роскошной, большей частью перистой листвой, имеющих часто пантропическое распространение. В соседних же внетропических областях они заменены уже вторичными формами, которые являются ксерофитными видоизменениями предыдущих. В южном полушарии они большей частью имеют форму полукустарников, кустарников или карликовых деревьев, реже трав. В северном же полушарии это редко деревья или кустарники, а преимущественно травянистые многолетники или однолетники. Примером такой эволюции может служить род Acacia, тропические формы которой имеют перистые листья. Секция его Gummiferae, еще широко распространенная по всем тропикам и субтропикам, уже приспособлена к ксерофитным условиям обитания. В Австралии же секция Phyllodineae, включающая около 420 видов, характеризуется отсутствием листьев, замененных филлодиями.

Секция Sophoreae из семейства бобовых представлена в тропической зоне древовидными или кустарниковыми родами с перистыми листьями, из которых только немногие, как Sophora (S. japonica) и Cladrastis (С. Америка, Япония, Манчжурия), Virgili (Ю. Африка). растут вне влажных тропиков. Из нее развились умеренные роды северного полушария, объединяемые в составе секции Podalyrieae, являющиеся уже кустарниками, часто с цельными листьями, или травянистыми формами.

Исходные роды семейства Myrtaceae: Psidium, Eugenia, Myrtus, объединяемые в подсемейство Myrtoideae, широко распространены в тропиках как Старого, так и Нового Света. В тропической и субтропической Америке это семейство дало роды Myrcia, Calyptranthes, Marlierea и др. По Berry (14), род Myrcia, включающий в настоящее время 450 видов, наиболее близок к древнему, первичному типу Myrtaceae. Этот последний в Австралии дал ксерофитные циклы форм: сначала Metrosidereae, а затем, быть может, и Eucalypteae. Эвкалипты имеют как по строению, так и по расположению выражено ксерофитный тип листьев. Но их ювенильные, супротивные, сердцевидные и сидячие, расположенные горизонтально листья свидетельствуют о происхождении рода Eucalyptus от тропического гигрофитного исходного типа.

Тропические роды семейства Rutaceae имеют крупные, перистые

листья, представляя собой первичный тип рутовых. Одним из исходных для ксерофитных циклов рутовых явился тип Xanthoxyleae. Род Xanthoxylum в настоящее время широко распространен по влажным тропикам. Этот исходный тип в Австралии дал эндемичную трибу Boronieae с 18 родами и, примерно, 180 видами, характеризующимися уменьшенной пластинкой листьев, при этом простой или трехлопастной, лишь редко перистой. В Ю. Африке этот же древний, тропический тип дал также эндемичную трибу Diosmeae, включающую 11 родов с примерно 200 видами. В северном же полушарии один из исходных типов дал трибу Ruteae с травянистыми представителями.

Во всех рассмотренных примерах исходный тип древовидный с крупной, часто перистой, листвой имел пантропическое распространение во влажных тропиках. В большинстве случаев из него возникали трибы, роды и виды мезофильного характера, сбрасывающие листья или с отмирающей надземной частью в засушливые или холодные периоды года. В более засушливых условиях они дали начало еще более выраженным ксерофитам. Это проявилось в уменьшении размеров всего растения (карликовые деревья, кустарники, полукустарники) и листьев, а также и изменении строения последних. Помимо того, ксерофитизм выразился в развитии химических веществ, служащих также защитой от испарения: у Leguminosae — смол и сходных с ними веществ; у Myrtaceae, Rutaceae, Verbenaceae, Labiatae и др. — эфирных масел; у Euphorbiaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae — млечного сока, содержащего каучук; у Sapindaceae и Sterculiaceae — клейких веществ в листьях и корнях.

В еще более неблагоприятных в отношении сохранения и восприятия влаги условиях создавались формы с травянистыми отмирающими надземными стеблями и различного типа, иногда сильно развитым, подземным стеблем в виде корневищ, клубней, луковиц, в том числе и эфемероиды. Наконец, возникали эфемеры, приурочивавшие короткий цикл своей жизни к благоприятному периоду года.

Эти особенности давали возможность приспособления к чрезвычайно разнообразным условиям обитания, а вместе с тем и широкого распространения. Возникали вторичные центры ареалов, из которых полиморфные циклы форм заселяли осушавшиеся территории, вытесняя и сменяя гигрофитных предшественников.

