

М. В. КЛОКОВ

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ РАВНИННОЙ ФЛОРЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Значение историко-флористических данных для выявления общей исторической картины развития Земли огромно. Воссоздание истории жизни на Земле и познание основных закономерностей развития живой материи невозможно без полного учета этих данных. Трудно себе представить и восстановить прошлое эколого-географической обстановки на любой территории без достаточных сведений по истории растительного покрова этой территории. Значение историко-флористических (палеонтологических и систематико-географических) данных никак не меньше, чем научное значение историко-фаунистических (опять-таки палеонтологических и систематико-географических). И те, и другие материалы необходимы для успешного разрешения общих и одинаково важных как для ботаники, так и для зоологии биогеографических проблем, стоящих перед современной советской наукой. Мысля организм в неразрывном единстве со средой, мы не можем отрывать изучение историй организмов от изучения их эколого-географической среды точно так же, как не можем отрывать историю изменений географической среды от истории организмов, которые в этой среде пребывают и развиваются. Таким образом, общий комплекс историко-географических проблем представляет целостное единство, в котором в зависимости от конкретного характера поставленного вопроса приходится выдвигать на первый план и рассматривать отдельно ту или другую сторону его — ботаническую, зоологическую или физико-географическую, никогда не забывая о существовании нерассматриваемых в данном случае общего единства.

Общее стратиграфическое значение смен флор не меньше значения смен фаун. Деление истории Земли на главные геологические периоды основано на фактах смены фаун. Смены фаун всегда несколько запаздывают по сравнению со сменами флор. Последние как бы готовят наступление первых (Вульф, 1944).

А. Н. Криштофович (1946) различает пять основных типов флор, которые на протяжении 300 млн лет (со времени выхода растений на сушу в силуре) последовательно сменяли друг друга, распространяясь каждый раз на громадные пространства и удерживаясь на поверхности земного шара в продолжение десятков миллионов лет: 1) псилофитовую, господствовавшую 50 млн лет; 2) археонтерисовую — 15 млн; 3) антраколитовую, с ясно выраженной зональностью в распределении — 100 млн; 4) мезофитную — 60 млн и 5) ангиофитную — с позднего мела до наших дней. Эти флоры он называет полихронными.

В общих историко-флористических рассуждениях А. Н. Криштофовича для нас особенно ценны два положения: констатация климатической зональности на ископаемом растительном материале, начиная по крайней мере с палеозоя (со среднего карбона), во-первых, и выявление законо-

мерностей смены флор в процессе исторического развития — во-вторых. Стратиграфическое значение первого положения очень велико, и вполне понятно, почему он иллюстрирует его важность примером ископаемых флор Арктики, которые, будучи палеогеновыми или даже верхнемеловыми, принимались за миоценовые на основании сходства с миоценовой флорой центральной Европы, но без учета зональных особенностей. А. Н. Криштофович не отрицает зональности и в распределении наиболее древних флор, для которых зональные закономерности пока еще не могут быть обнаружены на конкретном материале. Таким образом, постулируется необходимость общесторического обобщения великого закона зонального размещения растительности, обоснование которого тесно связано с именем В. В. Докучаева. Относительно закономерностей смены предыдущей флоры последующей А. Н. Криштофович придерживается такой основной мысли: «Процесс развития растительного покрова шел по пути возникновения каждой новой флоры из одной или нескольких формаций или сообществ предшествовавшей, или из ее отдельных ингредиентов, с расширением их значения и переходом интразональных и подчиненных сообществ в зональные и господствующие с образованием из них создателей новой флоры» (1946, стр. 96). Эта ведущая мысль новейших работ А. Н. Криштофовича, обоснованная им впервые на материале по мезозойской флоре, может быть приложена и в более узких масштабах ко многим конкретным случаям исторической смены флор, так как она выражает общую закономерность автохтонного развития флоры в связи с изменениями физико-географической среды. Нас тут интересует новейшая полихронная флора покрытосемянных (или ангиофитная), с появлением которой стали резче проявляться на земной поверхности явления биологической зональности и начали формироваться современные зонально-региональные флоры. Обращаясь к конкретной истории нашей восточноевропейской флоры, мы сталкиваемся с более частными, территориальными, а не планетарными явлениями смены флор внутри общей истории развития ангиофитной полихронной флоры.

Эти изменения на территории юга европейской части СССР с начала третичного периода, как известно, выразились прежде всего в смене субтропической (нонтакской — по терминологии А. Н. Криштофовича) флоры с преобладанием вечнозеленых элементов, господствовавшей с палеоцена до середины олигоцена, более умеренной тургайской (по той же терминологии) флорой, в основном древесно-кустарниковом составе листопадной. В дальнейшем богатая тургайская флора, достигая апогея развития в нижнем и среднем миоцене, начала обедняться и сменялась по крайней мере к концу плиоцена новейшей флорой, в родовом и видовом отношениях мало отличающейся от современной флоры (в отличие от фауны млекопитающих). В таком составе флора перешла в антропоген (четвертичный период), о флоре которого А. Н. Криштофович писал (1941), что видовой состав ее, за исключением немногочисленных вымерших видов, является вполне современным. Это положение подтверждается также палеоботаническими исследованиями известного польского ботаника В. Шафера. В четвертичном периоде эту уже вполне модернизированную флору довольно неожиданно постиг длинный ряд бедствий в виде ледниковых и межледниковых эпох, число которых и по сие время остается окончательно не выясненным. Претерпев испытания с замечательной твердостью, наша флора непоколебимо осталась при своем позднмиоценовом составе. Действительная картина перехода от плиоцена к плейстоцену и от плейстоцена к голоцену на территории европейской части СССР крайне затуманена гипотетическими допущениями, в связи с чем радио-

нальное историческое объяснение современного состояния флоры или ближайших к современности этапов ее развития на нашей территории (как и на всех территориях, к которым относятся упомянутые допущения) крайне затруднено и представляется невозможным без замены всех этих допущений другими, более соответствующими исторической действительности.

К числу неоправдавших себя гипотетических допущений в первую очередь принадлежит объяснение историко-флористических событий в их физико-географической основе теорией расхождения материков Вегенера и предполагаемым этой теорией явлением перемещения полюсов. Многие современные концепции истории флоры насквозь проникнуты такими объяснениями для более отдаленных событий, а для более близких к современности — аналогичными катастрофично-гляциалистскими объяснениями.

Трудно упрекнуть ботаников-флорогенетиков в том, что они оказались вынужденными принимать на веру различные историко-геологические концепции. Ведь они во всяком случае нуждались для своих флорогенетических построений в необходимых данных по истории физико-географической среды и старались получить эти сведения из авторитетных источников. Некоторым из ботаников надо поставить в заслугу то, что они попутно отмечали наблюдавшиеся ими расхождения между постулатами заимствованных концепций и фактическими данными (Е. В. Вульф, а в последнее время особенно В. Н. Сукачев). Вполне понятно, что в случае падения вышеупомянутых концепций построенные на них флористические объяснения также окажутся несостоятельными. С другой стороны, независимо от правильности или неправильности заимствованных общеприятных концепций, по-видимому, не следует относиться слишком пассивно к собственным флористическим фактам, употребляя таковые только для ботанического иллюстрирования историко-геологических или палеогеографических положений. Такая излишняя пассивность по отношению к собственным фактам является очень характерной для ботаников, занимавшихся историей флоры европейской части СССР. В. Л. Комаров, А. А. Гроссгейм, М. Г. Попов, М. М. Ильин и другие советские ботаники, разрабатывавшие вопросы генезиса флоры Кавказа, Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока, всегда проявляли в этом отношении значительно большую самостоятельность. В результате освещение истории флоры в вышеупомянутых районах является более интересным и глубоким, чем история флоры европейской части СССР в общепринятой до сих пор трактовке, а главное — сохраняющим историческую преемственность развития при переходах от старого к новому. Намечившееся за последние годы стремление разрешить все возникшие и продолжающие возникать флорогенетические затруднения путем спорово-пыльцевого анализа в качестве единственного метода представляется явно односторонним. Практическое применение этого очень гибкого метода отнюдь не свободно от субъективизма, и авторы, им пользующиеся (особенно очень много здесь поработавший В. П. Гричук), в своих выводах очень редко всерьез считаются с докучаевским законом природной зональности. Обнаружившееся давно и все более обостряющееся противоречие между требованиями гляциалистической концепции и флористическими фактами (в том числе и весьма важными фактами, добытыми пыльцевым методом) привело к созданию ряда флорогенетических предположений компромиссного порядка (вспомним хотя бы общезвестную старую гипотезу о сниженной альпийской растительности на Русской равнине, более современные гипотезы о перигляциальных степях или о приледниковой холодной

лесостепи в ледниковые эпохи на юге европейской части СССР). На этих попытках примирить непримиримое мы в дальнейшем остановимся более подробно, а пока отметим, что все они, как названные выше, так и некоторые другие, основаны на довольно странном предположении о неприменимости законов зональности к ледниковому времени.

Первым в исторической последовательности конкретным вопросом из общего цикла флорогенетических проблем, касающихся европейской части СССР, является очень трудный вопрос о преемственной связи между современной флорой нашей территории и флорой палеогеновой. Общепринятое здесь мнение о полном отрыве неогена от палеогена и, в частности, об исключительно миграционном происхождении листопадной древесно-кустарниковой флоры, проникшей на нашу территорию в конце олигоцена или в миоцене с востока, нуждается, по нашему мнению, в существенном пересмотре. Во время господства в палеогене «полтавской» вечнозеленой флоры, по данным пыльцевого анализа, обнаружены на украинской территории листопадные древесные формы (в частности, ольха и лещина). Листопадные формы из сережкоцветных известны также из палеогена южной Европы, где их связывают с более высокими горными положениями. Наличие таких форм, пребывающих в подчиненном состоянии, в общем «составе» полтавской флоры свидетельствует о том, что они имели возможность и в дальнейшем развиваться на месте, согласно выдвинутой А. И. Криштофовичем общей закономерности развития и смены флор, о которой мы сказали выше, но отнюдь не обязательно должны были мигрировать с территории древней Ангарида. Вполне возможно сохранение в составе современной флоры и отдельных вечнозеленых представителей флоры, являющихся непосредственными потомками или дериватами палеогеновых полтавских типов. Одним из таких редких представителей оказывается плющ (*Hedera helix* L.). Этот род недавно был критически пересмотрен А. И. Поярковой (1951); согласно приведенным ею данным, он непрерывно существует на территории Европы с верхнего мела (ценома Чехии) до наших дней. Надо полагать, что и современный, наиболее северный вид его является автохтонным образованием (плющ, как известно, распространен у нас в более западных районах Украины, в Прибалтике; самые северные местонахождения вида — в южной Скандинавии).

Вряд ли не сохраняют преемственности на месте со времен палеогена также эндемические (или почти эндемические) для южной части европейской части СССР виды сосен, изученные со всей подробностью Е. М. Кондратьевым (1950): произрастающая в наших борах наряду с сосной обыкновенной и отличающаяся от нее, между прочим, легкоплавающей смолой сосна Фомина (*Pinus Fominii* Kondr.) и растущая на обнажениях мела по Дону и, вероятно, по Волге сосна меловая (*P. cretacea* Kalen.). Сосна обыкновенная (*P. silvestris* L.) приводится для третичных отложений Киева; вообще же род *Pinus* L. известен на территории европейской части СССР с мела.

В составе нашей древесно-кустарниковой флоры несомненно имеются, вероятно в заметном количестве, элементы, автохтонно развивающиеся со времен палеогена. Такие элементы в свое время входили в состав «полтавской» субтропической флоры или даже предшествовавшей ей поздне-меловой и раннепалеогеновой, несколько более умеренной флоры. В связи с поднятым здесь вопросом мы критически пересмотрели систематический состав и географическое распространение европейско-кавказских видов бересклета (род *Euonymus* L.). Этот несомненно древний род (на территории СССР он известен с эоцена — *E. Proserpinae* Ung.) распространен

в Евразии и в Америке. К нему принадлежит довольно много субтропических и тропических видов с широкими вечнозелеными листьями (произрастающих в Индии, Южном Китае, на о. Ява). Один вид с довольно узкими, но тоже вечнозелеными листьями — бересклет карликовый (*E. nana* М. В.) — встречается в юго-западных районах Украины, западном Закавказье и в Монгольской Народной Республике. Бересклет карликовый благодаря своим биологическим особенностям и сильно разорванному ареалу служит обычным объектом для флорогенетических рассуждений. В европейской части СССР и на Кавказе он несомненно является в настоящее время реликтом, по возрасту, очевидно, третичным, но не палеогеновым, а неогеновым, появившимся в Европе, как предполагается, в связи с экспансией «тургайской» флоры (южной ее ветви, включающей и вечнозеленые элементы). Более интересной и сложной оказывается группа видов, более или менее близких к общеизвестному бересклету европейскому (*E. europaea* L. emend. Jasq.). В отличие от *E. nana* М. В., который, по нашим наблюдениям, представлен в изолированных частях общего ареала хотя и различными, но крайне близкими друг к другу географическими расами, здесь мы находим довольно сложный цикл абортгенных видов, состоящий из двух самостоятельных рядов (*Euro-paeae* Prokh. emend. Klok. и *Velutinae* Prokh.). Согласно нашим исследованиям, этот европейско-кавказско-иранский цикл, состоящий из 10 известных к настоящему времени видов, представляет самостоятельную, автохтонно развивающуюся группу; эта группа, как оказалось, даже к нашему некоторому удивлению, не имеет непосредственной филогенетической связи с группой восточноазиатских видов, ошибочно отнесенных во «Флоре СССР» к ряду *Europaeae* Prokh. (дальневосточные виды *E. Maackii* Rupr. и *E. Sieboldiana* Blume, *E. lians* Koehne).

