

Д. И. САКАЛО

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЕВРАЗИИ И ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

Изучая степи европейской России, Г. И. Танфильев обнаружил в свое время одну экологическую особенность степных растений, которая, нам кажется, может быть исходной позицией при решении вопросов происхождения степной растительности. Многочисленные наблюдения привели его к твердому убеждению, что степные растения, как правило, связаны с субстратом, обогащенным карбонатами кальция.

Мысль о кальцефильной природе степной растительности красной нитью проходит через все работы Г. И. Танфильева, посвященные изучению степей. По этому поводу он писал: «Я утверждал тогда, как утверждаю и теперь, что черноземные растения суть, собственно, растения известковые, почему они растут одинаково хорошо как на известняках, так и на черноземе, подпочва которого всегда известковая (лёсс, лёссовидные глины, мергелистые валунные глины, темные юрские глины, известняки, мел)» (1953, стр. 359).

Мысли о кальцефильной природе степных растений были высказаны Г. И. Танфильевым еще накануне дискуссии по вопросам истории флоры Средне-Русской возвышенности. Как известно, вокруг реликтовой гипотезы происхождения горных боров, выдвинутой Д. И. Литвиновым (1891), в свое время развернулась острая полемика, которая в скором времени переросла в вопрос о происхождении ксерофитной степной растительности (Козо-Полинский, 1931, стр. 34). Случилось это потому, что степная растительность Средне-Русской возвышенности имеет непосредственные генетические связи с горной флорой, которая была предметом этой полемики.

В данном случае следует отметить одну особенность проведенной дискуссии. Различные авторы — Д. И. Литвинов (1891), В. И. Таллев (1904), М. И. Голеникин (1892), В. А. Дубянский (1903) и др., — отстаивая свои взгляды на историю флоры меловых боров, явно недооценивали роли кальцевого субстрата как необходимой для этих растений эдафической среды. Известковые и меловые обнажения и склоны, на которых развивалась ксерофитная степная растительность, эти авторы рассматривали лишь как арену, где горные растения могли выдержать борьбу за свое существование с аборигенными растениями и сохраниться на этой территории. Попытка Г. И. Танфильева выяснить действительную экологическую природу степных растений не нашла в этой дискуссии необходимой поддержки со стороны исследователей флоры и растительности того времени. В этом, очевидно, в первую очередь виновен Д. И. Литвинов, автор реликтовой гипотезы происхождения растительности горных боров. Отвечая Г. И. Танфильеву, он писал: «Вряд ли возможно доказать, что для произрастания группы черноземных видов необходимо присутствие в почве извести. Если все они чаще встречаются на известняках, то причина заключается в том, что известняки суть наиболее распространенные гор-

ные породы в Европейской России. . . Поэтому мы предпочли бы все степные растения, охотно селящиеся на известняковых склонах, назвать не известными любящими растениями, а растениями открытых горных, скалистых мест» (1891). По поводу этого вывода Г. И. Танфильев делает вполне резонное замечание: «Растение может нуждаться в известном составе почвы, во влаге, в тепле и т. д. Непонятно, как оно может нуждаться еще в скалистости» (1953, стр. 254).

Утверждение Д. И. Литвинова о том, что степные растения встречаются чаще на известняках только потому, «что известняки суть наиболее распространенные горные породы Европейской России», свидетельствует, что он явно недооценивал роли субстрата в распространении растений.

Мысли Г. И. Танфильева об эдафических особенностях степных растений под влиянием миграционных теорий вскоре были забыты.

Приблизительно через 50 лет в литературе снова был поднят вопрос о кальцефильной природе степных растений, но на этот раз уже не ботаниками, а геологами. Б. Б. Полюнов (1946), разрабатывая понятие о геохимических ландшафтах и роли в них активных к миграции химических элементов, показал, что в формировании растительности данного ландшафта решающую роль играют отдельные химические элементы, активно вступающие во взаимодействие с биосферой. На основании этого положения А. И. Перельман (1954) отмечает, что типоморфным, т. е. профилирующим, химическим элементом для степного ландшафта, который активно взаимодействует со степной растительностью, является кальций. То же самое отмечал А. П. Виноградов (1949).

Таким образом, взгляды Г. И. Танфильева, несколько опередившие в этом вопросе историю развития ботанической мысли, в настоящее время снова находят своих сторонников.

Само собой разумеется, что каждому растению, чтобы обеспечить свое существование, требуется определенный комплекс факторов. В частности, относительно эколого-климатических факторов, необходимых для степных растений-кальцефилов, можно отметить следующее: современные степные растения обладают достаточно широкой амплитудой приспособления к температурному режиму, что позволяет им существовать как в современных условиях Средней Азии, так и в условиях центральной Якутии, а также подниматься в горы к альпийскому поясу. Вместе с тем они обнаруживают довольно постоянное и высокое требование к условиям освещения. Как мы уже упоминали, для степных кальцефильных растений Евразии является постоянным узким профилирующим эдафическим фактором наличие в почве карбонатов кальция.

Ксероморфная структура степных растений указывает в свою очередь на то, что формирование этих растений происходило в условиях водного дефицита.

Попутно следует отметить, что такие биологические особенности степных растений имели больше всего возможностей формироваться в условиях горных систем, где температурные условия особенно динамичны, а условия освещения, наоборот, остаются на все время формирования этой растительности постоянными и очень интенсивными. Тяготение степных растений современных равнинных степей даже к весьма незначительным склонам, поразительная их ориентация к позитивным частям микро рельефа — все это свидетельствует о том, что наследственный признак степных растений — максимально использовать солнечные лучи — вырабатывался в прошлом в горных условиях интенсивной инсоляции. Геохимический ландшафт, в котором типоморфным элементом является кальций, также наиболее типичен для горных сооружений.

Отмечая экологические особенности степных растений, мы считаем необходимым указать на то обстоятельство, что было бы большой ошибкой не различать в комплексе факторов, которые обеспечивают рост и развитие растения, таких, которые определяют собой процесс распространения растений в пространстве. Для иллюстрации приведем наиболее яркий пример: солерос травянистый (*Salicornia herbacea* s. l.) для своего существования требует определенных условий, но среди комплекса необходимых факторов, обеспечивающих рост и развитие этого растения, имеется фактор — наличие в почве избытка солей определенного химического состава, который дает возможность солеросу травянистому произрастать в условиях Прибалтики, в центральной Якутии и в Прикаспийской низменности, в какой-то степени не считаясь со всеми другими, в том числе и климатическими, факторами.

Если с этих позиций рассматривать степные растения-кальцефилы, то таким фактором для этих растений, определяющим их распространение в пределах Евразии, является присутствие в почве достаточного количества карбонатов кальция.

Какими данными располагает ботаническая наука, на основании которых можно утверждать, что степная растительность действительно в своем распространении связана с субстратом, обогащенным карбонатами кальция? Является ли кальциевый субстрат для этой растительности ведущим, или, как мы его называем, профилирующим эдафическим фактором, определяющим распространение ее в пределах Евразии?