Систематика растений дает также многочисленные доказательства происхождения ряда родов в тропической зоне. Так, например, согласно исследованию Handel-Mazzetti (29), род Lysimachia имеет тропическое происхождение. Являясь наиболее примитивным и наиболее древним родом семейства Primulaceae, он также дает указание на тропическое происхождение более молодого, в настоящее время гораздо более дифференцированного и имеющего типично внетропическое распространение, рода Primula. Согласно Энглеру (Engler, 09), семейство Araceae является преимущественно тропическим. Один из центров его развития находится в Малезии, Индии и южном Китае. От тропических предков возникли, по всей вероятности, и роды Acorus и Arum. Первый из них доходит до 50° с. ш., а A. calamus в Норвегии — до 63° с. ш. Он распространился через В. Азию в С. Америку и через Сибирь в Европу. Род Arum является древним родом Средиземноморской области, где он представлен приблизительно 20 видами. Один из этих видов — A. Jacquemontii проник до Афганистана и Кашмира, где он растет до 2300 м н. у. м., являясь самым восточным представителем этого рода, который сосредоточен преимущественно в западной части Средиземноморской области.

Таких примеров можно привести множество, но еще более показательными являются семейства, роды которых имеют основную часть

своего ареала во внетропических зонах северного и южного полушарий. К числу таких семейств относится семейство Ranunculaceae, распространенное преимущественно в северной, внетропической зоне. Но оно представлено и во внетропической зоне южного полушария, а также и в тропиках (Anemoneae). В родственном отношении оно тесно связано с тропическими семействами Anonaceae и Magnoliaceae (Prantl, 91).

Семейство Papaveraceae также сосредоточено главным образом во внетропической зоне северного полушария, но оно представлено, хотя и в значительно меньшем количестве видов, и в южном полушарии — в Ю. Африке, Австралии и Ю. Америке. Тропической зоне всецело принадлежит род Bocconia (тропическая Америка) и ряд видов других родов в тропиках как Нового, так и Старого Света. Виды родов Corydalis и Dicentra в тропиках растут в горных поясах. Papaveraceae очень близки к тропическому семейству Capparidaceae (Fedde, 36), а из этого последнего может быть выведено и семейство Cruciferae. Крестоцветные, так же как и предыдущих два семейства, наиболее распространены в северном полушарии, но растут и в южном вплоть до антарктических островов, где представлены во многих случаях древними, систематически изолированными типами (например, Pringlea на Кергеленских о-вах). Они имеются и в тропиках, где приурочены к горным поясам (Schulz, 36).

Такое же распространение характерно и для семейства Coriariaceae с одним родом Coriaria, имеющим ряд видов в субтропической В. Азии и один вид в западной части Средиземноморской области. Помимо этого, имеются также виды в Новой Зеландии и на прилегающих островах, а также в тропической Америке от Перу до Мексики с разрывом ареала в Новой Зеландии (Engler, 96).

Семейства Aceraceae и Hippocastanaceae северного полушария находятся в тесных родственных связях и могут быть объединены с чисто тропическим семейством Sapindaceae в один ряд Sapindales (Radlkofer, 96).

Совершенно ясны те же соотношения с тропической флорой в семействе Lythraceae, имеющем главную массу своих родов и видов в тропической зоне. Незначительное число видов растет во внетропических зонах: в Америке, Евразии к северу от Сахары и Гималаев, в Австралии, Ю. Африке и в пампасах Ю. Америки. Наиболее близкие его родственные связи имеются с семействами: Myrtaceae, распространенным в тропической зоне и имеющим вторичный центр развития в Австралии, и Onagraceae, представленным в тропиках и отчасти в северной внетропической зоне (Epilobium). Наибольшее количество родов и видов последнего семейства находится в антарктической флористической области (Koehne, 98).

Семейство Lentibulariaceae имеет наибольшее распространение и наибольшее число родов и видов в тропической зоне, но представлено также и во внетропических зонах северного и южного полушарий. Интересно отметить, что род Utricularia имеет в Европе около 7 видов, живущих исключительно в воде, из общего количества 200 видов. Большинство из них растет в тропиках, в том числе все наземные виды (Kamienski, 95).