Рассматривая нашу группу *Europaeae—Velutinae* в целом, мы пришли к выводу, что старейшим ее видом, исходным для прочих, является описанный нами из Донбасса бересклет Черняева (*E. Czerniaëvii* Klok.), относящийся к ряду *Velutinae* Prokh. От этого исходного вида происходят все остальные, развиваясь по двум линиям — по линии мезофитизации, приспособления к более влажным климатическим условиям (виды ряда *Europaeae* Prokh. emend. Klok.: западнопонтический *E. moldavica* Klok., среднерусский *E. mediorossica* Klok. — полуряд *Subvelutinae* Klok., северо-балканский *E. bulgarica* Velen., северопонтический *E. suberosa* Klok., кавказский *E. floribunda* Stev., среднеевропейский *E. europaea* L. emend. Jasq.), или по линии ксерофитизации, постепенного приспособления к более сухим климатическим условиям (виды ряда *Velutinae* Prokh.: западнопонтический *E. odessana* Klok., крымский *E. pubescens* Stev., иранский *E. velutina* Fisch. et Mey.). Исходный тип группы — восточнопонтический вид *E. Czerniaëvii* Klok. (если правильно наше предположение о его филогенетической роли, а ни на какое иное предположение анализ материала нас не уполномочивает) — мог входить когда-то в состав сарматской флоры Крымки, сохранившись со времен позднего миоцена на месте. Такое предположение мы считаем вполне вероятным, имея сходные и палеонтологически вполне доказанные примеры. Один из представителей той же сарматской флоры Донбасса — боярышник (*Crataegus praemonogyna* Krysh.) — оказался по форме листьев совершенно тождественным описанному нами в VI томе «Флоры УРСР» и растущему поблизости с современным эндемическим видом — боярышником донским (*C. tanaitica* Klok.). Однако происхождение исходного типа нашей группы, т. е. *E. Czerniaëvii* Klok., или его ближайших предков, естественно, отодвигается ко временам, предшествовавшим второй половине миоцена,

к началу неогена или концу палеогена. Предками заинтересовавшей нас группы были в таком случае какие-то пока ближе не выясненные субтропические типы этого тропического рода, по-видимому, уже существовавшие на месте ко времени начала развития листопадной древесной флоры на причерноморской территории, а не пришедшие позднее со стороны. В свою очередь, упомянутые выше восточноазиатские виды той же секции *Pragmotessara* (Pierre) Nakai одновременно проходили аналогичную эволюцию от сходных, но вряд ли вполне тождественных субтропических видовых типов.

Таким образом, ядро восточноевропейской лесостепной и степной флоры, существование которого в настоящее время не подлежит сомнению, оказывается еще более древним, чем мы полагали сначала, когда оно ясно прослеживалось только до миоцена (кроме наших работ, о нем говорится в работах В. Г. Хржановского и Д. Н. Доброчаевой).

Палеогеновые корни могут быть обнаружены, конечно, и у некоторых травянистых представителей современной флоры. Они совершенно несомненны для многих представителей водной или прибрежной флоры. Очень красивый пример дан А. А. Гроссгеймом (1940). В его статье восстановлен в качестве самостоятельного вида *Nelumbium caspium* Fisch., эндемический для Прикаспийской низменности (низовья Волги и Куры), и описан с Дальнего Востока новый — *N. Komarovii* Grossh. Оба вида несомненно возникли самостоятельно и независимо друг от друга от общего предка — тропического индийского лотоса (*N. nuciferum* s. l.), вероятно, еще в конце мела, судя по ископаемым находкам в ценомане Зее-Буреннского района. Вопрос о палеогеновых корнях автохтонной ксерофитной флоры нашей территории пока можно поставить только в самой общей форме, но признание таковых с последующей конкретизацией и детализацией представляется нам совершенно неизбежным. Здесь тоже наблюдается «косеверение» различных тропических групп. Во всяком случае общее изменение характера древесно-кустарниковой и травянистой флоры при переходе от палеогена к неогену происходило не столько за счет количественного накопления пришедших, тургайских элементов, сколько благодаря качественной переработке на месте автохтонных элементов «полтавской» флоры.

Палеогеографическая обстановка, к которой приурочена позднемеловая и раннестретичная флора на юге европейской части СССР, как известно, резко отличалась от современной. Суша на этой территории, как и на Кавказе, была представлена сравнительно небольшими островами. Эти острова омывало теплое море. Такая обстановка, конечно, не давала возможности — на ограниченной и поставленной благодаря островному положению в экстразонально-благоприятные климатические условия территории — развернуться зонально-региональному распределению растительности, требующему материковых просторов.

В неогене территория европейской части СССР уже прочно входит в состав континента Евразия; на востоке и на западе этого великого материка то устанавливаются, то снова обрываются континентальные связи с Северной Америкой. Непосредственные континентальные связи в неогене между Евразией и Северной Америкой в области древней Берингии, с одной стороны, и на северо-западе Атлантического океана, через Гренландию и другие острова — с другой, равно как и разрывы этих связей, имеют самое существенное значение для истории развития всей голарктической флоры. Следует заметить, что значение северо-западного пути для взаимобмена флор по сравнению с северо-восточным освещено значительно слабее и еще недостаточно учитывается.

Из неогеновых флор на территории европейской части СССР трудами А. Н. Криштофовича и его учеников лучше всего изучены миоценовые, сарматские и маотические лесные флоры юга Украины и Молдавии. В составе сарматской флоры мы находим уже довольно значительное количество современных и местных видов наряду с реликтами вечнозеленой палеогеновой флоры, а также североамериканскими или средиземноморскими (по современному распространению) видами. По сводному списку сарматской флоры, опубликованному А. Н. Криштофовичем в любопытной статье «Третичний ліс України у Ботанічному Саду Академії Наук УРСР» (1949), из 140 перечисленных видов современными или очень близкими к современным местным видам являются: *Corylus avellana* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Willd., *Pyrus communis* L., *Malus silvestris* Mill., *Sorbus aucuparia* L., *Crataegus praemonogyna* Krysh. (= *C. tanaïtica* Klok.), *Rosa pimpinellifolia* L., *Cotinus coggygia* Scop., *Acer subcampestre* Göpp., *Cornus sanguinea* L.; всего 11 видов, к которым по другим источникам можно прибавить еще некоторые, например, *Ulmus scabra* Mill., *Crataegus melanocarpa* M. В. Формы, близкие к современному *Quercus robur* L., известны с юго-запада УССР из более молодых понтических слоев. Бросается в глаза то обстоятельство, что сохранившиеся до нашего времени миоценовые (сарматские) виды являются светолюбивыми, умеренно термофильными и заметно ксерофильными; они могут быть охарактеризованы как лесостепные (лещина, груша, яблоня, боярышники, липовник, скумпия, клен полевой, кизил, ильм). Существование на нашей территории уже в столь отдаленное геологическое время таких древесно-кустарниковых пород указывает на вероятность древнего существования и сопряженных с ними травянистых ценозов степного типа. С другой стороны, к числу вымерших на нашей территории древесных пород относятся явно более тенелюбивые и мезофильные виды: грецкий орех, каштан, дзельква, бук восточный (наряду с более термофильными и многочисленными, но игравшими в сложении лесных ценозов, по-видимому, значительно менее важную роль видами деревьев). История последующей части третичного времени характеризуется нарастанием сухости климата, в связи с чем элиминация более тенелюбивых и мезофильных пород становится достаточно понятной.

Приняв во внимание это закономерное изменение климата, продолжавшееся с конца миоцена до начала антропогена и вызвавшее соответствующую передвигку границ растительных зон, следует пересмотреть или скорее переосмыслить вопрос о «рефугиумах» лесной растительности на юге европейской части СССР.

Флора широколиственных лесов после пышного сарматского расцвета очутилась в маотическом веке, а особенно позднее в чаудинском, в условиях, малоблагоприятных для своего полного сохранения и дальнейшего развития. Распространение лесов должно было в это время получить рассредоточенный, островной характер. Плиоценовые острова леса естественно оказались связанными с более возвышенными районами Восточно-Европейской равнины (Волинско-Подольская, Средне-Русская и Приволжская возвышенности, Донецкий кряж и некоторые другие, сходные по рельефу местности).

В результате процесса приспособления к более или менее аридной обстановке на юге европейской части СССР возникли эндемические виды древесно-кустарниковых пород. Они еще далеко не полностью выявлены, но уже можно привести довольно много примеров даже из одной украинской флоры: береза днепровская (*Betula borysthénica* Klok.), ильмы — *Ulmus cultidea* (Rogov.) Litw., *U. Wyssotzkyi* Kotov, *U. podolica* (Wilcz.)

Klok., боярышники — *Crataegus ucrainica* A. Pojark., *C. Helenolae* Grynj et Klok., *C. Popovii* Chrshan., *C. alutacea* Klok., *C. Lipskyi* Klok., *C. fallacina* Klok., *C. tanaitica* Klok. и др., упоминавшиеся выше бересклеты — *Euonymus Czerniaëvii* Klok., *E. odessana* Klok., *E. moldavica* Klok., *E. medirossica* Klok. и *E. suberosa* Klok., знаменитый волчегородник Софии (*Daphne Sophia* Kalen.), волчегородник Юлии (*D. Juliae* K.-Pol.); сюда же следует причислить и ранее названные виды сосен — *Pinus Fominii* Kondr. и *P. cretacea* Kalen. Кроме того, согласно последней обработке шповников УССР В. Г. Хржановским, из 50 дикорастущих видов этого рода (*Rosa* L.) свыше 30 оказываются эндемическими, некоторые из них представляют особый интерес для исторической географии растений.

Очень ярок эндемизм среди древесно-кустарниковой флоры Крыма, по новейшим и далеко не законченным исследованиям С. В. Юзепчука. Имеются древесно-кустарниковые эндемы во флоре Приволжской и Средне-Русской возвышенностей. Удивительным новым примером эндемического для юга средней полосы европейской части СССР (Курская и Воронежская области) дерева является груша русская, или светлокора (*Pyrus rossica* A. Danilov), описанная А. Д. Даниловым (1953). Этот вид относится к секции *Paschia* Кочне, виды которой распространены главным образом в Китае и Гималаях, но встречаются также в Закавказье, Копет-Даре и Иране, в южной Франции и в горах Атласа. Описанный вид ближе всего стоит, по мнению А. А. Федорова (сделавшего общесистематическое примечание к статье), к иранскому представителю секции — *P. Boissieriana* Buhse, но тем не менее он до сих пор не отличался от группы обыкновенной (*P. communis* L.), с которой только и сравнивает его автор, делая в порядке сравнения, между прочим, такое замечание: «Груша обыкновенная эволюционирует по линии бореализации, а груша светлокора (она же русская, — М. К.) — по линии ксерофитизации».

Целый ряд известных давно или только в последнее время открытых эндемических видов имеет в своем составе, как это ни удивительно, флора Кольского полуострова (Юзепчук, 1950), особенно вместе с прилегающими районами Финно-Скандии. По-видимому, не лишена таковых и флора северо-востока европейской части СССР. О северных эндемах, как надо надеяться все-таки более молодых, мы будем говорить далее.