Несмотря на то что эти вопросы не подвергались специальному изучению, все же мы имеем достаточно фактов, доказывающих существование глубоких связей степной растительности с кальциевым субстратом. Отметим лишь некоторые из них.

Общезвестно, что степные растения произрастают главным образом на лёссовых и других отложениях, насыщенных карбонатами кальция. Очевидно, в силу этих же причин степные растения, проникая на север за пределы степной зоны, произрастают исключительно на известняках, мелах или темноцветных почвах (рендзинах), содержащих достаточное количество карбонатов кальция. По этому поводу В. В. Алехин пишет: «Многочисленные степные растения, которые встречаются в области степей, как в самой степи, так и на склонах, на лугах и т. д., на своей северной границе встречаются исключительно на известковых южных склонах» (1950). Степи Восточных Саян в лесном поясе находят для себя, как пишет об этом С. П. Суслов (1947, стр. 260), «особенно благоприятные южные склоны с сильной инсоляцией и распространением известняковых почв». М. Г. Попов (1953), изучая островки степной растительности предбайкальской тайги, отмечает перегнойно-карбонатный характер почв, на которых произрастают степные растения, близкое к поверхности вскипание карбонатов и, наконец, то, что в пределах тайги степные растения тяготеют «к очень карбонатным склонам».

О связи степной растительности с геохимическим ландшафтом, в котором типоморфным элементом является кальций, свидетельствуют такие факты. На Кавказе, например, широко представлена степная кальцефильная флора, в то время как в Закарпатской горной области она почти полностью отсутствует. При изучении причин, определяющих собой отсутствие степной кальцефильной флоры в пределах Закарпатской области, было бы грубой ошибкой игнорировать тот факт, что эта область представлена кислыми горными породами, а почвы, по данным Н. В. Вернадера (1951) и других авторов, как правило, имеют очень кислую реакцию. Вместе с тем в чешских горах лесной зоны Западных Карпат, где имеются обна-

жения известняков и других пород, содержащих кальций, распространена и степная растительность, причем вполне аналогичная степной растительности Средне-Русской возвышенности.

Заслуживает внимания такой пример: степная растительность центральной Якутии произрастает в изолированном в пределах Восточной Сибири районе лёссовых отложений, обогащенных карбонатами кальция (Герасимов, Марков, 1939).

Почвенные воды этого района насыщены известью. В этом, очевидно, нужно искать объяснение, почему здесь, среди тайги, сохранилась степная растительность. Такое совпадение — наличие в этом районе степной растительности и почв, обогащенных кальцием, — нельзя считать случайным.

Следует отметить, что степные растения, как овсец Шелля (*Helictotrichon Schellianum* Kit.), подмаренник настоящий (*Galium verum* L.), лен многолетний (*Linum perenne* L.), гулявник Маршалла (*Erysimum Marschallianum* Andr.), житняк гребневидный (*Agropyrum cristatum* Gaertn.) и др., из центральной Якутии проникают далеко на север только по известняковым склонам.

Приведенных примеров, нам кажется, достаточно, чтобы прийти к выводу, что назрела необходимость пересмотреть с позиций эволюционной экологии многие существующие в настоящее время положения, связанные с изучением истории степной растительности. Прежде всего следует отметить, что незаслуженно забытые под влиянием миграционных теорий высказывания Г. И. Танфильева о специфических особенностях степной флоры привели к тому, что многие вопросы, касающиеся природы степных растений, остались еще не решенными или же освещаются неправильно. До сего времени не выяснен вопрос, в чем выражается кальцефильная природа степных растений? Потребность кальцефилов в таком элементе, как кальций, конечно, не ограничивается только тем, что он создает соответствующую реакцию почвы, как это некоторые думают. Явлению это значительно сложнее и требует специального изучения. В частности, для иллюстрации можно привести пример из нашего собственного опыта. Шалфей поникающий (*Salvia nutans* L.) и осока низкая (*Carex humilis* Leyss.), герметически закрытые в эксикаторе, нормально развиваются на мелу с раствором Клопа при тех условиях, когда воздух, поступающий в эксикатор, очищается от углекислого газа через натронную известь и гидрат бария. Из этого уже можно сделать предположение, что кальцефилы могут использовать для процессов фотосинтеза углекислый газ бикарбонатов кальция, который поступает в растение через корневую систему. Согласно данным А. Л. Курсанова (1954) и других авторов, для некоторых растений корневое питание углекислым газом является уже установленным фактом.

До сих пор не изучена топография степных растений-кальцефилов в пределах Евразии. На изучении этого вопроса особенно отрицательно отразилась недооценка флористами эдафической среды, с которой связано существование степной растительности. Даже там, где явно бросается в глаза кальцевый субстрат, на котором растут кальцефилы, исследователи в большинстве случаев ограничиваются тем, что определяют этот субстрат как каменистый. Еще Г. И. Танфильев (1953, стр. 258) в свое время писал по этому поводу: «Часто употребляемый ботаниками термин „каменистая почва“ без обозначения состава породы вызывает только недоразумения, почему этот термин следовало бы оставить. Известняки и гранит, дающие оба каменистую почву, питают совершенно различную флору».

Одним из многих примеров анализа флоры с явной недооценкой субстрата, на котором она произрастает, может быть работа М. Н. Карнаева (1945) «Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии». В этой очень интересной работе следовало бы обратить особенное внимание на связь степных растений с почвенными условиями хотя бы потому, что этот изолированный степной район, расположенный среди тайги, является изолированным районом лёссовидных отложений, богатых карбонатами кальция. К сожалению, в этой работе систематически повторяются такие указания: «растения скал, каменисто-щебневатых склонов и хрящевато-скелетных почв».

Недооценке эдафических особенностей степных растений способствовала поверхностная характеристика почв, которая имеет место при различных маршрутных исследованиях флоры и растительности и которая внесла очень много путаницы в эдафическую характеристику степных растений.

Многие степные растения совершенно необоснованно считаются индифферентными или универсальными по отношению к почвенным условиям. Такому пониманию эдафической природы степных растений способствовало, в частности, то обстоятельство, что в пределах некоторых рек, например Десны, Сейма, Тихой и Быстрой Сосны, Осетра, Оки, прорезывающих карбонатные породы, встречаются на песках колонии степняков-кальцефилов, которые в таком случае как будто не связаны с наличием в почве карбонатов кальция. В действительности степные кальцефилы (не псаммофилы) растут на песках только в том случае, когда почвенные воды этих песков содержат в себе соли карбонатов кальция. В подобных случаях следует руководствоваться указанием А. П. Шенникова (1950, стр. 224): «Источником ошибочных заключений может быть и трудность правильной оценки известковости почвы. . . Наблюдая кальцефил на почве, почти лишенной CaCO_3 , можно заключить, что мнение о приуроченности его к известковым почвам ошибочно. А между тем этот кальцефил растет за счет ионов Са в поглощенном комплексе».