Семейство Umbelliferae подразделяется на 3 подсемейства: Hydrocotyloideae, Saniculoideae и Apioideae. Первое из них наиболее распространено в южном полушарии вплоть до антарктических островов. Наиболее богатый видами род этого подсемейства Hydrocotyle имеет часть своих видов в пределах тропической зоны: в Азии и Ю. Америке. Второе подсемейство Saniculoideae представлено как в северном, так и в южном полушариях. Относящийся к нему род Sanicula распростра-

нен от Европы, В. Азии и атлантической С. Америки — через тропическую Африку до Капской Земли, через Индию до Явы и через Мексику до Чили. Второй богатый видами род этого подсемейства Eryngium, обнаруживающий совершенно ясную эволюцию от гигрофитных к ксерофитным формам, распространен на всех материках за исключением тропической и Южной Африки. Наибольшее сосредоточие видов этого рода находится в тропической Америке. Третье подсемейство Apioideae имеет наибольшее распространение в северном полушарии. Только $^1/_5$ его родов распространена вне последнего: бо́льшая часть распространена в тропиках, остальные же растут в Средиземноморской области до тропической Африки или еще дальше до Ю. Африки и от С. Америки далеко на юг в пределах Ю. Америки.

Наиболее примитивные типы зонтичных относятся к подсемейству Hydrocotyloideae, которые, в свою очередь, возникли из состава тропического семейства Araliaceae (Drude, 78).

Останавливаясь на объяснении происхождения таких семейств, мы можем констатировать разнообразие точек зрения и неуверенность высказывавших их авторов. Так, Друде в разное время высказал три совершенно различных предположения о происхождении семейства зонтичных: 1) полифилетическом, 2) в северной и, наконец, 3) в южной умеренной зонах. Большинство авторов склоняется к мысли, что эти семейства возникли в северном полушарии, откуда по горным хребтам или в ледниковом периоде, благодаря охлаждению климата, распространились в пределы южного полушария.

Такое объяснение не соответствует ряду данных современной науки. Так, палеоклиматология не оставляет никакого сомнения в том, что в истории земли никогда не существовало такого времени, когда бы отсутствовала климатическая зональность. Это положение сейчас никем уже не оспаривается. А отсюда следует, что хотя тропическая зона и изменяла свое положение, но тем не менее всегда разделяла умеренные зоны северного и южного полушарий.

Охлаждение климата, связанное с оледенением северной умеренной зоны, в Азии и Ю. Америке очень незначительно сказалось на климате тропической части Азии и Ю. Америки, в Африке же оно вызвало отодвигание к югу тропической флоры. Таким образом, тропическая флора не была уничтожена во время ледникового периода и продолжала попрежнему служить барьером, препятствовавшим распространению умеренных элементов из северного полушария в южное или наоборот. Но помимо того, четвертичное оледенение происходило слишком недавно, а предыдущие оледенения — пермо-карбоновое и другие чересчур давно, чтобы при помощи их можно было объяснять прохождение покрытосеменных растений через тропическую зону.

Остается, следовательно, возможность единственного предположения — это распространение этих растений по мери́диональным горным хребтам. Но такие хребты в меловом периоде, когда началось распространение покрытосеменных, отсутствовали. Те же, которые возникли в третичном периоде, преимущественно во второй его половине, точно так же являются чересчур юными для объяснения этого распространения. В Европе-Африке такие хребты отсутствуют; в Азии связь хребтов островов Малайского архипелага с Гималаями носит также, как мы указывали, очень поздний характер, причем проникшие на них умеренные элементы до настоящего времени являются изолированными тропической растительностью ниже расположенных поясов горных склонов. Кордильеры Северной и Южной Америки были разъединены до плиоцена морским проливом, а сейчас — тропической флорой в области Панамского перешейка.

Но если даже, вопреки всему вышеизложенному, мы допустили бы возникновение покрытосеменных в арктической зоне, где тропических условий климата никогда не существовало, как это сейчас совершенно доказано, выводить из них тропические роды или тропические виды умеренных родов было бы совершенно невозможно. Вследствие этого нам представляется, что единственно правильной, разрешающей все затруднения является точка зрения Ирмшера (Irmscher, 22), что покрытосеменные возникли в тропической зоне, но не современной, а мелового и начала третичного периодов, и распространились на север и на юг от нее в пределы умеренных зон.