Южные эндемы из состава древесно-кустарниковой растительности гораздо многочисленнее и разнообразнее северных. По возрасту они, очевидно, различны. Выше мы указывали, что один из эндемических видов донецко-донской флоры — *Crataegus tanaitica* Klok. — оказался, по крайней мере по форме листьев, совершенно тождественным сарматскому ископаемому виду *C. praemonogyna* Krysh. Во всяком случае наиболее молодая по всем филогенетическим соображениям группа боярышников, ряд *Monogynae* A. Pojark., оказывается уже представленной в составе нижнесарматской лесной или лесостепной флоры. Этот ряд, по нашим исследованиям, состоит исключительно из более или менее узко распространенных, эндемических видов, которых мы на территории европейской части СССР считываем 8 (в объеме ряда, принятом А. И. Поярковой). Этот случай очень поучителен еще в том отношении, что даже такие по всем признакам очень юные филогенетические группы могут неожиданно оказаться по абсолютному возрасту весьма древними. Что же касается прочих групп рода, представленного только во флоре Украины пятью секциями, то они, очевидно, все-таки филогенетически старше ряда *Monogynae* A. Pojark., в связи с чем их корни приходится искать глубже миоцена. Среди них, как мы указывали, тоже имеются эндемические для территории европейской части СССР и притом хорошо дифференцирован-

ные виды (*C. pentagyna* auct. fl. uss., по-видимому, тоже особый эндемический вид). Впрочем, третичный возраст большинства современных древесно-кустарниковых видов (или даже более древняя датировка их произрастания на территории европейской части СССР) дискуссии не вызывает. Считается некоторыми филогенетиками необходимым только временно исключать их из состава флоры на период (или периоды) оледенения с гарантией благополучного возвращения по окончании периода (или периодов) на родные пепелища. Однако такое временное исключение с последующим возвращением недопустимо для эндемических видов (и действительно никем не допускается). Поскольку эндемы от неэндемических видов, кроме размеров ареала, ничем принципиально не отличаются, все соображения о возрасте относятся также и к ним, но наличие их в составе определенной флоры удостоверяет непрерывность ее развития, по крайней мере с момента появления в составе данной флоры того или другого эндемического вида. Удостоверение же непрерывности автохтонного развития является основным моментом всякой флорогенетической проблемы. Что же касается общей идеи о возможности даже многократной эвакуации и реэвакуации целых флор и растительных зон на громадных пространствах, что, как известно, допускается многими флорогенетиками под влиянием некоторых геологов-четвертичников и до сих пор, то такая идея противоречит закону необратимости эволюции и представляется нам совершенно фантастической. В общем виде она дает представление о развитии как повторении (правда, с некоторыми небольшими потерями при этом, сущности дела не меняющими) или кружении на месте. В частном виде на конкретных ситуациях и примерах эта идея в области исторической ботаники, как и в зоологии, никогда не была и не могла быть доказана. Область возможности чистых повторений в природе ограничена значительно более узкими масштабами.

Очень интересен вопрос об исторических взаимоотношениях между лесными флорами равнины и гор. Здесь, в частности, по поводу связей между лесными флорами Украины и Кавказа следует обратить внимание на факт первоначального появления некоторых кавказских лесных видов, в том числе характернейшего бука восточного (*Fagus orientalis* Lipsky), на территории восточной Украины в составе нижнесарматской флоры Крышки. В это геологическое время территория Кавказа была занята еще вечнозеленой флорой «полтавского» типа. Можно предположить с достаточным основанием, что кавказские лиственные леса получили это свое дерево с территории Донецкого бассейна, в таком случае, конечно, не без свиты спутников. К числу этих спутников мог принадлежать ильм эллиптический (*Ulmus elliptica* C. Koch.) вид вообще кавказский, но встречающийся кое-где в левобережных лесостепных районах УССР. В отличие от бука восточного он мог и не вымереть на территории Украины. Интересно в том же плане взаимоотношение между кавказским эндемическим желтушником золотым (*Erysimum aureum* M. B.) и близким к нему, эндемическим для юга европейской части СССР желтушником лесным (*E. sylvaticum* M. B.). Первый из этих видов — горнолесной — является, по Н. А. Бушу, древним третичным реликтом. Но второй — равнинно-лесной, — по данным нашего анализа, является исходным для первого.

Палеонтологические данные и данные исторического анализа флоры вполне доказывают древнее существование на нашей территории зонально-региональных различий между местными флорами. Так, даже сравнительно подробное различие между флорой правобережной (по отношению к Днепру) украинской степи и лесостепи и флорой соответствующих левобережных районов, по исследованиям Т. А. Якубовской (1952), посвя-

щенным сарматской флоре Молдавской ССР, вполне определенно намечается еще в миоцене на фоне общности флорогенеза и путей автохтонного развития флоры в этих районах.

По мнению Т. А. Якубовской и А. Н. Криштофовича, в юго-западных районах европейской части СССР, начиная со среднего сармата, наряду с лесными появляются и травянистые группировки (луговые, литоральные и солянковые, а также ксерофильные, саванно-степные) в связи с общим изменением климата в сторону сухости и, возможно, похолодания. К последующему мезотическому веку относятся уже образование обширных травяных равнин, т. е. степей (в самом широком смысле слова), населенных гиппарионовой фауной; кроме названных авторов, к таким же выводам приходят П. И. Дорофеев (1958) и И. Н. Воронова (1951). По нашим исследованиям о филогенетическом развитии отдельных групп степной флоры (Клоков, 1947, 1951), начало развития ксерофильной травянистой флоры современного типа следует отнести ко второй половине миоцена. В палеогене можно предполагать существование травянистых или мелкокустарниковых группировок саванного и фриганоидного типа, отдельные элементы или фрагменты которых переходят в неоген, доходя до современности (в более или менее измененном, но не до неузнаваемости виде). О столь отдаленном прошлом напоминают нам, например, некоторые древние злаки, явно обнаруживающие субтропические родственные связи: *Andropogon ischaetum* L., *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin., *Tragus racemosus* (L.) All. (этот вид широко распространен в тропических и субтропических странах Старого света), *Cynodon dactylon* (L.) Pers. (в основном палеосубтропический вид), *Cleistogenes macotica* Klok. et Zoz. (*Diplachne macotica* Klok. et Zoz.), — равно как и саваннообразные группировки, в состав которых входят эти злаки. Однако и настоящие степные злаки из таких ископаемых ксерофитных родов, как *Stipa* L. или *Koeleria* L., также являются достаточно древними; моложе ксерофитизированные степные представители мезофитного рода *Festuca* L., но их возраст тоже довольно солиден. Относительно ковылей А. Н. Криштофович (1941) пишет, что они могут рассматриваться в качестве растений, сопровождавших окраины лесов тургайской флоры, что, может быть, и правильно для ковылей-полосатиков (у нас *Stipa capillata* L.), но вряд ли верно для группы перистых ковылей, которая, по нашему мнению, к тургайским лесам никакого непосредственного отношения не имеет и является по своему происхождению древнесредиземноморской. Глубокая и древняя систематико-географическая дифференциация группы перистых ковылей с несомненностью свидетельствует и о достаточной древности образуемых ее представителями растительных группировок, весьма, впрочем, разновременных (абсолютная оценка возраста здесь крайне затруднительна; начало, возможно, в раннем неогене).

Ксерофильная травянистая флора европейской части СССР, наиболее богато представленная, конечно, на юге, но отнюдь не отсутствующая и на севере, вплоть до Арктики, достаточно самобытна (сюда мы относим, помимо флоры плакорных степей разного типа, флору песков и каменистых обнажений, отчасти также флору солончаков и литоральную флору морских побережий).

Непрерывность существования и длительное автохтонное развитие этой флоры на нашей территории, начиная с позднего миоцена, в свете приводимых нами данных, становится вполне выясненным и, по крайней мере для южной части европейской части СССР, очевидным. Несомненным является факт довольно существенного влияния сравнительно более древней понтийской степной (в широком смысле) флоры Причерноморья

на сложение флор в смежных, относительно более молодых районах (например, Полесье, Нижнее Поволжье, Предкавказье). Нетрудно убедиться и в том, что за длительное время своего существования понтийская степная флора сама подвергалась влиянию других флор, заимствуя от них одни элементы и отдавая им свои. Такой взаимообмен происходил, в частности, с Алтаем. Если согласиться с тем, например, что правобережный степной эндем Украины, Молдавии и Добруджи *Leontice odessana* Fisch., является дериватом алтайского вида *L. altaica* Pall. и пришел к нам с востока (это несколько сомнительно, поскольку существует еще третий малоизвестный вид — *L. alpina* Hal., произрастающий где-то в горах Греции), то приходится соглашаться и с тем, что алтайская *Jurinea albicaulis* Bge., относящаяся к палеопонтийскому ряду *Albicaules* Klok., пришла на Алтай обратным путем — с Нижнего Днепра. Мы не приводим здесь для иллюстрации общеизвестную пару *Daphne Sophia* Kaler. и *D. altaica* Pall., так как в последнем случае оба слишком близких вида связаны с Кавказом и относятся явно к числу древнесредиземноморских дериватов. Интересный вопрос о путях образования таких дизъюнктивно-викарных ареалов хорошо освещается примером группы видов льнянок, более или менее близких к *Linaria odora* (M. B.) Fisch., изученной Л. А. Куприяновой (1936). Довольно близкие друг к другу виды этой группы распространены на песках или реже на каменистых обнажениях от Алтая (*L. altaica* Fisch.), Прииртышья (*L. brachyceras* Kupr.), Южного Урала (*L. uralensis* Kotov.), Приуралья [*L. dolichocarpa* (Bge.) Klok.] и Волги [*L. odora* (M. B.) Fisch.] до Украины (*L. dulcis* Klok.) и Прибалтики (*L. Loeselii* Schweigg.). Перечисленные виды объединяются в естественный ряд *Odorae* Klok., древнейшим видом которого является имеющая разорванный ареал низкогорная льнянка алтайская (по мнению обрабатывавшей данный род для «Флоры СССР» Л. А. Куприяновой, она является даже одним из древнейших видов своей, довольно обширной подсекции *Tuberculatae* Kupr.). Ряд *Odorae* Klok. в целом можно рассматривать как древнекаспийское образование, вполне аналогичное палеопонтийским автохтонным группам Причерноморья. Так же, как многие из последних, этот ряд явно обнаруживает древнесредиземноморские (среднеазиатские и, вероятно, малоазиатские) связи. Виды его, как и ареалы их, образовались исторически в порядке постепенного расселения и ступенчатого накопления приспособительных признаков. Некоторые виды ряда при этом явно перешли в реликтовое состояние большего или меньшего несоответствия между их морфо-физиологическими приспособительными признаками и эколого-географическими условиями произрастания: *L. altaica* Fisch., *L. brachyceras* (Bge.) Kupr., эндем реликтовых боров Иртыша, и *L. Loeselii* Schweigg., эндем дюнных песков Балтийского побережья в Калининградской области, совершенно оторванный от всех видов ряда. Если допустить, что в подобной группе крайние по географическому распространению видовые звенья (здесь, например, прибалтийский вид, с одной стороны, и иртышский — с другой) сохранились, а прочие, перейдя в реликтовое состояние, в конце концов вымерли, мы получим типическую картину отдаленной дизъюнкции без всякого миграционизма и при содействии только естественных факторов — расселения, формообразования и вымирания. Очень иллюстративным примером промежуточной стадии дизъюнктивности представляется установленный нами *Astragalus odessanus* Bess., эндемический для района Одессы. Ближайшим к нему видом считается восточносибирский *A. fruticosus* Pall., но громадная дизъюнкция между их ареалами в значительной мере перекрыта распространением близкого к обоим каспийского

степного вида *A. cornutus* Pall. Все три вида относятся к одному естественному ряду *Viminei* Vass., который в целом, по-видимому, является древнекаспийским.

В составе понтической степной флоры имеется один эндемический и глубоко реликтовый род *Cymbochasma* (Endl.) Klok. et Zoz. с одним видом *C. borysthenica* (Pall.) Klok. et Zoz. Этот род вместе с близкими к нему иранско-среднеазиатским *Bungea* C. A. M. (два резко отличных друг от друга вида) и центрально-, восточноазиатским *Cymbaria* L. (тоже) составляют довольно тесную группу, древность и реликтовое состояние которой очевидны, а происхождение малопонятно. По-видимому, это не первобытно ксерофитные типы, а до крайности ксерофитизированные дериваты мезоксерофильных или мезофильных тургайских типов (вроде *Monochasma* Maxim., *Siphonostegia* Benth. и *Schwalbea* L., но эти роды тоже явно реликтовые).

По нашим исследованиям, некоторые роды и секции других родов, содержащие эндемические для понтической степной провинции виды, являются вообще автохтонными для Причерноморья, а проникая за его пределы, представляют там понтический (флорогенетически) элемент. Сюда мы относим известный род из семейства злаков — *Apera* Adans. (с эндемическими видами *A. maritima* Klok. и *A. longiseta* Klok., из которых первый должен рассматриваться в качестве древнейшего представителя этого небольшого рода), секцию *Dazyanthus* Nevski из рода *Agropyron* Gaertn. s. str. (с тремя эндемическими видами: *A. dazyanthus* Ldb., *A. tanaiticum* Nevski и *A. cimmericum* Nevski; четвертый вид секции *A. Michnoi* Roshev. распространен в Даурии и в Монгольской Народной Республике), секцию *Impactae* Boiss. сборного рода *Silene* L. (древнейшим видом которой является узкоэндемическая южнобужская *S. hypanica* Klok.). К этой же группе относится род *Orites* Adans. Из 20—22 видов этого рода, известных в СССР, большая часть относится к числу понтических и отчасти черноморско-каспийских эндемов; древнейшими видами являются *O. Hellmannii* Klok. (= *Silene Hellmannii* Claus) и *O. graniticola* Klok.; отдельные представители этого рода заходят в западносибирские, казахстанские и монгольские степи, один вид — *O. polaris* Klok. (= *Silene polaris* Kleop.) — описан с Северного Урала. Сюда же относятся: род *Syrenia* Andrz. (из 10 видов его, распространенных от Венгрии на западе до Монгольской Народной Республики на востоке и равнинного Дагестана на юге, в лесостепных, степных, полупустынных и пустынных районах, древнейшим является эндемический для меловых обнажений Донца, палеопонтический вид *S. Talijevii* Klok.) и секция *Pseudophalolepis* Klok. рода *Centaurea* L., состоящая из 13 видов, которые, за исключением одного каспийского, относятся к числу понтических эндемов. Древнейшими видами этой секции являются: *C. pseudoleucolepis* Kleop., совершенно обособленный от прочих, стенолюбивый вид, встречающийся только на гранитах Приазовья, в заповеднике АН УССР Каменные Могилы; и эндем песков Бужского лимана *C. protomargaritacea* Klok.; большинство видов находится в реликтовом состоянии, а *C. margaritacea* Ten., возможно, уже вымерла.