Выяснение действительной экологической природы того или иного вида растения — это для ботаника-географа вопрос первостепенной важности, так как недооценка глубоких связей растительного организма со свойственными ему условиями существования неизбежно приводит исследователей к грубым ошибкам, к неправильным выводам. Приведем такой пример. Изучая историю флоры и растительности Средне-Русской возвышенности, некоторые авторы, если не большинство, распространение отдельных видов растений на этой территории пытаются в первую очередь объяснить историческими причинами, не учитывая экологических особенностей изучаемой группы растений. Например, А. Р. Мешков (1953) пишет, что «область Днепровской низменности значительно богаче средневропейскими видами, чем Средне-Русская возвышенность. Так, на р. Десне встречаются *Avena strigosa* Schreb., *Corynephorus canescens* P. B., *Carex aquatilis* Wahlb., *Orchis sambucina* L., *Sanicula europaea* L., *Swertia perennis* L., *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlb., не отмеченные до сего времени на Средне-Русской возвышенности и тем более восточнее. Все это свидетельствует о послеледниковой миграции большинства средневропейских видов нашей флоры, в противном случае трудно объяснить богатство Днепровской низменности, которая была под льдом Днепровского ледника, видами этой группы».

В действительности ледники в данном случае не определяют собой характера распространения этих видов растений в пределах европейской

части СССР. Указанный автор допускает здесь ошибку. Он не принимает во внимание современной экологической природы приведенных растений, которая не позволяет им в настоящее время проникнуть из Днепровской низменности на Средне-Русскую возвышенность и тем более восточнее. Было бы неестественным и непонятным, если бы приведенные автором растения в одинаковой мере были распространены в этих экологически различных районах.

При изучении истории растительности не только нельзя игнорировать современные закономерности географического распространения растений, обусловленные их экологической природой, а наоборот, выяснение экологических особенностей этих растений должно быть положено в основу изучения подобного рода вопросов.

Если не придавать должного значения связи растения со свойственным ему субстратом, особенно легко допустить ошибку при изучении кальцефильных растений, распространение которых в большой степени определяется характером распространения самого кальцевого субстрата, с которым связано существование растений-кальцефилов. Например М. Г. Попов (1949, стр. 140) в своей работе приводит ареал истода сибирского (*Polygala sibirica* L.). Это растение распространено в Японии, Китае, Монгольской Народной Республике, Сибири. На запад оно доходит до р. Волги. Потом, по утверждению этого автора, «после огромного перерыва попадает на Подольи и в Южных Карпатах». Этот разрыв ареала истода сибирского М. Г. Попов считает плейстоценовым, вызванным процессами оледенения. В действительности здесь никакого плейстоценового разрыва ареала в распространении истода сибирского в европейской части СССР мы не имеем. Дело в том, что это растение — облигатный кальцефил. По этим причинам диффузное распространение в пределах европейской части СССР истода сибирского определяется диффузным размещением на этой территории кальцевого субстрата, с которым связано существование данного растения. Мы собирали истод сибирский на известняковых склонах р. Осетра, где это растение весьма распространено. Встречается оно, иногда обильно, и в других точках Средне-Русской возвышенности, богатых карбонатами кальция (Маевский, 1954). По этим же карбонатным местам, главным образом по известняковым обнажениям и склонам, это растение проникло на Подолью и Южные Карпаты.

Аналогичное распространение в пределах европейской части СССР имеет и другой кальцефил — овсец пустынный (*Helictotrichon desertorum* Pilger), который также приводится автором как пример плейстоценовой дизъюнкции.

Совершенно понятно, что специфика распространения этих растений в пределах европейской части СССР не может быть примером ни плейстоценовой дизъюнкции, ни примером для тех выводов, которые делаются из этих дизъюнкций.

Внимательное изучение распространения отдельных видов растений-кальцефилов, проведенное нами в пределах Средне-Русской возвышенности (Сакало, 1955), дает основание утверждать, что, кроме дизъюнкций, которые вызываются историческими причинами, в природе весьма распространены экологические дизъюнкции с гнатурсами самых разнообразнейших размеров. Эти экологические дизъюнкции особенно характерны для растений с узкой экологической специализацией. В частности, такие дизъюнкции типичны для стенных кальцефилов.

Таким образом, изучая ареал любого растения, мы всегда должны иметь в виду, что экологическая среда строго ограничивает распростра-

нение растения в пространстве, о чем, к сожалению, очень часто забывают. В природе не существует такого растения, которое имело бы сплошной ареал в полном смысле этого слова. Ареал каждого растения по этим же экологическим причинам сетчатый, диффузный, в такой степени прорванный, что само понятие «сплошной ареал» без соответствующих оговорок не отвечает действительности. Оно лишь затушевывает узкое приспособление любого растения к экологическим условиям, которое имеется в природе и которое определяет собой его диффузное распространение в пределах его ареала.

По этим соображениям мы считаем, что при изучении истории растительности или отдельных видов растений не следует пользоваться таким понятием, как географический элемент флоры, так как объединение видов растений по территориальному признаку приводит к тому, что в таких группировках теряется экологическая специфика вида.

Если исходить из того положения, что формирование степной кальцефильной растительности происходило в геохимическом ландшафте, в котором типоморфным элементом был кальций, в таком случае необходимо в первую очередь произвести эколого-генетический анализ этой растительности, выяснить по этому признаку экологическую общность компонентов данного фитоценоза, которая вырабатывалась в процессе эволюции на фоне кальциевого геохимического ландшафта.

Предлагаемый нами эколого-генетический анализ флоры и растительности исходит из того положения, что конвергентные явления, наблюдаемые в области физиологии степных растений (например, по отношению к кальцию), возникли в конце концов в результате приспособления их к определенным условиям существования. Поэтому, очевидно, при изучении истории растительности мы должны в первую очередь ориентироваться на те экологические условия, которые сыграли решающую роль в формировании данного фитоценоза.

На основании этих экологических данных следует строго разграничивать кальцефильные, галофильные и псаммофильные степи, рассматривая их как аналогичные образования, имеющие каждая в отдельности в какой-то степени свою обособленную историю развития. С этих же позиций необходимо рассматривать и конвергентные явления, наблюдаемые в настоящее время среди растений указанных степей. В свою очередь по эколого-генетическому признаку необходимо объединить кальцефилы-эрозофилы, кальцефильные растения петрофильных степей и кальцефильные степные растения лёссовых равнин в один эколого-генетический ряд, в основе которого лежит кальцефильная природа его компонентов.