Но из этого, конечно, не следует, что в умеренных и даже холодных зонах не шел процесс видообразования и формирования родов, но эти виды и роды остались ограниченными в своем распространении или северным или южным полушарием. Лишь ничтожное количество их, как мы видели (гл. XV), получило возможность пройти в ледниковом периоде по хребтам американских Кордильер сквозь тропическую зону, образовав биполярные ареалы видов. Но для понимания происхождения покрытосеменных и истории образованных ими флор они никак указаний дать не могут.

Такова картина эволюции флор земного шара, рисующаяся в свете современных исследований. В ней все ясно и понятно до тех пор, пока мы будем допускать возможность перемещения материков и изменения их положения как по отношению друг к другу, так и по отношению к полюсу. Разрывы ареалов и произрастание растений в прежние геологические периоды в широтах, совершенно не соответствующих их экологическим особенностям, находят свое объяснение в свете этой рабочей гипотезы. Для понимания прошлого и современного распространения растений и животных необходимо такое толкование, которое одновременно давало бы объяснение и изменениям климатической зональности, и нахождению одних и тех же или викарных родов и видов на удаленных друг от друга материках и островах.

Ни одна из раньше существовавших теорий не объясняла оба эти момента, теснейшим образом связанные друг с другом. Теории погружения промежуточных материков, так же как и неподвижности материков и океанов оставляли непонятным произрастание растений в совершенно иных климатических условиях, а многочисленные гипотезы климатических изменений не давали никакого объяснения разрывам ареалов. Но, помимо того, все эти теории и гипотезы не имеют и преимущества считаться научно доказанными. Противоречий с данными геологии и физической географии в них не меньше, а значительно больше, чем в гипотезе перемещения материков.

Вследствие этого стоит лишь нам отказаться от тех преимуществ, какие дает нам эта последняя гипотеза, чтобы биогеография вновь стала полна неразрешимых загадок. Неминуемо возвращение к представлениям об одновременном «сотворении» видов в разных частях земного шара или, что то же самое, к их политопному возникновению; не обойтись без птиц, переносивших их семена в своих желудках или на лапах и перьях через тысячи километров в самых разнообразных направлениях, без рыб, заглатывавших эти семена, переплывавших с ними моря и океаны и выбрасывавших в нетронутом виде на противоположных берегах; неизбежно прибегать к ветрам и морским течениям, увлекающим плоды и семена растений из тропических широт в умеренные и холодные и наоборот, где они, попав на морские побережья, прорастают и распространяются в глубь страны вплоть до вершин ее гор, невзирая ни на какие экологические факторы. Но мы уже не вернемся к этим сказочным объяснениям сложных моментов биогеографии, мы уже переросли их наивную примитивность.

В истории науки не было таких новых идей, которые были бы

сразу всеми приняты, которые не встречали бы насмешливого отношения. Преодоление старых навыков мышления дается постепенно, десятилетиями. Однако мы не сомневаемся в том, что гипотеза перемещения материков является одной из тех необходимых для поступательного движения науки гипотез, которые, по выражению Гете, подобны лесам, возводящимся перед зданиями и сносящимся, когда здание готово; не следует только принимать эти леса за сами здания. Мы и не принимаем гипотезу перемещения материков за историю самих материков, которую мы стремимся при помощи ее постичь, но и не сомневаемся, что благодаря ей мы приблизились к этому в большей степени, чем когда бы то ни было.

Вегенер с полным правом мог бы повторить слова из письма Дарвина к Аза Грею: «Я никак не могу поверить, чтобы ложная теория могла объяснить столько фактов, как, без всякого сомнения, мне кажется, объясняет моя теория».

Наш обзор истории развития флор был бы неполон, если бы мы в заключение не указали на самый мощный из современных факторов — деятельность человека, изменяющую естественные процессы эволюции флор. Если первоначально воздействие человека на растительность носило разрушительный характер, то в течение последних столетий оно приобрело созидательное значение. Человек изменил по своему усмотрению видовой состав растительности, нарушил естественные границы флористических областей, увеличил ареалы видов. Он создал новые растения и покрыл ими громадные территории своих полей. Своими мелиоративными мероприятиями он изменил экологические факторы, а методами культуры и воздействия на растения подчинил их своей воле.

Пройдет еще несколько столетий, и те последние следы истории флор прежних геологических периодов, которые мы еще имеем возможность наблюдать, окончательно сотрутся, и, быть может, только заповедники сохранят следы прошлого растительного покрова земли.

Эти изменения растительности в результате деятельности человека настолько значительны и многообразны, что рассмотрение их должно составить предмет отдельного и большого исследования.