В составе равнинной флоры Украинской ССР, по нашим данным 1947 г., к настоящему времени естественно несколько устаревшим, можно насчитать свыше 70 эндемических или почти эндемических видовых рядов и отдельных, стоящих в системе несколько особняком видов, таксономически соответствующих рядам или полурядам. В их наличии выражается древнее, палеопонтическое ядро степной и лесостепной причерноморской флоры. Эндемических или почти эндемических конкретных видов (в объеме,

принимаемом школой Комарова) мы насчитывали 388, что составляет около 12% по отношению к общему числу видов рассматриваемой флоры. За последующие годы с Украины и вообще с территории европейской части СССР описано значительное количество новых видов, некоторые из которых весьма своеобразны. Значителен процент эндемических видов и в составе флоры юго-восточных (между Доном и р. Уралом) районов европейской территории РСФСР. Здесь причерноморскую лесостепную и степную флору заменяет прикаспийская степная и полупустынная флора, тоже имеющая свое древнее автохтонное ядро. Более низок, но вполне заметен процент эндемизма в средних районах европейской части СССР (от Балтийского моря до Урала); флора этих отчасти лесостепных, а преимущественно лесных районов тоже содержит в своем составе древнее автохтонное ядро и позднейшие напластования. Эндемизм не исчезает, а, наоборот, по крайней мере на западе, усиливается; северная флора также содержит в себе разновозрастные автохтонные элементы.

Относительно абсолютного возраста эндемических элементов юга европейской части СССР в литературе имеются различные указания. По мнению М. Г. Попова и В. Г. Хржановского (1945) и по более ранним высказываниям различных авторов, возраст понтического эндемизма может быть оценен как плейстоценовый: „Этот эндемизм нам кажется по возрасту главным образом плейстоценовым, по географии — приуроченным главным образом к югу Украины, к ее дистально-пригляциальным частям, по генезису — древнесредиземноморским, ксерофильным“. В качестве критерия древности М. Г. Попов берет здесь исключительно систематический ранг эндемов, считая, что понтические эндемы в рассматриваемой им группе и во всех других случаях «лежат в пределах мелких видов (жорданонов), не линнеонов». В результате у него получается, так сказать, стрижка под одну гребенку разнокачественных и разновозрастных элементов с единообразной для всех прической. Здесь необходимо заметить, что оценка возраста только по рангу невозможна, поскольку так называемые мелкие виды, или географические расы (называть их «жорданонов» никак нельзя, так как этот термин имеет совсем другое, не систематическое, а формально генетическое значение); конечно, могут быть очень молодыми, но могут оказаться и очень древними (см. выше о поучительном случае с *Crataegus tanaitica* Klök., оказавшимся тождественным сарматскому *C. praemonogyna* Kryshk.). Вид представляет собой довольно конкретную индивидуальность даже тогда, когда он имеет близких родственников, и судьба каждого вида может сложиться по-разному. М. М. Ильин (1941) расценивает некоторые довольно «мелкие» эндемические виды как глубоко третичные, относящиеся к верхам миоцена или низам плиоцена (в частности, особенно *Galium Krylovii* Iljin, близкий к европейскому, по Ильину, еще более древнему виду *G. vernum* L.). По генезису он их относит к древнесредиземноморской нагорно-лесной флоре.

Следует также указать, что систематический ранг понтических эндемов обобщен М. Г. Поповым неверно, так как среди них имеются виды самой различной степени обособленности. Соответствующую справку мы приводили выше. Неправильно этот ранг установлен им и для эндемов непосредственно рассмотренной им совместно с В. Г. Хржановским группы. Эти авторы рассматривают данную группу в качестве единого сборного вида *Asperula cynanchica* auct. sensu amplo (что, между прочим, являлось устаревшим положением еще во времена Маршалла Биберштейна и Бессера) и делят таковой на две подгруппы или группы подчиненного ранга, из которых первая — *Microcarpa* M. Pop. et Chrshan.

(*A. cynanchica* s. l.) — является искусственной и гетерогенной, а вторая — *Macrocarpae* M. Pop. et Chrshan. (*A. graveolens* s. l.) — более естественна, но слишком неопределенно охарактеризована количественными признаками, не у всех ее представителей одинаково выдержанными. В составе всего «сборного вида» на территории юга европейской части СССР авторы различают 7—8 довольно неопределенно охарактеризованных псевдо-жорданонов, приписывая всем им одинаковый ранг и возраст. Из описанных авторами трех новых видов один (*A. pseudograveolens* M. Pop. et Chrshan.), как оказалось, ничем не отличается от довольно известного вида *A. graveolens* M. B., произрастающего на песках, ни в морфологическом, ни в эколого-географическом отношении, а второй (*A. maeotica* M. Pop. et Chrshan.) хотя и правильно отграничен от известных авторам видов, но задолго до их выступления получил законное видовое наименование, *A. Stevenii* V. Krecz.

Согласно нашему исследованию, группа видов, более или менее близких к *Asperula cynanchica* L. и составляющих подрод *Cynanchica* (Fougeau) V. Krecz. на территории европейской части СССР (без горного Крыма), содержит 6 хорошо очерченных рядов и 20 видов, которые все являются эндемическими для различных районов юга европейской части СССР (или некоторые, наиболее восточные, также для прилегающих районов Казахстана); на Украине с Крымом мы имеем 6 рядов и 23 вида, а без Крыма — 4 ряда и 13 видов. Флорогенетические выводы при этом получаются, конечно, существенно отличными, из чего следует вывод о необходимости проведения для исторической фитогеографии возможно более точных систематических исследований по актуальным группам, так как приблизительная систематическая прикидка здесь неизбежно приведет к ложным выводам из неточных предпосылок. Основное флорогенетическое положение авторов о древнесредиземноморском генезисе понтийского эндемизма и, следовательно, степной флоры в целом кажется нам в значительной степени правильным. Древнесредиземноморский генезис действительно является очень существенным моментом в вопросе о происхождении флоры европейской части СССР, хотя, как мы уже неоднократно указывали, далеко не единственным.

Северная ветвь древнесредиземноморской флоры, развивавшаяся на северных побережьях Черноморского и Каспийского бассейнов, по захватывавшая своим влиянием в большей или меньшей степени всю территорию Восточной Европы до Балтийского и Беломорского побережий или до побережья Ледовитого океана, обладает и не может не обладать при таком развороте значительной древностью и самостоятельностью. Приведенная в качестве примера систематическая группа является одной из очень многочисленных групп, доказывающих те или другие стороны вышеприведенного флорогенетического положения. Группа *Cynanchica* интересна еще в том отношении, что она, как и все семейство мареновых, является в конечном счете тропогенной. Весьма возможно, что ее более отдаленные предки принимали непосредственное участие в сложении еще палеогеновых флор.

Несколько слов о рядах группы. Ряд *Stevenianae* Klok. и ряд *Rumelicae* Klok., происходящий, по-видимому, от первого, образуют совместно южнопонтийский, заходящий в Крым и в западное Закавказье цикл, представляющий параллельное образование по отношению к средиземноморско-паннонскому ряду *Longiflorae* M. Pop. et Chrshan.; он характеризуется ступенчатой редукцией трубочки венчика. По сравнению с *Longiflorae* этот цикл более ксерофитизирован; состоит он из 6 известных видов, из которых 3 находятся в более или менее реликтовом состоянии

(литоральные эндемы). Из них особенно интересен эндемический для Черноморского побережья Украины и Молдавии вид *A. bidentata* Klok., имеющий хотя и не всегда выраженную, но часто хорошо заметную редуцированную до двух зубцов чашечку. Как известно, чашечки (даже редуцированной) ни у какого другого вида рода *Asperula* L. до сих пор не наблюдалось.

Уже упоминавшийся вид *A. Stevenii* V. Krecz. имеет фрагментированный ареал: Азовское побережье на Украине, Крым, западное Предкавказье. Вероятно, это древнейший вид ряда и цикла, имеющий доплейстоценовый возраст. Наиболее современный и наиболее ксерофитизированный степной вид цикла *A. rumelica* Boiss. можно отнести к раннеплейстоценовым или постплиоценовым образованиям. Специализированный для гранитных обнажений Приазовья, узкоэндемический вид *A. graniticola* Klok., вероятно, является его производным, но возможны и обратные отношения. Цикл в целом является автохтонным понтическим образованием на древнесредиземноморской и, по-видимому, тоже автохтонной основе. Вывести его из современных средиземноморских типов не удастся. К среднеевропейскому *A. cynanchica* L. названные виды непосредственного отношения не имеют.

Ряд *Euscynanchicae* Klok. — паннонско-понтический ряд с более северным и западным, чем у предыдущего ряда, распространением, в общем заметно более мезофильный. Видовой состав полностью не выяснен, в европейской части СССР известно 4 (может быть, 5) вида, из которых древнейшим представляется нам *A. semiamicta* Klok. — подольский эндемический или, возможно, подольско-паннонский вид, а наиболее молодым — *A. tephrocarpa* Czern. ex M. Pop. et Chrshan., эндем меловых обнажений бассейна р. Дона. Последнему мы можем приписать раннеплейстоценовый возраст.

Ряд *Graveolentes* Klok. — понтический и каспийский песчаный (облигатно-псаммофитный) ряд; к его понтической группе относятся 4 вида, из которых древнейшим является литоральный эндем Черноморского побережья на Украине — *A. setulosa* Boiss., заходящий, подобно многим другим литоральным видам, и на нижнеднепровские пески. Мы этот вид считаем палеопонтическим и склонны ему приписывать позднеплиоценовый возраст. Наиболее молодым видом ряда оказывается здесь среднеднепровский эндем *A. leiograpeolens* M. Pop. et Chrshan., отличающийся от *A. graveolens* M. B. признаками явной дэксерофитизации. Возраст его можно определить только как позднеплейстоценовый (или голоценовый). Каспийская группа ряда включает 3 вида, из которых особенно выделяется *A. Danilevskiana* Basin., самый восточный представитель ряда, отличающийся наиболее удлиненной трубкой венчика, что является здесь безусловно архаическим признаком.

Ряд *Petraeae* Klok. — каспийский петрофильный ряд, отличающийся от *Euscynanchicae* Klok. голыми венчиками и несколько более крупными плодиками. К нему относятся 2 вида: *A. exasperata* V. Krecz., эндемический для волжских меловых обнажений, и *A. petraea* V. Krecz., приуральный эндем, произрастающий на обнажениях других пород. Этот ряд, по-видимому, в какой-то мере связывает песчаные *Graveolentes* — каспийскую группу — с *Euscynanchicae*.

Происхождение и расхождение между собой перечисленных пяти рядов группы представляют филогенетическое событие, конечно, более древнее, чем разделение внутри ряда отдельных видов, и захватывает, по всей вероятности, период конца миоцена и начала плиоцена. В нем явно намечается несколько этапов (вероятно, 3). В развитии каждого взятого

в отдельности ряда совершенно ясно видны этапы, так как каждый ряд состоит из нескольких (2—5) видовых поколений, имеющих различный возраст и находящихся между собой в отношении предков и потомков.

Таким образом, данная группа подчиняется тем же закономерностям, которые мы ранее стремились вскрыть на других примерах. Вопрос о взаимоотношении между палеопонтическими и неопонтическими видами степной флоры мы разбирали ранее (Клоков, 1950а). На этом же вопросе останавливалась Д. Н. Доброчаева (1949) в своей монографии украинских васильков, ряд фрагментов которой напечатан.