Конечно, было бы неправильно при изучении степной растительности ориентироваться только на кальцефильность степных растений. В формировании степной флоры важную роль сыграли в целом гидротермоэдафические фитоградиенты. К тому же в условиях геохимического ландшафта, в котором типоморфным элементом является кальций, формировались и другие типы растительности. Поэтому при определении эколого-генетического элемента флоры, конечно, должны учитываться более или менее все факторы, сыгравшие роль в формировании того или иного фитоценоза или в целом биогеоценоза. Но так как в распространении степных растений в пределах Евразии ведущая роль принадлежит все же кальциевому субстрату, о чем свидетельствует, например, распространение степных растений-кальцефилов на известняках, мелах и карбонатных почвах за пределами степной зоны, то эта связь степной растительности с кальциевым субстратом несомненно должна быть использована как руководящая

нить при решении такой сложной проблемы, как происхождение степной флоры и растительности.

Для примера предлагаемого нами эколого-генетического анализа степных растений возьмем осоку низкую (*Carex humilis* Leyss.). Многие авторы считают, что это растение играло значительную роль в формировании первичных степей Средне-Русской возвышенности, выступая в роли доминанта. Осоку низкую рассматривают как светлюбивое ксероморфное растение. Но для полной экологической характеристики этой осоки и для выяснения истории ее формирования этих данных совершенно недостаточно. Никто не обратил внимания на тот факт, что осока низкая — типичный кальцефил. Кальцевый субстрат, как и интенсивное освещение, для этого растения были ведущими, профилирующими, постоянно действующими экологическими факторами. Приспособление осоки низкой к кальцевому субстрату наложило такой глубокий отпечаток, что оно и сейчас определяет собой характер распространения этого растения в пределах Евразии. Начиная с самых восточных районов дизъюнктивного евразийского ареала этой осоки (Западный Алтай) и кончая самыми западными европейскими районами, это растение растет только на субстрате, обогащенном карбонатами кальция. В Кузнецкой лесостепи осока низкая покрывает «плотным дерном редколесные и безлесные лбы с известково-каменистым субстратом» (Клеопов, 1941). В Западном Алтае «обращенные к солнцу известковые и сланцевые склоны в системе р. Катунь покрыты на больших площадях желтовато-зеленым дерном осоки низкой» (Клеопов, 1941). В европейской части СССР осока низкая весьма распространена в районе Средне-Русской возвышенности, особенно в западной ее части, где она произрастает также на кальцевом субстрате. В Крыму и на Кавказе *Carex humilis* s. l. произрастает на почвах и горных породах, обогащенных карбонатами кальция; в чешских горах в лесной зоне Западных Карпат она растет также на известняках и доломитах (Klika, 1936).

Таким образом, осока низкая вне всякого сомнения принадлежит к эколого-генетическим элементам флоры, существование которых связано с кальцевым геохимическим ландшафтом.

Если это растение рассматривать только как некий географический элемент флоры, оторвав его от свойственного ему субстрата, то при таких обстоятельствах, конечно, ничего вразумительного нельзя сказать о его истории. Совершенно в другом свете мы можем представить себе историю осоки низкой, связывая ее существование с определенным геохимическим ландшафтом. Больше того, при таком подходе к этому растению, учитывая ведущую его роль в первичных степях, мы имеем основание говорить о центрах формирования азиатской первичной кальцефильной флоры.

В пределах Евразии к ряду *Polycamptorhachis* V. Krecz. принадлежат три викарирующих вида горностепных кальцефильных осок: осока ланцетная (*Carex lanceolata* Boott), осока ложноланцетная (*C. pseudo-lanceolata* V. Krecz.) и осока низкая (*C. humilis* Leyss.). Исходя из современных ареалов этих видов осок, можно утверждать, что одним из таких регионов формирования первичной кальцефильной степной флоры может быть Восточноазиатский регион, связанный с группой горных степных кальцефилов в пределах ареала горной степной кальцефильной осоки ланцетной, охватывающий в целом Даурско-Монгольский и Центрально-якутский эколого-генетические центры с дизъюнкциями и викариями видами в меридиональном направлении Даурия—Якутия. Эти рефугиумы первичной горной степной кальцефильной флоры и в настоящее время

имеют свои особенности: здесь отсутствуют степные эфемеры и эфемероиды, перистые ковыли, бородачевые группировки, имеются своеобразные кустарниковые степные группировки и т. д. Этот регион имеет свойственных только ему около 120 видов степных кальцефилов. В Даурии вместо осоки ланцетной, типичной для Якутии и Монголии, распространен горностепной викарный, эндемический вид — осока ложноланцетная.

Второй Западноевразийский эколого-генетический регион формирования степной кальцефильной флоры с широтными дизъюнкциями и широтным замещением видов связан с ареалом осоки низкой, которая является викарным видом осоки ложноланцетной. Этот регион также имеет свои флористические особенности.

Таким образом, викарирующие виды горной степной кальцефильной осоки, принадлежащие одному геохимическому ландшафту, мы можем использовать как своеобразные индикаторы, позволяющие нам уяснить историю кальциевых геохимических ландшафтов Евразии и историю их растительности. Мы в данном случае не касаемся этого вопроса в подробностях, так как это особая тема нашей работы, мы приводим лишь пример, показывающий, что установление эколого-генетического элемента флоры дает возможность изучить историю растительности с более объективных позиций, так как в этом случае растение связывается с геохимическим ландшафтом, влияние которого на растительный организм бесспорно.

Можно привести много примеров, когда исследователи, недооценивая роли субстрата в формировании степной растительности, неизбежно приходят к неправильным выводам. Например, чехословацкие степи, распространенные на карбонатных склонах, Клика (Klika, 1929, 1936) и А. П. Ильинский (1937) считают антропогенными образованиями. Учитывая большое флористическое и физиономическое сходство среднечешских и русских степей, А. П. Ильинский пишет: «Все это позволяет утверждать, что здесь мы имеем дело с фрагментами растительности, мигрировавшей в ксеротермическую фазу с востока на запад не в виде отдельных видов, а целыми фитоценозами. Однако последние могли удержаться только по склонам. Здесь они нашли себе союзника в лице человека, выжиганием, рубкой и выпасом поддерживающим эти склоны в безлесном состоянии» (1937, стр. 375).

В действительности карбонатные склоны в районах Чехословакии — типичные станции для этих фитоценозов, вполне аналогичные таким же станциям степных растений Средне-Русской возвышенности. Эти аналогичные эдафические условия существования нашли свое отражение в общей структуре степных группировок и в тождественном видовом составе растений этих двух отдаленных районов степной растительности. Описанная из Чехословакии как новая форма *Stipa pennata* ssp. *puberula* Pod. et Suza оказалась вполне тождественной формой, описанной П. Смирновым под названием *S. Ioannis* f. *okensis* P. Smirn. Это растение, которое М. В. Клоков описал как новый вид *S. disjuncta* Klok., произрастает в Чехословакии на меловых склонах Придеснянского плато (Сакало, 1951) и на известняковых берегах р. Оки, объединяя, очевидно, все указанные места произрастания этого вида в один геоботанический район кальцефильной степной флоры.

Или другой пример. Венгерские пuszty, насыщенные главным образом псаммофильным элементом степной флоры, многие флористы связывают в один геоботанический район со степями европейской части СССР, что в корне противоречит экологической природе этих двух степных рай-

онов. Это случилось только потому, что была упущена из виду наиболее характерная особенность степной флоры европейской части СССР — ее кальцефильность.