Карело-Финская База Академии Наук СССР БИБЛИОТЕКА

ЛИТЕРАТУРА

Краснов А. Н. География растений. Харьков, 1899.
Краснов А. Н. Из поездки на дальний восток Азии. Землеведение, № 2 и 3, 1894.
Шостаковский С. А. Ксерофилия и видообразование. Сов. ботаника, 1937.
Andrews E. C. The Geological History of the Australian Flowering Plants. Amer. Journ. of Sci., 4 ser., v. 42, 1916.
Berry E. W. The Affinities and Distribution of the Lower Eocen Flora of S.-E. North America. Proc. Amer. Phil. Soc., v. 53, 1914.
Bews J. W.. Plant Forms and their Evolution in South Africa. London, 1925.
Bews J. W. The World's Grasses. London — N. Y., 1929.
Drude O. Umbelliferae *in*: Engler u. Prandtl. Pflanzenfamilien. Leipzig, II, Abt. 8, 1898.
Engler A. Die Bedeutung der Araceen für die Pflanzengeographische Gliederung des tropischen und extratropischen Ostasiens. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss., 1909.
Fedde H. Papaveraceae *in*: Engler u. Prandtl. Pflanzenfamilien. 2 Aufl., Leipzig, Bd. 176, 1931.
Gams H. Das ozeanische Element in der Flora der Alpen. Jahrb. d. Ver. z. Schutz d. Alpenpil., III, 1931.
Handel-Mazzetti H. Die Subgenera, Sektionen und Subsektionen der Gattung Lysimacuia L. Pflanzenareale. Jena, Reihe 2, H. 5, 1929.
Hoeck F. Die Beschränkung pflanzlicher Verwandschaftsgruppen von höherem Range als Gattungen auf einzelne Lebensreiche und Pflanzengebiet. Engl. Bot. Jahrb.. Bd. 50 Suppl., 1914.

Irmscher E. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Mitt. Inst. f. allg. Bot. in Hamburg, V, 1922.
Koehne E. Lythraceae *in*: Engler u. Prandtl. Pflanzenfamilien. Leipzig, III, 7, 1898.
Kamienski F. Lentibulariaceae *in*: Engler u. Prandtl. Pflanzenfamilien. Leipgig, IV, 3 b, 1895.
Radlkofer L. Sapindaceae *in*: Engler u. Prandtl. Pflanzenfamilien., Leipzig, III, 5, 1896.
Schimper A., Faber F. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1935.
Schimper L. Ph. Traité de paléontologie végétale. I, 1896.
Schulz O. Cruciferae *in*: Engler u. Prandtl. Pflanzenfamilien. 2. Aufl., Leipzig, Bd. 17 b, 1936.
Engler A. Coriariaceae *in*: Engler u. Prandtl. Pflanzenfamilien. Leipzig, III, 5, 1896.
Stefanoff B. Ueber die parallelen Beziehungen in der Entwicklung des Leitungs- und Blattsystems unter Berücksichtigung der ökologischen Entwicklung der Landvegetation. Fedde's Rep. spec. nov., Beih. 94.
Strockeb O. Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten und Salzpflanzen vom Standpunkt einer experimentellen und vergleichenden Pflanzengeographie. Bot. Abh., H. 13, 1928.
Wolff H. Umbelliferae — Saniculoideae *in*: Engler. Pflanzenreich. Leipzig — Berlin, IV, 228, 1913.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Евгений Владимирович Вульф как ботаник, *С. Ю. Липшиц* III

Список трудов Е. В. Вульфа IX

Предисловие 3

Введение 5

Глава I. Этапы развития дотретичных флор. 10

Глава II. История палеотропической флоры Азии 18

Глава III. История палеотропической флоры Африки 64

Глава IV. История неотропической флоры 102

Глава V. История флоры Макаронезии 118

Глава VI. История флоры Средиземноморской области 133

Глава VII. История флоры Восточноазиатской области 268

Глава VIII. История североамериканской флоры 327

Глава IX. История арктической флоры 348

Глава X. История флоры Альп 369

Глава XI. История флоры Евро-Сибирской области 386

Глава XII. История южноафриканской флоры 466

Глава XIII. История австралийской флоры 478

Глава XIV. История новозеландской флоры 494

Глава XV. История антарктической флоры 501

Глава XVI. Основные черты истории развития флоры земного шара 532