Данные многочисленных анализов систематического состава и географического распространения отдельных групп, сопоставленные с палеоботаническими, палеогеографическими и прочими данными, создают общее представление о некоторой неравномерности автохтонного развития ксерофильной флоры на территории европейской части СССР и заставляют различать в ее развитии две фазы: более раннюю — от среднего сармата до верхнего понта с максимумом в понте и более позднюю — от верхов плиоцена до среднего плейстоцена с максимумом, вероятно, в акчагыльском веке; третья фаза, начавшаяся в конце плейстоцена, является уже современной. В нижнем сармате и ранее, как указывалось, предполагается фаза господства лесной растительности, таковая, конечно, продолжает развиваться и позднее, но до среднего плейстоцена по крайней мере на юге в общем направлении ксерофитизации. В среднем плейстоцене наступают для нее снова более благоприятные условия. Соответственно этим фазам развития сменяют друг друга различные, но родственные, варьирующие одну и ту же, близкую к современной схему, зонально-региональные системы распределения флоры и растительности. О наличии древних зон и районов свидетельствуют наряду с прочими фактами вполне закономерное распределение более древних рядов и видов на нашей территории, а также закономерности географического распределения молодых видов, равно как и характер их ареалов. Вообще явно обнаруживается связь между возрастом и распространением видов и видовых групп, при этом в значительно более сложной форме, чем мы это себе до сих пор представляли.

Для лесной растительности документально констатируется смена трех основных типов лиственного леса на юге европейской части СССР с эоцена до плейстоцена: *Lauretalia*, вечнозеленые субтропические леса (эоцен—олигоцен); *Castanetalia*, листопадные, глубокотеневые, обильные породами, умеренно теплолюбивые леса (олигоцен—миоцен); *Quercetalia*, листопадные, сравнительно светлые, обедненные в составе, умеренно холодостойкие леса (плиоцен—плейстоцен). В среднем плейстоцене в связи с крупными изменениями палеогеографической обстановки (на этот раз на севере) лесостепные дубравы были отчасти перекрыты более теневыми бучными, надвинувшимися с запада и с севера (тип *Fagetalia*), к концу плейстоцена сильно деградировавшими, но оставившими совершенно ясные следы своего пребывания на востоке и более или менее уцелевшими на западе. Наряду с ними по долинам рек и междуречным разливам продвинулись на юг в древнюю лесостепь смешанные и хвойные леса, сопровождаемые северополугопой или болотной растительностью, к концу плейстоцена более или менее деградировавшие. В результате всех этих передвижек на севере современной лесостепи и на юге лесной зоны получилась очень сложная в природе и еще более запутанная в представлениях ботаников картина переплетения разнородных элементов флоры и растительности.

Соответствующие смены лесной растительности для севера европейской части СССР в неогене—антропогене нами пока не установлены из-за отсутствия необходимых материалов, но в их историческом существовании мы не сомневаемся.

Для степной растительности можно наметить такую смену основных типов, аналогичную смене типов лесной растительности: субтропические, зимнезеленые саванны (эоцен—олигоцен); полусаванны умеренного типа (миоцен); полустепи, образованные корневищными злаками (плиоцен); настоящие степи (плейстоцен). В развитии настоящих степей замечаются две стадии: более ранняя и более поздняя. Первая начинается в конце плиоцена и соответствует отмеченной выше второй фазе развития ксерофильной флоры. По нашим соображениям, в это время на причерноморских степях господствовали крупнопериостые ковыли (*Stipa dasyphylla* Czern., *S. pulcherrima* C. Koch) и, может быть, отсутствовала тырса (*S. capillata* L.), в разнотравье преобладали более южные, древнесредиземноморского происхождения виды, и оно было вообще богаче.

Зонально-региональная система в конце плиоцена и начале плейстоцена на территории европейской части СССР довольно существенно отличалась от современной, отражая возникшую к этому времени и на севере, и на юге Европы более континентальную палеогеографическую обстановку. Границы широтных зон были по сравнению с современным положением резко сдвинуты к северу. На юге Украины, особенно на территории, временно оставленной в акчагыльском веке водами Черноморского бассейна, образовалась полупустынная зона. Эта зона к концу плейстоцена в общем ликвидировалась, но оставила настолько ясные следы своего пребывания в составе флоры и в сложении растительности, что вопрос о ее современном существовании даже до сих пор иногда дебатруется. Для Прииславья характерно островное произрастание восточных галофитов, часто появляющихся после перерыва уже за Волгой; назовем из них *Ofaiston monandrum* (Pall.) Moq., *Atriplex sphaeromorpha* Pjin, *Tetradiclis tenella* (Schrenk) Litw.; несколько менее дизъюнктивны здесь *Salsola laricina* Pall. и *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B., сильно напоминающие о среднеазиатских пустынях. Еще более характерен для Прииславья и прилегающих к нему местностей довольно резко выраженный ксерофильный эндемизм несколько парадоксального характера. Парадоксальность здесь выражается в том, что появляются явно полупустынные эндемические виды, а зона, в которой таковые только и могли бы возникнуть, в их ареале почему-то отсутствует. К числу таких эндемических видов, по-видимому, относится и характернейшая для этого района полынь крымская (*Artemisia taurica* Willd.), вряд ли правильно приводимая для других (полупустынных) районов. Укажем еще кермек сивашский (*Goniolimon orae-syvashicae* Klok.), явно замещающий на Сиваше близкий волжско-каспийский полупустынный вид *G. rubellum* (Gmel.) Klok. Однако древняя понтийская полупустыня совсем не была копией современной каспийской; в составе ее флоры значительно сильнее чувствовался древнесредиземноморский генетический элемент.

Степная зона к северу от полупустынной была, вероятно, несколько суше современной и богаче южными элементами, многие из которых сохранились и до сих пор в реликтовом состоянии. Реликтом этой эпохи является, в частности, эндемическая нижнеднепровская песчаная флора с ее удивительными жемчужными васильками и чабрецом днепровским, *Thymus borysthenticus* Klok., в настоящее время прижатая к морю и не вы-

держивающая межвидовой конкуренции с модернизированной позднеледниковой песчаной флорой.

На территории современной лесостепи размещалась сухая степь; сохранившиеся фрагменты такой северной сухой степи конца плейстоцена, приводя в недоумение многих ботаников, получили широкую известность в качестве перигляциальных степей. В состав их флоры также входили южные элементы древнесредиземноморского происхождения, как например виды шиверекии, хорошо изученные М. И. Алексеев (1946), но не совсем правильно ею истолкованные. Ксерофильные эндемы флоры Волыно-Подольской и Средне-Русской возвышенностей вообще возникали в этой древней зоне. Этой же древней зональной обстановкой можно пояснить флористическое сродство фрагментов степной растительности в левобережном Полесье Украины, а также в Горьковской области с южными, а не с непосредственно к ним примыкающими северными степями. Некоторые любопытные факты флористической чересполосицы с полесскими растениями (*Lamium amplexicaule* L. s. str. близок не к лесостепному *L. Paczoskianum* Vorosch., а к южностепному *L. stepposum* Kossko, *Gagea praeciosa* Klok. близка не к лесостепной *G. pusilla* Schult., а к южностепной *G. podolica* Schult. и т. д.) также могут найти здесь удовлетворительное объяснение.

В Полесье и в более северных лесных районах в это время распространялась лесостепь. Лесостепная зона в Европе безусловно доходила до южной Швеции, откуда известно значительное число видов степных растений, сохранившихся до сих пор в качестве реликтов, среди них даже перистые ковыли: *Stipa pennata* L. и *S. stenophylla* Czern. Реликты степной флоры хорошо известны на севере ГДР и ФРГ, они встречаются кое-где и в Англии. Наличие их до сих пор объяснялось многими авторами влиянием ксеротермического периода голоцена. Однако в голоцене (всего несколько тысяч лет назад), собственно в историческое время, не происходило, да и не могло произойти за отсутствием к тому побудительных причин такой передвижки зон, чтобы лесостепь могла бы продвинуться столь далеко на северо-запад. Современная географическая обстановка, а голоцен — это геологическая современность, не позволяет делать подобные допущения, идущие вразрез со всеми законами природной зональности. Но в конце плейстоцена и начале плейстоцена, в эпоху сплошной континентализации северо-запада Европы, палеогеографическая обстановка не могла не вызвать такой передвижки в силу тех же общих законов. По тем же соображениям мы вынуждены датировать исходом плейстоцена и началом плейстоцена и замечательное явление балтийского степного эндемизма, хорошо выраженное на Эланде и других островах Балтийского моря, а в пределах СССР давно замеченное на дюнных песках в Калининградской области (упоминавшиеся ранее *Linaria Loeselii* Schweigg., *Viola litoralis* Spreng., *Tragopogon heterospermum* Schweigg., *Corispermum intermedium* Schweigg.). Балтийский козлородник (*Tragopogon heterospermum* Schweigg.) особенно замечателен для нас тем, что он относится вместе с эндемическим для песков Припяти *T. bjelorusicum* Artemcz. и литовским *T. Gorskianum* Reichenb. к особому ряду *Heterosperma* Klok., который эндемичен в целом для дважды эрратической области. Но еще более удивителен *T. lithuanicus* Bess. совершенно особняком стоящий в системе.

Эндемическое своеобразие восточнобалтийской флоры все еще крайне недостаточно изучено даже в пределах ее литорального сектора, которым оно отнюдь не ограничивается. Глубоко реликтовым балтийским эндемом является водное растение *Najas tenuissima* A. Br., в течение всего плей-

стоцена сокращавшее свой ареал в северо-западном направлении. В качестве лесостепного реликтового эндема приходится рассматривать *Gagea rubicunda* Meinsh. Реликтовым эндемом мы вынуждены считать и *Ligularia Lidiae* Mind., недавно описанную из окрестностей Ленинграда Е. В. Миндеровой. Новейшие исследования Н. А. Миняева (1957) обнаружили наличие эндемических северобалтийских видов в составе рода *Lotus* L.: *L. Ruprechtii* Min., *L. balticus* Min., *L. Komarovii* Min.; из них первые два относятся к особому ряду *Ruprechtiani* Min.

Перечисленные эндемические балтийские виды оказываются в большей или меньшей степени несоответствующими современной эколого-географической обстановке, но пребывание их в составе современной флоры Прибалтики (в широком смысле) вполне гармонирует с наличием в ней южных реликтовых элементов с широким общим распространением.

Эндемические виды степного типа находятся также и на Беломорском побережье, где они почти не затронуты изучением. Можно назвать *Helianthemum pinegense* Juz., *Artemisia sericophylla* Trautv. (эндемична для устья Северной Двины). Более широко распространен по многим рекам, впадающим в Белое море, *Corispermum algidum* Iljin.

Север современной лесной области (таежная зона) был, вероятно, занят в раннем плейстоцене, к которому можно относить возникновение упоминавшихся выше реликтовых эндемов, смешанными лесами; тундровая зона сюда, по-видимому, не доходила, но *Dryas octopetala* L., наверное, уже росла где-нибудь на Пинеге, поскольку она там и до сих пор благополучно здравствует.

Резко выраженный на севере Фенно-Скандии, а в пределах СССР на Кольском полуострове, но проявляющийся и восточнее до Урала, лесной эндемизм также увязывается с раннеплейстоценовой передвижкой зон к северу. Согласно исследованиям Н. И. Орловой (1952), которая специально занималась изучением древесных пород Кольского полуострова, к таким эндемам и полуэндемам полуострова относятся: *Picea fennica* (Rgl.) Kom., *Larix Sukaczewii* Dylis., *Pinus Friesiana* Wich., *Alnus kolaënsis* Orlova, *Sorbus glabrata* Hedl.; С. В. Юзепчук (1950) описал эндемический для Кольского полуострова кустарник *Cotoneaster cinnabarina* Juz.; позднее описана *Salix kolaënsis* Schljak. С Кольского полуострова и прилегающих местностей описано также значительное количество эндемических видов травянистой флоры. Среди них имеются представители литоральной флоры Белого и Баренцева морей, как например *Atriplex lapponica* Pojark., *A. Kuzenevae* N. Sem., *Salicornia Pojarkovae* N. Sem., *Cakile arctica* Pobed.; луговые и лесные растения: *Poa lapponica* Prokud., *Thalictrum Friesii* Rupr., *Th. leptophyllum* T. Nyl., *Urtica Sondenii* (Simons) Avrorin, последний вид несколько шире распространен, с американскими связями; растения горных тундр: *Papaver chibinense* N. Sem., *P. Tolmatschevii* N. Sem., *P. lujaurense* N. Sem. и др. Как раз в последние годы вскрываются все новые и новые факты северо-западного эндемизма, причем большая заслуга в этом отношении принадлежит критической «Флоре Мурманской области», из III тома которой мы взяли большинство приведенных примеров.

По нашим исследованиям (Клоков, 1955), в роде *Polemonium* L. имеются три эндемических северо-западных вида: *P. campanulatum* (Th. Fries) Lindb. fil., *P. onegense* Klok. и *P. lapponicum* Klok.; последние два интересны своими алтайскими связями. Можно констатировать, что на огромном пространстве европейской части СССР нет ни одного более или менее значительного флористического района, который не обладал бы свойственными только ему эндемическими видами цветковых растений.

Однако этот эндемизм изучен далеко не равномерно и выражен очень по-разному. Можно заметить, что эндемичность флоры высших растений при продвижении от берегов Черного и Азовского морей к берегам Балтийского и Белого сначала постепенно ослабляется, затухая в средней и северной частях Белорусской ССР, но затем опять обнаруживается и достаточно ярко. Сходная, хотя не вполне тождественная картина получается, если сравнивать в том же направлении сменяющие друг друга флоры по содержанию в них реликтовых элементов. В этом случае большинство известных реликтовых видов останется на Балтийском побережье, например *Myrica gale* L., *Pulsatilla vernalis* (L.) Mill., *Lunaria, rediviva* L., *Hedera helix* L.