Если в формировании степной кальцефильной растительности главную роль сыграл кальциевый геохимический ландшафт (конечно, в комплексе с другими соответствующими факторами), в чем мы твердо убеждены, то в таком случае возникает необходимость пересмотреть запово некоторые современные положения, касающиеся вопросов истории степной растительности.

Остановимся на некоторых из них.

1. Типичной особенностью степной кальцефильной флоры Евразии является то, что степные растения не выносят кислой реакции почв. Эта особенность степной растительности дает основание делать более или менее вероятные предположения об условиях формирования степных фитоценозов. Известно, что щелочные и нейтральные почвы преобладают в сухих и жарких климатах, а кислые почвы типичны для влажного и холодного климата. Известно также, что реакция почв зависит не только от климата. В большой степени реакция почв определяется почвообразующими породами. В частности, в создании щелочной реакции почв (не засоленных) главная роль принадлежит карбонатам кальция, создающим геохимический ландшафт, в котором типоморфным элементом является кальций. Такие ландшафты наиболее типичны для горных систем и их пенеппенов. Из всего этого надо сделать следующий вывод. Утверждение М. Г. Попова (1941, 1948) о том, что степная флора Евразии сформировалась в плиоцен-плейстоценовый период из бореальной флоры, не отвечает экологической природе степных кальцефилов и поэтому, очевидно, не может считаться правильным и подлежит пересмотру. В этом случае микротермность степных кальцефилов следует объяснять не тем, что эти растения бореальны по происхождению, а тем, что они формировались в условиях горного климата, где температурные условия особенно динамичны и с широкой амплитудой колебания.

2. Исходя из кальцефильной природы степных растений, мы имеем основание утверждать, что на Средне-Русской возвышенности еще в третичном периоде произрастали петрокальцефилы на примитивных каменистых известняковых и меловых почвах. Эти почвы, очевидно, были в какой-то степени аналогичны современным почвам на мелах, которые местное население называет «попелюхами». В этот период, нужно полагать, значительное распространение имели, в частности, кальцефилы-эрозиофилы, которые только частично сохранились в наше время как эндемические реликты. Эта своеобразная экологическая группа низинно-горных петрокальцефилов-эрозиофилов, к которой принадлежат, например, шиверекия подольская (*Schivereckia podolica* s. l.), проломник Козо-Полянского (*Andrasace Koso-Poljanskii* Ovcz.) и вообще меловые реликты, не сошла на лёссовые равнины, а осталась на своих более или менее первичных стадиях. Эти растения, очевидно, нет оснований относить к «сниженным альпийцам», а пропикновение их на Средне-Русскую возвышенность связывать с наступлением ледников. Эти растения следует рассматривать как третичные реликты кальцефильной флоры Средне-Русской возвышенности.

3. Следует обратить внимание на тот факт, что современное представление о так называемых «меригляциальных степях» упрощает проблему происхождения и формирования степной растительности, оно прежде всего игнорирует кальцефильную природу этих степей и то, что формирование первичной степной кальцефильной растительности в третичном

периоде происходило главным образом в условиях горных систем или их пенеппенов.¹

О связях степной кальцефильной флоры с горными системами свидетельствует много фактов. Например, в горах Тянь-Шаня отмечена альпийская растительность в поясе степей. В свою очередь степные растения проникают высоко в горы к альпийскому поясу, образуя так называемые криофильные горные степи. Такого рода обмен между степной и альпийской растительностью в какой-то мере указывает на природу первичной горной петро-кальцефильной степной флоры. Г. В. Микешин (1948) отмечает наличие «сниженных альпийцев» в восточном и центральном Каратау. Размещены они в пределах пояса ковыльно-типчаковых степей на высоте 1200—1400 м над ур. м. Эти «сниженные альпийцы» изолированы от альпийской растительности Таласского Алатау, которая находится в альпийском поясе на высоте 2200—3500 м над ур. м. Этот автор пишет: «Приуроченность этих растений к среднему поясу Каратау, оторванного от альпийской области Западного Тянь-Шаня, не может быть понята в аспекте современных эколого-географических соотношений: «сниженные альпийцы» дисгармонизируют со всем составом растительного покрова и климатическим режимом пустынно-степных поднятий Каратау. . . нужно полагать, что места произрастания «сниженных альпийцев» представляют собой сохранившиеся до наших дней фрагменты альпийского пояса.

Очень интересным в данном случае следует считать сожительство некоторых высокогорных видов с типичными степняками. Так, с *Festuca sulcata* Hack. и *Koeleria gracilis* Pers. в ряде случаев ассоциируют *Artemisia rhodantha* Rupr., *Nepeta Mariae* Rgl., *Gypsophila cephalotes* Schrenk, *Inula rhizocephala* и, что особенно оригинально, *Primula algida* Adams.

Данные Г. В. Микешина дают конкретный материал о вертикальной нисходящей миграции горных фитоценозов. Нужно полагать, что такое перемещение растительности горных поясов в плювиальные периоды и нижние пояса было значительно более выраженным и привело к перемещению горной степной петро-кальцефильной флоры сначала в районы предгорья, а потом и на дилuviальные равнины, насыщенные карбонатами кальция.

О связи кальцефильной степной растительности с горными системами свидетельствует также характер распространения «горных ксерофитов». Например, в горных степях района Хакассии, высота которых над уровнем моря не превышает 500—800 м, распространены такие горные кальцефилы, как володушка многожилковая (*Bupleurum multinerve* DC.), проломник мохнатый (*Androsace villosa* s. l.), шлемник альпийский (*Scutellaria alpina* s. l.), астра алтайская (*Aster altaicum* Willd.), желтушник алтайский (*Erysimum altaicum* C. A. M.). Распространены также горно-алтайские и аркто-альпийские растения: кобрезия волосистая (*Cobresia capillifolia* C. B. Clarke), кобрезия шенусовидная (*C. schoenoides* Steud.), звездчатка каменная (*Stellaria petraea* Bge.), дриада восьмилепестная (*Dryas octopetala* L.).

¹ В последнее время к этим мыслям склонился А. А. Гроссгейм (1948, стр. 86). Он высказал следующее положение: «Южнорусские и нагорнокавказские (нагорно-малонагорные) степи являются в настоящее время оторванными друг от друга частями некогда бывшего единого степного массива. Развитие такого массива было, по-видимому, приурочено ко времени пенеппенизации Кавказа, совпадающим с более или менее ксерическими условиями». Но этот автор формирование степной флоры не связывал со специфическими для нее эдафическими условиями.