Любая научная теоретическая концепция должна не только объяснять уже известные факты, но и предвидеть еще не открытые. Открытие новых фактов, предвиденных теорией, доказывает ее правильность. Открытие фактов, не предвиденных данной теорией и противоречащих ей, доказывает ее неправильность, опровергает ее. Истинные научные теории всегда обнаруживают большую силу научного предвидения. Ложные, псевдонаучные теории неправильны и в своих прогнозах.

Попробуем с этой точки зрения взглянуть на современную полигляциалистическую концепцию геологической истории четвертичного периода и посмотрим, как эта концепция предвидит новые факты в области истории флоры и как она вообще относится к ботаническим фактам.

Хорошо известно, что полигляциалистическая концепция широко применяется и советскими, и зарубежными ботаниками для историко-флористических построений. Менее известны те затруднения, с которыми постоянно приходится сталкиваться ботаникам, когда они вынуждены согласовывать известные им факты с требованиями принятой ими на веру историко-геологической концепции.

Еще менее известно даже специалистам наличие в настоящее время значительного количества новых ботанических фактов, согласование которых с полигляциалистической или вообще с гляциалистической гипотезой представляется уже логически невозможным.

Гипотеза о сплошном материковом оледенении должна предполагать полное исчезновение растительности на занятой гигантским ледником территории (за исключением, может быть, пресловутых «нуна́таков») и резкое изменение характера растительности в широкой полосе материка, прилегающей к леднику.

Принимая общеизвестную границу максимального, рисского или днепровского оледенения в Европе, мы будем вынуждены довести эту полосу до Альп на западе и Черного моря на востоке.

В этой приледниковой полосе необходимо предположить существование растительности, соответствующей создавшимся условиям, т. е. глубоко северной.

Поскольку нет оснований предположить, что в четвертичный период не действовал закон зональности, мы должны допустить существование в непосредственной близости к леднику зоны тундры, замещающейся далее к югу зонами лесотундры и тайги.

Такое предположение о резком осеворении широкой приледниковой полосы с соответствующим смещением зон, по-видимому, являлось и продолжает являться единственным логически последовательным выводом из гипотезы материкового оледенения.

Этот вывод не выдержал проверки ботаническими фактами (как флористическими, так и палеонтологическими). В связи с этим ботаники оказались вынужденными обратиться к построению несколько других пред-

положений, более или менее компромиссных по отношению к требованиям гляциалистической гипотезы, с одной стороны, и к известным им фактам — с другой. Эти предположения качественно отличаются от блестящих умеренно гляциалистических гипотез Д. И. Литвинова (1902) и И. К. Пачоского (1910), предшествовавших полной «победе» современного полигляциализма.

Общей чертой всех таких предположений является допущение существования в приледниковой полосе растительных группировок степного типа, но субарктического характера, в виде так называемых «перигляциальных степей», входящих в непосредственный контакт с тундровыми группировками, существование коих, хотя бы в виде узкой кромки с аркто-альпийской «дриасовой» флорой, также не отрицается. Достижение такого, более или менее приемлемого и для ботаников, и для геологов-четвертичников компромисса между теорией и фактами потребовало принесения в жертву закона зональности и создания противоясственной широкой смычки между тундрой и степью. В то же время относящиеся к данному вопросу более частные флорогенетические построения приобрели искусственно сложный и запутанный характер. Постепенно становилось очевидным, что достигнутый компромисс вопроса истории флоры в четвертичный период не разрешает, а следовательно, не может оказаться прочным.

Положение обрисовывалось таким образом, что ботаники, вполне принимая гипотезу материкового оледенения, оказались не в состоянии при всем своем желании подкрепить таковую своими собственными фактами.

Ботанических фактов, существования которых требует для своего оправдания гляциалистическая концепция, по каким-то странным причинам не обнаруживается ни в современной, ни в ископаемой флоре. Зато во все большем количестве обнаруживаются факты, в существовании которых эта концепция совсем не заинтересована. В частности, все больше и больше накапливается фактов, свидетельствующих о переживании в самых различных районах эрратической области плиоценовой или раннечетвертичной, предшествовавшей предполагаемому оледенению флоры.

Гляциалистическая концепция во всех своих вариантах продолжает требовать от своих адептов-ботаников, чтобы они подтвердили существование по окраине ледника арктической дриасовой флоры, которая по теоретическим соображениям должна была бы встречать и провожать каждое оледенение.

Ботаники против этих соображений, конечно, не возражают, но обнаружить остатки дриасовой флоры ни в «миндель-риссе», ни в «рисс-вюрме» не могут. В. Н. Сукачев в своей известной работе (1938) пишет по этому поводу: «При рассмотрении растительности, как других междуледниковых эпох (Д и Э), так и интерстадиала в европейской части СССР, бросается в глаза то, что, хотя для эпохи Э известно свыше 40 местонахождений ископаемой флоры и в некоторых из отложений можно отметить ясное похолодание в начале и в конце эпохи, однако достоверных остатков арктической флоры в этих отложениях не было найдено ни в одном случае».

Собственно говоря, еще более странно, чем нахождение арктической флоры, отсутствие в этих отложениях бореальных видов — черники, клюквы и вообще вересковых.

Наличие «арктической» флоры с дриадой, ивой полярной и березой низопольной обнаруживается только в конце «вюрма» и то лишь в северо-

западной Европе (в Ленинградской и Вологодской областях). Ископаемые находки подобной флоры в прикарпатских районах, описанные Шафером, А. Н. Криштофович относит к доледниковому времени.

Дриасовая флора Прикарпатья, по Шаферу и другим польским авторам, содержит в своем составе высокогорные карпатские элементы, и поныне растущие поблизости, в связи с чем не представляется возможности приписывать ей северное происхождение. Появление в постлурье дриады в пределах Вологодской или даже Ленинградской области, по всей вероятности, окажется местным явлением. В северных областях это довольно древнее растение встречается и до сих пор далеко к югу от полярного круга на известняковых обнажениях и в сообществе с некоторыми степняками.

Во всяком случае в ископаемом состоянии никакой тундровой флоры на территории европейской части СССР и вообще в Европе не обнаружено. Ни *Dryas octopetala* L., ни *Betula nana* L., широко распространенные на юге в горах и встречающиеся также на равнине в лесной зоне, своим единичным присутствием такой флоры не создают. Никогда ни одного истинно арктического растения, равно как и альпийского, в ископаемых остатках четвертичного периода на территории европейской части СССР обнаружено не было. Ни разу не было обнаружено и далеко оторванных от основного ареала местонахождений настоящих арктических или альпийских видов. Приводимые в литературе факты после проверки оказываются несуществующими. В литературе, например, неоднократно приводились известные реликтовые местонахождения настоящего арктического тундрового вида *Polemonium boreale* Adams для берегов Онежского озера, но они оказались относящимися к особому виду *P. onegense* Klok, который близок не к *P. boreale* Adams, а к алтайскому горному *P. pulchellum* Bge. (Клоков, 1955).

Наиболее «альпийское» из известных на равнине юга европейской части СССР растений — *Androsace villosa* s. l. — с меловых обнажений бассейна Дона описано в качестве особого вида А. Косо-Полжanskii Ovcz. Н. Н. Овчинниковым (1952). Сравнивая большой материал по этому виду с таковым по *A. taurica* Ovcz., одновременно описанным тем же автором, нам не удалось обнаружить между этими, по мнению самого автора, очень близкими видами каких-либо морфологических отличий. Из этого приходится делать вывод о том, что в данном случае мы имеем дело не с викариизмом, а с дизъюнкцией в распространении единой географической расы, за которой, следуя строгим приоритетам, следует оставить наименование *A. taurica* Ovcz. В связи с этим отпадает версия о северном происхождении мелового проломника, равно как и о необходимости для его появления в степных равнинных районах какого-то похолодания климата. Этот вид в Крыму встречается не только на яйле, но спускается и в предгорья, вполне удовлетворяясь курортным климатом. Произрастание *A. taurica* Ovcz. на северо-востоке Украины, в Белгородской или Воронежской области следует поставить в один ряд с подобными же крымско-причерноморскими дизъюнкциями, известными для целой группы видов, из которых назовем: *Ornithogalum fimbriatum* Willd. (совершенно изолированный остров в устье днепровской Самары у Новомосковска), *Viola cretacea* Klok. (меловые обнажения по р. Крынке в Приазовье и в Крыму, в окрестностях г. Белогорска), *Stachys angustifolia* M. B. (изолированные местонахождения в Одесской и Николаевской областях на выходах гранита по Южному Бугу и его притокам), *Corydalis Paczoskii* N. Busch (несколько изолированных местонахождений в Причерноморье от окрестностей г. Николаева до г. Жданова). Разрывы ареалов и реликтовые местонахождения

ния всех этих крымских или крымско-балканских, т. е. южных по отношению к господствующей флоре современного Причерноморья, видов могут свидетельствовать только о более южном, а никак не о более северном характере причерноморской флоры в недавнем геологическом прошлом, что вполне согласуется с изложенными выше взглядами, но отнюдь не с гляциалистической концепцией.

Следует отметить, что ни в одном из перечисленных случаев никаких морфологических различий между растениями одного вида из разных частей ареала совершенно не обнаруживается. Это обстоятельство доказывает наличие здесь именно механического разрыва единого ранее ареала (поскольку возможность заноса растения исключается), что совершенно противоположно развитию ареалов в естественных сериях прогрессивных, развивающихся и расселяющихся видов. Однако, оба эти процесса протекали в разных направлениях в одно и то же время и на одной территории.

Крайняя сложность картины развития флоры на территории европейской части СССР в значительной мере проясняется благодаря новейшим палеоботаническим исследованиям ряда авторов, особенно благодаря упорной и настойчивой работе П. И. Дорофеева, который пользуется наиболее точным из известных методов — карпологическим.

Мы здесь не можем рассматривать конкретные результаты его работы, тем более, что в настоящем издании он сам подытоживает их. Отметим только три основных положения, непосредственно вытекающих из его конкретных анализов ископаемых флор: 1) флора европейской территории СССР в течение всего четвертичного периода развивалась постепенно от плиоценового состояния до современного без каких-либо катастрофических нарушений естественного хода событий; 2) резкого различия между так называемыми гляциальными и так называемыми интергляциальными флорами не существует, поскольку смешение более северных и более южных видов наблюдается во всех ископаемых флорах четвертичного периода и характерно для позднелистоценовых флор; 3) смешение северных и южных в современном понимании флор образовывало в конце плиоцена и в начале плейстоцена единую синкретическую флору, которую П. И. Дорофеев называет «сингильской». Разнородные элементы, образовавшие эту флору, к концу плейстоцена географически расходятся и могут даже становиться из южных северными, что, по-видимому, произошло с *Betula humilis* Schrank и даже с *B. nana* L.

Установление понятия о сингильской раннелистоценовой флоре с ее исходным для современной синкретизмом теоретически крайне важно и требует дальнейшей разработки в различных направлениях.

К сходным, но значительно эскизнее разработанным выводам для Западной Сибири еще раньше пришел замечательный исследователь, разработавший в советской палеоботанике карпологический метод — П. А. Никитин (1957).

Критический пересмотр четвертичной ископаемой флоры на европейской территории СССР, предпринятый П. И. Дорофеевым, достаточно строго доказывает ее неизменившийся со времен миоценова умеренный характер. В арктическую она в умеренных широтах нигде и никогда не превращалась.

Таким образом, предположение о тундровой кромке по окраине оледенения ни флористическими, ни палеонтологическими фактами не подтверждается. В еще худшем положении оказываются «перигляциальные стени», поскольку никаких признаков «перигляциальности» в их природе обнаружить не удастся. Прежде всего в составе растительности их пи-

каких криофильных элементов альпийского типа не обнаруживается. Растительные группировки, объединяемые под таким несколько странным названием, мы относим к особому северному варианту сухой степи (*Xeropoion*), существующему в лесостепной зоне наряду с луговой степью (*Mesopoion*), но в более аридных экологических условиях, и склонны полагать, что эти псевдоперигляциальные степи представляют нормально-зональное, а не экстраординарное явление. О нормальности и распространении таких степей писал в своих старых работах П. А. Смирнов.

Отдельные элементы этой флоры явно обнаруживают южные горно-средиземноморские связи и достаточно древний возраст, например, виды рода *Schivereckia*, изученные М. И. Алексеенко (1946). Можно предполагать, что эта степная флора сложилась еще в плиоцене.

Во всяком случае в составе этой флоры находят место элементы «доледникового» возраста и происхождения, в связи с чем относить ее возникновение к «риссу» не приходится.

В составе так называемой перигляциальной флоры имеются, как известно, дизъюнктивные и эндемические элементы. Гляциалистическая гипотеза в ее ботанической интерпретации считает эти элементы наиболее древними во всей нашей флоре, собственно говоря, единственными элементами, в какой-то мере могущими увязать современную флору с ее третичным прошлым. Впрочем, им большей частью приписывается пришлое, восточное происхождение. Надо здесь заметить, что глубокое внедрение гляциалистической и особенно полигляциалистической концепции в историко-флористические построения повлекло за собой полный разгул миграционистических передвижек отдельных видов и целых флор. Е. В. Вульф и другие благоразумные ученые высказали в печати немало советов на такие «крайности миграционизма», но не было ими принято во внимание то прискорбное обстоятельство, что из крайностей гляциалистической гипотезы крайности миграционизма вытекают вполне последовательно, почему и не могут быть устранены односторонне.

В результате всех этих крайностей из нашей современной флоры исчезло ее автохтонное ядро: из живой и развивающейся флора стала только механически передвигающейся («флора миграционного типа»).

Гипнотизирующее влияние широко распространенной полигляциалистической концепции неоднократно приводило ботаников к совершенно ложным выводам, резко противоречащим фактам или неправдоподобно их извращающим. Ярким примером подобного ложного вывода является утверждение Б. М. Козо-Полянского (1931) о том, что глубоко эндемическая флора южных меловых обнажений моложе перигляциальной степной флоры и относится по своему происхождению к послеледниковью. Флора так называемых перигляциальных степей обладает определенным, хотя и слабо выраженным в морфологическом отношении эндемизмом (в родах *Helictotrichon*, *Allium*, *Schivereckia*, *Scutellaria* и др.), который ни в какое сравнение с эндемизмом южностепной флоры, в частности с эндемизмом флоры южных меловых обнажений, идти не может. Из одного этого факта для любой территории, к коей материковый ледник не имел непосредственного отношения, был бы сделан естественный вывод о большей древности второй флоры по сравнению с первой. Для территории юга европейской части СССР делается обратный вывод. Флора меловых обнажений с рядом изолированных в системе реликтово-эндемических видов, например, *Artemisia hololeuca* М. В. или *Silene cretacea* Fisch., конечно, никак не может явиться более молодым образованием, чем так называемая перигляциальная флора. Откуда же взялось совершенно неправдоподобное мнение о ее послеледниковом возрасте? Ко-

нечно, все из того же идейного источника. Для так называемой перигляциальной флоры нашли какую-то хотя бы совершенно иллюзорную, возможность связать ее с оледенением, а для южной меловой, или, как ее называет Б. М. Козо-Полянский, ископовой флоры, такой возможности придумать не сумели. «Совершенно очевидно, что появление у нас таких растений, как иссоп, нельзя ставить в связь с ледниковым периодом», — писал Б. М. Козо-Полянский. Золотые слова! К ледниковому периоду ископовая флора, как, впрочем, и «перигляциальная», отношения не имеет.

Согласно полигляциалистическим воззрениям, в эрратических районах вообще, а тем более в районах, занимавшихся последним (вюрмским или валдайским) оледенением, нельзя ожидать открытия хорошо выраженных эндемических видов, поскольку даже в перигляциальной флоре эндемические явления выражены довольно слабо. Вопрос об эндемических элементах флоры приобретает здесь особое значение, так как даже гляциалисты-ботаники не допускают возможности реэвакуации из рефугиумов для эндемических видов.

Что же говорят по этому поводу ботанические данные? Совершенно неопровержимые ботанические факты категорически утверждают, что хорошо выраженные эндемические виды произрастают как на территории, будто бы подвергавшейся только максимальному (рисскому или днепровскому) оледенению, так и на территории, будто бы подвергавшейся и максимальному, и последнему оледенениям. Причем на территории последнего эндемизм выражен даже, пожалуй, еще ярче и давным-давно известен. Совместить подобные факты с гляциалистической теорией во всех ее возможных вариантах не представляется возможным без нарушения элементарных законов логики.

Очень интересен полесский эндемизм, до сих пор еще весьма недостаточно изученный. В числе полесских эндемиков числится, между прочим, реликтовая древесная порода — ильм каркасовидный. [*Ulmus celtidea* (Rogov.) Litw.], известный только из поймы Десны в Черниговской и Брянской областях. В Житомирской области совсем недавно обнаружен новый, по-видимому, древний, «палеоэндемический» вид шиповника, резко отличающийся от всех известных видов и обнаруживающий географически отдаленные родственные связи (*Rosa Olgaе* Chrshan. et Barb.).

В составе травянистой флоры Украинского Полесья можно насчитать в настоящее время свыше 20 видов, эндемических или только для Полесья, или для прилегающих к нему других эрратических районов Восточной Европы. Можно назвать, например, *Festuca palessica* Zapal., *Rosa volhynensis* Klok., *Gagea praeciosa* Klok., *Silene lithuanica* Zapal., *Dianthus Rogowiczii* Kleop., *Dianthus pseudosquarrosus* (Nov.) Klok., *Aconitum odontandrum* Vissjul., *Artemisia dniproica* Klok. и др.

Замечательно интересные факты южнополесского эндемизма обнаруживаются в роде *Corispermum* L., украинским видам которого нами посвящена специальная работа (Клоков, 1959).

Эндемическое своеобразие флоры пониженных районов, которые, как предполагается, были покрыты днепровским ледниковым языком, вряд ли слабее своеобразия находящихся на одной широте с ними внеэрратических районов. В районах донского языка картина будет, вероятно, сходная. При дальнейшем продвижении на северо-запад в пределах Белорусской ССР это своеобразие, по-видимому, замирает, но оно снова довольно ярко вспыхивает на Балтийском побережье (особенно на полуострове между Калининградом и Ригой и на островах Балтийского моря), т. е. в самой глубине территории последнего оледенения, где таким явлениям как будто бы совсем не место.

В подобных случаях гляциалистов-ботаников выручали нунатаки, которым до сих пор не приписывалось роли видообразовательного фактора. Но недавно одним молодым ботаником (Орлова, 1952), изучавшим древесные породы Кольского полуострова, было установлено наличие на этом полуострове эндемических для него древесных видов, отнести происхождение которых к послеледниковую оказалось немыслимым. В поисках выхода из создавшегося затруднительного положения молодой ученый высказал гипотезу о возникновении всех этих древесных видов среди ледникового покрова на нунатаках. Такая смелая гипотеза в данном случае, по-видимому, являлась единственной возможностью согласовать теорию с фактами. Но не представляет ли она логического опровержения теоретической предпосылки путем доведения таковой до абсурда?!

Для полесского и тем более балтийского эндемизма даже такой рискованный метод согласования теории с фактами не представляется возможным, поскольку ни на Днепре, ни на Балтийском побережье никаких нунатаков вообразить невозможно.

Среди балтийских эндемиков крайне любопытны упоминавшиеся выше узкораспространенные литоральные виды, из которых мне лично хорошо известны *Viola litoralis* Spreng., *Linaria Loeselii* Schweigg., *Tragopogon heterospermum* Schweigg. Ни один из этих видов нельзя признать за новейшее, послеледниковое образование.

Из них льнянка (*Linaria Loeselii* Schweigg.) родственных видов нигде в смежных с Прибалтикой районах не имеет. Ближе всего к ее ареалу подходит ареал южноукраинской *L. dulcis* Klok., но по характеру морфологических отличий между этими видами более древней формой оказывается не украинская льнянка, растущая во внеэрратической области, а балтийский вид. Козлобородник (*Tragopogon heterospermum* Schweigg.) замечателен тем, что относится вместе с эндемическим для песков Припяти *T. bjelorusicum* Artemcz. и литовским *T. Gorskianum* Rechb. к отдельному ряду *Heterosperma* Klok., который, таким образом, оказывается весь эндемическим для эрратической области. Отношение видов этого ряда к степным представителям рода не является близкородственным, в отличие от последних, эти виды находятся в явно реликтовом состоянии.

Совершенно устаревшие миграционистско-гляциалистические представления о рисс-вюрмском (предельном) или поствюрмском возрасте и непосредственно средиземноморском или иногда алтайском происхождении более южной степной флоры со всеми ее эндемическими элементами мы здесь можем не рассматривать, поскольку эти воззрения (в ряде опубликованных работ) опровергнуты и заменены другими. Прежние представления в настоящее время, по-видимому, уже не защищаются даже сторонниками полигляциалистической концепции.

Выводы, к которым мы здесь приходим, рассматривая флористический материал, вполне согласуются с теми выводами, к которым пришел на фаунистическом материале И. Г. Пидопличко (1946) и ряд других авторов, каждый на своем материале. В дальнейшем нам кажется необходимым по возможности одновременно рассматривать историю флоры, фауны и географической среды их обитания.

Следует еще раз подчеркнуть, что, несмотря на появление более или менее непоследовательных компромиссных взглядов, положение по существу остается прежним: необходим радикальный пересмотр неправильных воззрений в области исторического природоведения и создание новой теории, охватывающей все известные науке факты и более удовлет-

ворительно их объясняющей, чем безнадежно устаревшая гляциалистическая теория.

Основные наши положения, вытекающие из этой работы и других более частных исследований, мы формулируем в виде десяти тезисов.

1. Развитие флоры еще теснее связано с развитием эколого-географической среды ее обитания, чем развитие фауны, поэтому должно рассматриваться вместе с последним в одном общем историческом охвате.

2. Созданию правильных исторических представлений о развитии флоры, равно как и фауны, а следовательно, и об их современном состоянии весьма препятствуют проникшие в эту область естествознания и принятые многими биологами на веру ложные историко-геологические взгляды, рисующие развитие географической среды обитания флоры и фауны в духе катастрофизма (теория перемещения материков, гляциалистическая концепция и пр.).

3. Представления о развитии отечественной флоры, построенные авторами, исходящими из указанных неправильных историко-геологических предпосылок, естественно оказывались неправильными и вступали в непримиримое противоречие с эмпирическими фактами, а также с твердо установленными естественноисторическими закономерностями (особенно с планетарным законом зональности Докучаева). В качестве примеров можно привести фантастическую концепцию перигляциальных степей, популяризованную Е. М. Лавренко (1946) и Ю. Д. Клеоповым (1941б); родственные взгляды Б. М. Козо-Полянского на возраст и происхождение флоры меловых обнажений; своеобразную гипотезу о возникновении на вюрмских нунатаках целого ряда эндемических древесных пород Кольского полуострова; неправдоподобное учение о северных послеледниковых степях ксеротермического периода и пр. Особенно отрицательно сказались эти воззрения на истории флоры европейской части СССР, получившей в общем мрачно-обедненное освещение. Для Средней Азии и Кавказа мы имеем более отрадную картину.

4. Неправильные флорогенетические представления, конечно, не могли дать и правдоподобной картины современного этапа развития флоры; не могли они также служить руководством к ее целенаправленному изменению человеком. Возникла необходимость заменить их новыми, более соответствующими объективной исторической действительности представлениями.

5. Современная картина состояния флоры европейской части СССР является закономерным результатом ее исторического развития на месте, по крайней мере с олигоцена—миоцена. Несмотря на глубокие качественные различия между современной и третичной флорами, современная флора всей Европы сохраняет известную преемственность по отношению к третичной и не только неогеновой, что совершенно ясно, но и палеогеновой. Нет никаких оснований утверждать, что за это время где-либо на значительных пространствах материка, не занимавшихся морскими трансгрессиями, катастрофически исчезала вся древняя флора, нацело заменяясь пришлым («миграционным») элементом.

6. Наиболее трудный вопрос о палеогеновых исторических связях современной восточноевропейской флоры также должен быть разрешен в пользу их наличия (реликты и близкие дериваты в водной и прибрежной флоре; некоторые вечнозеленые растения в лесах, издавна рассматриваемые в качестве дериватов именно палеогеновой флоры; автохтонный характер ряда представителей тропических групп растений и другие подобные факты). Понятно, что такие древние связи и отношения доходят до современности в значительно затуманенной форме. Затруднительно

здесь и восстановление в сколько-нибудь конкретной форме палеогеографической обстановки с ее во всяком случае резко отличающейся от современной зонально-региональной системой.

7. Начиная с миоцена все развитие флоры на территории европейской части СССР (как и всей Европы) следует представлять на фоне постепенно сменяющих друг друга зонально-региональных систем, относящихся к северной умеренной климатической зоне. Смена их определяется главным образом изменяющимися как на севере, так и на юге взаимоотношениями между морем и сушей через посредство вызываемых последними изменениями местных, но достаточно существенных климатических сдвигов. Флора миоцена, хорошо известная в ряде местонахождений, вряд ли вся целиком является пришлой (тургайской); она могла, по крайней мере отчасти, развиться и на месте из палеогеновых элементов (яркие примеры осуществления таких возможностей дает флора Северного Китая). В составе этой флоры мы находим уже современные виды лесной флоры (в том числе даже эндемические). К позднему миоцену мы относим также начало развития ряда автохтонных групп степной флоры. Миоценовая лесная флора была, как известно, значительно богаче современной дикорастущей лесной флоры (но ее вполне можно сравнить с современной интродуцированной флорой украинских парков). Степная флора, вероятно, была беднее современной, но включала впоследствии исчезнувшие саванные элементы (явные дериваты их обнаруживаются и в современной флоре).