Все эти горные ксерофиты вместе с горно-альпийскими и аркто-альпийскими растениями растут на известняковых склонах Хакасии всего на высоте 700 м над ур. м., тогда как в первичных местообитаниях в альпийской зоне Алтая и Саян эти растения находятся на высоте 2000 м над ур. м. Аналогичные по своей природе горные ксерофиты мы наблюдаем также на Средне-Русской возвышенности, где они произрастают на кальцевом субстрате. Такая примесь горных растений, причем типичных кальцефилов, к степным группировкам — вообще распространенное явление характерное, например, для южного Алтая (Баранов, 1926), Забайкалья (Павлов, 1929), Монгольской Народной Республики (Крашенинников, 1926) и других районов Средней Азии и Восточной Сибири. В свою очередь типчаковые степи поднимаются в субальпийские и альпийские пояса «образуя там своеобразные криофильные степные ценозы», наблюдавшиеся, например, Н. И. Рубцовым (1954, 1956).

О связи степной кальцефильной флоры с горными системами свидетельствует также распространение этой флоры в пределах Южного Урала, Мугоджар и складчатой страны Казахстана. Степная кальцефильная флора (псаммофильная здесь не принимается во внимание) этих пенеппленизированных территорий строго связывается с поднятым рельефом. Такими поднятыми территориями степная растительность языками проникает по Мугоджарам, Улу-Тау и по Каркаралинским высотам в зону пустыни (Лавренко, 1938).

Таким образом, учитывая горную кальцефильную природу первичной степной флоры, мы должны прийти к выводу, что низменности, например европейской части СССР (Окско-Донская, Днепровская, Причерноморская и др.), могли заселяться этой растительностью на протяжении плейстоцена только после соответствующей ее трансформации и при условии изменения субстрата этих равнин. В частности, Причерноморская и Днепровская низменности со времени их освобождения из-под вод моря должны были пройти длительную стадию дегалофитизации, а также стадию насыщения данной территории карбонатами кальция. Только после этого возможен переход низинно-горных кальцефильных степных растений на эти равнины. Поэтому было бы большой ошибкой игнорировать первоочередные профилирующие экологические особенности указанной флоры, связывая ее существование в плейстоцене только с климатом «перигляциальной области».

Существование степей в плейстоцене необходимо связывать в первую очередь со специфическими для этой флоры стадиями. Такими стадиями были, в частности, пенеппленизированные поднятия, обогащенные карбонатами кальция. Эти поднятия (Средне-Русская возвышенность, Донецкий кряж, Приволжская возвышенность, Южный Урал, Мугоджары, Казахская складчатая страна и др.) в течение плейстоцена в той или иной степени сохранили первичную кальцефильную степную флору. Отсюда, очевидно, в период образования лёсса и других отложений, обогащенных карбонатами кальция, кальцефильная флора распространилась и на лёссовые равнины. Учитывая эдафическую особенность рассматриваемой флоры, мы можем утверждать, что такой путь ее исторического развития наиболее вероятен. Полесская низменность не имела на протяжении плейстоцена кальцефильной степной растительности, как не имеет ее и сейчас, не потому, что этому не способствовал или не способствует современный климат, а потому, что субстрат данной низменности не отвечает экологической природе степных кальцефилов.

4. Признание кальцефильной природы степных растений несомненно конкретизирует наши позиции в изучении вопроса происхождения степей.

ной растительности. Учитывая эдафические особенности этой флоры, можно говорить о двух путях ее формирования. Ее исходными формами могли быть различные растения равнин, возможно, недостаточно специализированные галофиты. В результате эпейрогенических процессов могло произойти освобождение субстрата данных равнин от подвижных солей (хлоратов и сульфатов). Со временем на этих возвышенных территориях господствующее положение заняли карбонаты кальция, сыгравшие решающую роль в формировании кальцефильной флоры. Или же, что более вероятно, исходными формами современной степной флоры были кальцефилы, формирование которых происходило вообще в условиях горных систем. При этом следует иметь в виду, что геохимический ландшафт, в котором кальций выступает как типоморфный элемент, наиболее типичен для горных сооружений, наиболее древний и, очевидно, первичен в смысле формирования кальцефильной растительности. Не исключена возможность, что формирование степной кальцефильной растительности происходило независимо двумя указанными путями. Для нас в данном случае важно то, что в разрешении проблемы происхождения степной растительности руководящим критерием должна быть кальцефильная природа этой растительности. А. А. Гроссгейм (1948, стр. 86), выдвигая гипотезу о параллельном развитии русских равнинных и нагорнокавказских степей, пишет, что «и она, эта гипотеза, не может ответить на основной вопрос — чем вызвано поразительное флористическое сходство южнорусских и нагорнокавказских степей?».

Действительно, если оторвать степные растения от свойственного им субстрата, мы не сможем дать более или менее удовлетворительного ответа на поставленный вопрос. Но если мы будем исходить из эдафических особенностей этой флоры, флористическое и физиономическое сходство русских равнинных и нагорнокавказских степей в таком случае можно объяснить сходством геохимического ландшафта, в котором формировалась эта растительность. Кальциевый субстрат наложил такой глубокий отпечаток на степную флору, что он и в настоящее время определяет собой сближение степной растительности даже таких районов, которые существенно отличаются в настоящее время всеми другими условиями произрастания, как приведенные равнинные русские и нагорнокавказские степи.

Если рассматривать влияние геохимического ландшафта на степную растительность во времени, мы прежде всего должны прийти к выводу, что влияние в третичном периоде на степную растительность горных пород определенного химического состава было особенно существенным, так как коллоидальные почвы типа черноземных с уравновешенным почвенным раствором, типичные для степных почв квартала, в третичном периоде, нужно полагать, были как исключение или, может быть, совсем не имели места. Во всяком случае формирование степной растительности несомненно началось на скелетных, каменистых известняковых и меловых почвах, на которых влияние на растение отдельных химических элементов горной породы, и частности кальция, было исключительно сильным. Только отсюда берет начало та удивительная связь степных растений с кальциевым субстратом, которая не потеряла своего значения для этих растений и в настоящее время. Отсюда же берет начало связь черноземных почв с карбонатами кальция. «Ближайшие продукты выветривания мела и известняков — пишет В. В. Докучаев, — являются материнскими породами, наиболее пригодными для образования тучного чернозема» (1952, стр. 383—388).

Если рассматривать влияние кальция на степные растения в историческом аспекте, то мы должны прийти к выводу, что в связи с понижением

линии вскипания карбонатов кальция в степных почвах влияние его на степные растения постепенно ослабевает. В силу этих обстоятельств некоторые облигатные кальцефилы могли стать факультативными, а в некоторых случаях кальцефильная природа степного растения может быть в такой степени завуалированной, что выяснить ее возможно только экспериментальным путем и то, может быть, не всегда. Некоторые растения, оставаясь кальцефилами, мобилизуют кальций корневой системой из иллювиального горизонта в элювиальный, разрешая таким образом вопрос обеспечения их необходимым количеством кальция. Все эти разнообразные случаи отношения растений к кальциевому субстрату создают, конечно, определенные трудности в изучении эдафической природы степных растений, но если бы ботаническая наука не увлеклась миграционными теориями, а занялась тщательным изучением биологических особенностей, следуя примеру Г. И. Тауфилева, многие вопросы истории этой растительности были бы уже разрешены.

Что касается связи растения с определенными почвами и взаимного влияния растения на субстрат и субстрата на растения, то существует по этому вопросу многочисленная литература. Многие растения в такой мере связаны с определенным химическим составом субстрата, что их используют как индикаторы, позволяющие определить литологический состав горных пород. Существуют пространные списки растений: кальцефилов, псаммофилов, галофилов и т. д., но, к сожалению, и до сего времени из этих данных не сделаны соответствующие обобщающие выводы.

В этой статье мы остановились на некоторых вопросах с излишней подробностью, чтобы показать, что подход с эдафических позиций к разрешению такой сложной проблемы, как происхождение степной растительности, действительно заслуживает внимания и самого тщательного изучения. Нам кажется несомненным тот факт, что формирование кальцефильной степной растительности Евразии связано только с геохимическим ландшафтом, в котором типоморфным элементом выступает кальций.

В заключение мы считаем необходимым выяснить — с каких исходных позиций следует рассматривать происхождение и формирование степной растительности Евразии.

Суммируя все ранее нами сказанное, мы должны прежде всего отметить, что развитие степной растительности и ее распространение в пределах Евразии строго определяются соответствующими гидротермоэдафическими градиентами, которые можно назвать просто фитоградиентами. Поэтому, очевидно, историю растительности следует изучать в теснейшей связи с геологическими событиями, рассматривать ее историю как историю развития определенного ландшафта, составной частью которого она является. Мы имеем разительный пример, подтверждающий связь исторического развития растительности с геологическими событиями. Радикальные изменения органического мира на нашей планете со всеми вытекающими отсюда последствиями несомненно имеют теснейшую связь с важнейшими геологическими пертурбациями, в частности с каледонским, герцинским и ларамийским орогенезами. Эта связь, которая и до сего времени не нашла своего объяснения, убеждает нас в том, что фитоградиенты, направляющие эволюционное развитие растительного мира, формируются главным образом под влиянием геологических процессов. Поэтому, изучая историю той или иной флоры и растительности, необходимо соответственно с этим выяснить общую тенденцию ее развития, типичную для данного геологического периода и для

данной территории, исходя из тех геологических событий, которые имели в нем место.

Попытаемся представить себе историю растительности умеренной зоны Евразии в третичном периоде в связи с альпийским орогенезом, который, как и предыдущие орогенезы, в смысле влияния на ход развития растительности имел, конечно, решающее значение.

Как известно, палеоген Евразии характеризуется мощными трансгрессиями. В связи с этим климатические пояса Евразии в то время не были резко выражены. В них преобладал морской влажный климат. Этому способствовало не только широкое распространение водных бассейнов, но и отсутствие в середине материка крупных возвышенностей. Пустынный пояс палеогена с соленосными отложениями был весьма ограничен, известен только в Африке и Средней Азии, к тому же о его растительности почти нет никаких сведений. Таким образом, палеоген Евразии в общем характеризуется океаническими гидротермостафическими градиентами, под влиянием которых формировалась главным образом мезофильная древесная растительность.¹ В формировании этой растительности, в частности, играл большую роль океан Тетис.

Совсем иную картину мы наблюдаем в неогене. Альпийский орогенез коренным образом изменяет физико-географическую и климатическую обстановку Евразии. «Альпийская складчатость резко нарушила все прежние физико-географические условия. Прежде всего был уничтожен океан Тетис, это перманентноеместилище теплых вод, постоянно нагревавших северные материки и широко распространявших на них свое благотворное влияние. На месте Тетиса возникли горные хребты, поднявшие свои вершины в область вечных снегов и льдов. Второе, на что повлиял альпийский орогенез, — это уничтожение широких трансгрессий на платформах и превращение их в огромные массы суши. Наконец, последнее, что мы должны отметить, это нарушение той равнинности Азии, которая создавалась в начале мезозоя и продолжалась в той или иной форме до конца неогена. . . Подобного рода изменения в географических очертаниях и в рельефе суши, естественно, создали совершенно иную климатическую обстановку и иную ландшафт» (Мазарович, 1938, стр. 400).

Исчезновение Тетиса, изоляция юга от севера мощными горными сооружениями — все это, конечно, весьма существенно отразилось на климате Евразии. Исчезает прежде всего огромный водный бассейн Тетис, который питал мезофильную растительность умеренной зоны Евразии влагой и теплом. Горные сооружения отгородили теплые течения Индийского океана от северных регионов материка, которые и неогене не получают южного тепла и попадают под влияние климата Арктики. Исчезновение Тетиса и изменение циркуляции атмосферы, которое неизбежно при образовании мощных горных сооружений, привели к тому, что климат особенно Средней и Центральной Азии становится резко засушливым, континентальным.

Таким образом, растительный мир Евразии в неогене попадает в совершенно иные климатические условия по сравнению с палеогеном. Все сводится к тому, что в неогене усиленно развиваются в пределах Евразии внутриматериковые гидротермостафические фитоградиенты, градиенты, содействующие формированию травянистой растительности. Они постепенно вытесняют океанические. Этому в целом способствовали образо-

¹ Нужно полагать, что формирование древесной растительности во все времена истории Земли связано только с океаническими фитоградиентами.

вание огромных пространств суши (мощная регрессия) и процессы горообразования. В неогене в пределах умеренной зоны Евразии в связи с понижением температур создаются условия лишь для развития бореального океанического фитоградиента.

Особенно разнообразные условия существования создаются для палеогеновой флоры в горных условиях альпийского орогенеза Евразии. Наложение (инкумбация) новых эколого-климатических условий на растительность, охваченную горообразовательными процессами, неизбежно привело к интенсивным процессам адаптации, что нашло свое выражение в формировании различных экологических групп горных растений, свойственных каждому горному поясу, в усиленной ксерофилизации растительности котловин и впадин, окруженных горными цепями и т. д. Процесс интенсивного видообразования в горных системах Евразии, чрезмерное насыщение их видами, горный эндемизм — хорошо известные факты.

Что же произошло в неогене, в частности с мезофильной широколиственной листопадной лесной флорой умеренной зоны Евразии? С ней произошло то, что с океаном Тетис, который питал эту флору теплом и влагой. Исчезновение Тетиса, прогрессивное усыхание климата и усиление его континентальности привели к отмиранию широколиственной листопадной лесной флоры на значительной территории Евразии и к продвижению на юг лесов бореального океанического фитоградиента.

Где же сохранились мезофильные широколиственные листопадные леса Евразии? Они сохранились, конечно в обедненном составе, там, где сохранились условия, необходимые для их существования. В Европе эти леса сохранил Атлантический океан и Средиземное море, на Дальнем Востоке эту функцию выполнил тихоокеанский океанический фитоградиент, в районе Талыша — каспийский океанический фитоградиент и т. д.