8. Плиоценовый этап развития флоры характеризуется на юге прогрессирующим обеднением лесной и развитием степной (в широком смысле слова) флоры, несомненно прошедшей за это время несколько фаз своего развития. Отражение этого процесса мы находим в сложном составе глубоко автохтонных степных и лесостепных элементов современной флоры. Критический анализ этого состава вскрывает массу чрезвычайно ценных для восстановления мио-плиоценовой истории флоры фактов. Общий характер развития флоры в это время на севере значительно менее выяснен, но можно предполагать здесь лесостепную обстановку, доходившую до южной оконечности Белого моря, и таскскую — севернее (на Кольском полуострове и Северном Урале). Доказательством являются плиоценовые или раннеплейстоценовые степные реликты в современной таскской полосе европейской части СССР.

9. Предположение о полном и катастрофическом исчезновении плиоценовой флоры в плейстоцене, как известно, совершенно не подтверждается даже для Крайнего Севера (количество известных на севере Европы «доледниковых» реликтов явно перерастает в качество, совершенно несовместимое с конкретно осуществляющимся оледенением). Тем более оно становится неуместным для степного юга, где мы во всех районах европейской части СССР можем констатировать наличие достаточно термофильных автохтонных элементов, представленных несколькими видовыми поколениями и свидетельствующих таким образом о длительной непрерывности процесса развития флоры.

10. Для непосредственно предшествовавшей современности эпохи мы можем констатировать отраженный в многочисленных ботанических фактах общий сдвиг зонально-региональной системы европейской части СССР к югу, вызвавший, например, перекрытие раннечетвертичной полесской лесостепной флоры лесной с сохранением в ее составе эндемических степных видов, а также ряд аналогичных явлений в Прибалтике и почти по всему северу Европы (до южной Швеции и Англии на западе). На крайнем юге европейской части СССР в это время была перекрыта

более древняя полупустынная флора современной степной, опять-таки с сохранением в ее составе эндемических полупустынных элементов, перешедших в реликтовое состояние. На основании этих и многих других фактов следует предполагать, что в конце плиоцена и в начале плейстоцена общая зонально-региональная система на территории европейской части СССР была сдвинута по сравнению с современным состоянием довольно далеко на север и что на крайнем юге материка в пределах современных причерноморских степей существовала зона полупустыни с наличием в ней по рекам тугайных лесов.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е к с е е н к о М. И. (1946). Новые виды рода *Schivereckia* Andr. Бот. матер. Гербария. Бот. инст. АН СССР, т. IX, Изд. АН СССР, М.—Л.
- А р т е м ч у к И. В. (1937). Рід *Tragopogon* L. у флорі УРСР. Тр. інст. бот.-ХДУ, т. II, Изд. ХГУ.
- Б а р а н о в В. И. (1950). Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде, ч. II. Верхний отдел третичного периода. Уч. зап. Казанск. унив., т. 110, кн. 6.
- Б а р а н о в В. И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде, ч. III. Итоги изучения ископаемых третичных флор и проблема реликтов в современной растительности СССР. Уч. зап. Казанск. унив., т. 114, кн. 4.
- Б ю д е л ь Ю., П. Вольдштедт, Г. Гросс и др. (1955). Вопросы геологии четвертичного периода. Сб. статей. Пер. с немецк. В. Е. Шанцер, под ред. и с предисл. Е. В. Шанцера, ИЛ, М.
- В о р о н о в а И. Н. (1951). Мэотическая флора юга Украины. Автореф. канд. дисс., Л.
- В у л ь ф Е. В. (1944). Историческая география растений. История флор земного шара. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Г о р о д к о в Б. Н. (1939). Есть ли родство между растительностью степей и тундр. Сов. ботаника, № 6—7.
- Г р и ч у к В. П. (1950). Растительность Русской равнины в нижне- и среднетретичное время. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. 46, ч. 3.
- Г р и ч у к В. П. (1951). Исторические этапы эволюции растительного покрова юго-востока Европейской части СССР в четвертичное время. Матер. по геоморф. и палеогеогр. СССР, вып. 5, Тр. Инст. геогр. АН СССР, т. 50.
- Г р и ч у к В. П. (1952). Основные результаты микропалеоботанического изучения четвертичных отложений Русской равнины. Матер. по четв. периоду СССР, вып. 3, Изд. АН СССР, М.
- Г р о с с г е й м А. А. (1940). Лотос в СССР. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. VIII, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Д а н и л о в А. Д. (1953). О новом виде груши. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. XV, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Д о б р о ч а е в а Д. М. (1949). Водоики УРСР, їх поширення та історія розвитку. Бот. журн. АН УРСР, № 2.
- Д о р о ф е е в П. И. (1956а). О плиоценовой флоре Самарской Луки. Докл. АН СССР, т. 110, № 4.
- Д о р о ф е е в П. И. (1956б). О плиоценовой флоре Нижней Камы. Сб. «Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения», Изд. АН СССР, М.—Л.
- Д о р о ф е е в П. И. (1958). Некоторые итоги изучения плейстоценовых флор юго-востока Европейской части СССР. Бюлл. Ком. по изуч. четв. периода, № 22.
- Д о р о ф е е в П. И. и А. А. М е ж в и л к. (1956). О плиоценовых отложениях и флоре с реки Курейки. Докл. АН СССР, т. 110, № 3.
- И л ь и н М. М. (1941). Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение. Матер. по истории флоры и раст. СССР, вып. I, Изд. АН СССР, М.—Л.
- К л е о п о в Ю. Д. (1941а). Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Матер. по истории флоры и раст. СССР, вып. I, Изд. АН СССР, М.—Л.
- К л е о п о в Ю. Д. (1941б). Перигляциальные степи Европейской части СССР, I. Реликтовое звено *Caricion humilis*. Уч. зап. ХГУ, № 22. Тр. Н.-иссл. инст. бот., т. IV, Изд. ХГУ.
- К л о к о в М. В. (1936). Аналіз групи перлових волошок (*Centaurea margaritacea sensu amplo*). Тр. Інст. бот. ХДУ, т. I, Изд. ХГУ.

- Клоков М. В. (1947). Эндемизм украинской флоры. Рукопись. Докт. дисс. Хранится в Ленинграде (библиотека БИН).
- Клоков М. В. (1949). Новые степные виды льнянок. Бот. журн., № 1.
- Клоков М. В. (1950a). Рід *Jurinea* Cass. та його значення в історії розвитку флори Української РСР, I. Група *Molliformes* Klokov. Бот. журн. АН УРСР, № 4.
- Клоков М. В. (1950b). Новые украинские злаки. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. XII, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Клоков М. В. (1951). Рід *Jurinea* Cass. та його значення в історії розвитку флори Української РСР, II. Група *Cyanoides* Hjin. Бот. журн. АН УРСР, № 1.
- Клоков М. В. (1953). Заметка о некоторых критических видах льнянок. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. XV, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Клоков М. В. (1955). Евразийские виды рода *Polemonium* L. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. XVII, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Клоков М. В. (1959). О берескете европейской флоры СССР. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. XIX, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Клоков М. В. (1960). О днепровских и некоторых других видах рода *Corispermum* L. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. XX, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Клоков М. В. и И. Г. Зоз. (1935). Про родову самостійність *Cymbariae borysthenicae* Pall. Уч. зап. ХДУ, № 2—3.
- Клоков М. В. и Н. А. Шостенко (1938). Чебрецы. Европейской части СССР. Тр. Инст. бот. ХГУ, т. III. Изд. ХГУ.
- Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. Очерк из истории горных боров на степной равнине ЦЧО. Учпедгиз, М.
- Кондратьев С. М. (1950). Новый вид сосны из Житомирского Полесья. Бот. журн. АН УРСР, № 1.
- Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евразийских групп рода *Artemisia* в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Матер. по истории флоры и раст. СССР, вып. II, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Крашенинников И. М. (1958). Роль и значение Ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразийских групп полыней подрода *Euartemisia*. Матер. по истории флоры и раст. СССР, вып. III, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Криштофович А. Н. (1938). Миллионная флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии. Сб. памяти акад. А. В. Фомина, Изд. АН УССР, Киев.
- Криштофович А. Н. (1941). Каталог растений ископаемой флоры СССР. Палеонт. СССР, т. XII (Приложение).
- Криштофович А. Н. (1946). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Матер. по истории флоры и раст. СССР, вып. II, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Криштофович А. Н. (1949). Третичный лес Украины у Ботанического Сада Академии наук УРСР. Тр. Бот. саду АН УРСР, т. 1.
- Куприянова Л. А. (1936). Заметка о *Linaria odora* (M. B.) Chav. и ее распространении. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, Флора и сист. высш. раст., вып. II.
- Лауренко Е. М. (1930). Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Журн. Русск. бот. общ., т. XVI.
- Лауренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В кн.: Растительность СССР, т. I, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Лауренко Е. М. (1946). Основные черты развития флоры и растительности севера Евразии в четвертичное время. Тр. Инст. геогр. АН СССР, т. 37.
- Литвинов Д. И. (1894). Геоботанические заметки о флоре Европейской России. СПб.
- Литвинов Д. И. (1902). О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России. Тр. Бот. музея Акад. наук, т. I.
- Лукашев К. И. (1955). Основные генетические типы четвертичных отложений СССР. Изд. Белорусск. унив., Минск.
- Макеев П. С. (1953). Развитие нашими отечественными исследователями учения о природной зональности и ландшафты. Изд. «Радянська школа», Київ.
- Макеев П. С. (1955). По поводу критики антигляциализма. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 6.
- Макеев П. С. (1958). Заметки по геоморфологии северо-запада Европейской части СССР. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., вып. XX (XXX), ч. 2.
- Марков К. К. (1951). Палеогеография. Географгиз, М.
- Марков К. К. (1955a). Очерки по географии четвертичного периода. Географгиз, М.

- Марков К. К. (19556). Антигляциализм. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 1.
- Миняев Н. А. (1957). К систематике лядвенца северо-запада Европейской части СССР, I. Бот. матер. Гербария. Бот. инст. АН СССР, т. XVIII, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мишкин В. А. (1952). Флора Хибинских гор. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Молявко Г. І. (1956). Палеогеографічний нарис України та суміжних областей в міоценову епоху (ранній і середній міоцен). Геол. журн. АН УРСР, № 3.
- Молявко Г. І., І. Г. Підопличко. (1955). До палеогеографії Причорноморських степів півдня УРСР у неогені й антропогені. Геол. журн. АН УРСР, № 1.
- Никитин П. А. (1957). Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Овчинников П. Н. (1952). Род *Androsace*, В кн.: Флора СССР, т. XVIII, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Орлова Н. И. (1952). Систематические исследования древесных пород Кольского полуострова. Автореф. канд. дисс.
- Пачоский И. К. (1910). Основные черты развития флоры Юго-Западной России. Зап. Новороссийск. общ. естествоиспыт., т. XXXIV (Приложение).
- Підопличко І. Г. (1946). О ледниковом периоде, I. Изд. КГУ, Киев.
- Підопличко І. Г. (1951—1956). О ледниковом периоде, II—IV. Изд. АН УССР, Киев.
- Підопличко І. Г. и П. С. Макеев. (1952). О климатах и ландшафтах прошлого, I. Изд. АН УССР, Киев.
- Підопличко І. Г. и П. С. Макеев. (1955). О климатах и ландшафтах прошлого, II. Изд. АН УССР, Киев.
- Обедимова Е. Г. (1953). К познанию рода *Sakile* Mill. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. XV, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Попов М. Г. и Хржановский В. Г. (1945). Систематический анализ видов, объединяемых под названием *Asperula cynanchica* на Украине. К вопросу об эндемизации украинской флоры. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., т. L, вып. 5—6.
- Пояркова А. И. (1951). Китайские виды плюща и их систематические и географические связи. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. XIV, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Спрыгин И. И. (1941). Реликтовые растения Поволжья. Матер. по истории флоры и раст. СССР, вып. I, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Сукачев В. Н. (1938). История растительности СССР во время плейстоцена. В кн.: Растительность СССР, т. I. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Сукачев В. Н. (1954). О совместном нахождении карликовой березы и бразения в межледниковых отложениях. Докл. АН СССР, т. XCIV, № 3.
- Флора Ленинградской области, т. I, 1955, т. II, 1957, Изд. ЛГУ, Л.
- Флора Мурманской области, тт. I—III, 1953—1956, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Флора УРСР, тт. III—VIII, 1950—1957, Изд. АН УССР, Киев.
- Юзепчук С. В. (1950). Новые эндеми флоры Кольского полуострова. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. XIII, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Якубовская Т. А. дисс., БИН АН СССР. (1952). Сарматская флора Молдавской ССР. Автореф.

Институт ботаники АН УССР

1960 г.

Киев