От Южного Урала и до Дальнего Востока широколиственные леса под влиянием внутриматериковых фитоградиентов исчезли, так как на этой территории благотворное влияние Атлантического океана, Тихого океана и остатков Тетиса почти не имеет места.

Как можно в таком случае охарактеризовать направление эволюционного развития растительности и флоры умеренной зоны Евразии в неогене? Флора умеренной зоны Евразии в неогене, в отличие от палеогена, ввиду сложившихся геологических событий развивалась главным образом по линии принудительной ксерофилизации и криофилизации. В связи с этим неоген, особенно плиоцен, характеризуется в целом наступлением ксероморфной растительности на палеогеновую мезофильную растительность. Это общее направление развития флоры неогена, которое в той или иной мере продолжается и в четвертичном периоде, мы всегда должны иметь в виду, если не хотим потерять перспективу при рассмотрении любого вопроса, связанного с изучением истории этой растительности.

Взаимоотношения между океаническими и внутриматериковыми фитоградиентами в пределах Евразии очень сложны, к тому же запутаны влиянием вертикальной зональности. И несмотря на это, мы все же историю растительности Евразии в любом ее уголке должны изучать только с позиций взаимодействий и влияния на растительность этих двух фитоградиентов, океанического палеогенового и внутриматерикового неогенового, хотя последний мог иметь место и в палеогене или, может быть, еще раньше, но до неогена он не выступал как доминирующий. Об этом мы можем судить хотя бы потому, что палеоген Евразии был представлен главным образом древесной растительностью, формирование которой связано с океаническими фитоградиентами.

Сам ландшафт умеренной зоны Евразии (там, где были леса) также эволюционировал в этом направлении. Внедрение ксерофитной растительности в лесную мезофильную неизбежно привело к тому, что лесная зона на значительной территории должна была пройти стадию своеобразного лесостепного ландшафта. Эти взаимоотношения между мезофильной лесной и ксерофитной степной растительностью привели в конце концов к формированию степной и лесной зон горизонтальной проекции и между ними — лесостепной зоны. Там, где на формирование лесостепного ландшафта оказывала влияние вертикальная дифференциация территории, в этих местах, в пределах степной зоны, сохранился лесостепной ландшафт в виде островов, например, Крымский, Северокавказский южнее степной зоны, Донецкий и т. д.

Такое общее направление эволюционного развития флоры умеренной зоны Евразии — от мезофильной к ксерофитной — дает нам объяснение, почему процессы видообразования и неозандемизма характерны главным образом для ксероморфных растений и почему эти процессы ограничены среди мезофильных растений, в том числе и лесных, которые произрастают в условиях достаточной влажности и по этим причинам сохраняют свою палеогеновую экологическую природу более или менее неизменной.

Такое общее направление развития флоры умеренной зоны Евразии — от мезофильной палеогеновой к ксерофитизированной неогеновой, — конечно, не исключает того факта, что ксероморфная растительность Евразийского материка в отдельных его районах могла формироваться, как это указывается в литературе, начиная даже с мелового периода. Для нас в данном случае важно установить, что на тех территориях умеренной зоны Евразии, которые в палеогене были покрыты лесной растительностью, в неогене развивалась ксерофитная травяная растительность (конечно, не везде), указывая таким образом общее направление ее развития в течение третичного периода.

Это общее направление в развитии флоры Евразии в третичном периоде, вызванное неогеновыми событиями, маскируется в большой степени чрезмерной мозаичностью растительного покрова этого огромного по своим размерам материка. Дело в том, что на формирование растительности Евразии в отдельных ее районах, особенно в неогене, в период геологических пертурбаций сильное влияние оказывали различные био-геологические соотношения, вернее био-геологические диспропорции. Влияние этого фактора, в частности, сводится к следующему: чем большая диспропорция в интенсивности геологических процессов и наследственных возможностях растения приспособиться к этим внешним изменениям среды, тем беднее на этой территории видовой состав флоры.

Несоответствие между интенсивностью формирования неогеновых внутриматериковых фитоградиентов и наследственными возможностями адаптивной перестройки палеогеновой, океанической по своей природе, лесной флоры привело к ее редукции на значительной территории Евразии. Там, где эти диспропорции не выходили за рамки биологических возможностей этой флоры, происходила соответствующая неогеновая ее трансформация по линии ксероморфогенеза.

Резкими био-геологическими диспропорциями, очевидно, следует объяснить ограниченность видowego состава флоры пустынь Центральной Азии и потери ею связей с древними родами и семействами. Различными био-геологическими соотношениями можно, например, объяснить различия во флоре восточных и западных районов Тянь-Шаня и т. д.

Фактор био-геологических диспропорций играет большую роль в истории флор, и его нельзя ни в коем случае упускать из виду. Отношения биологической массы к геологическим событиям (к фитоградиентам) имеют свою кривую. При условии био-геологического соответствия которое всегда бывает приближенным, процессы видообразования сводятся к минимуму. По мере возрастания диспропорций соответственно возрастает процесс видообразования, что продолжается до тех пор, пока био-геологические диспропорции не выйдут за пределы биологических возможностей данной группы растений. Если это случилось происходит редукция флоры.

Динамика био-геологических соотношений во времени и в пространстве, вызванная, в частности, альпийским орогенезом, внесла большое разнообразие в мозаику растительного покрова Евразийского материка. Изучение растительности которого очень осложняется ничтожной фоссилизацией ксероморфных растений. Это обстоятельство и заставляет определять общее направление развития флоры третичного периода Евразии ссылкой только на геологические события.

Суммируя все сказанное по данному вопросу, мы должны прийти к следующим обобщающим выводам: а) последовательная смена био-геологических соотношений приводит к последовательной смене флор, как результату адаптивного их развития; б) революционные нарушения био-геологических соотношений, связанных, например, с орогенезами, неизбежно приводят к формированию новых и к относительно быстрому отмиранию старых флор; в) взаимосвязи биологического вещества с определенными условиями среды исключают широкие миграции флор, делают их невозможными, но способствуют проникновению как отдельных видов растений, так и целых фитоценозов в те районы, которые имеют сходные показатели био-геологических соотношений, особенно по профилирующему фактору.

Исходя из этих общих, изложенных нами явлений, определивших собой характер развития растительности умеренной зоны Евразии в третичном периоде, мы имеем все основания утверждать, что формирование степной кальцефильной растительности Евразии берет свое начало в неогене и связано непосредственно с территориями, охваченными альпийским орогенезом. Отсюда следует начинать изучение истории ее формирования и трансформации в пространстве и во времени в пределах степной зоны Евразии, что должно быть предметом дальнейшего исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е х и н В. В. (1950). География растений. Учгедгиз, М.
 Б а р а н о в В. И. (1926). Вертикальная зональность растительности в горах юго-восточного Алтая. Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Москве в январе 1926 г.
 В е р н а н д е р Н. В. (1951). Почвы УССР. Сельхозгиз, Киев.
 В и н о г р а д о в А. П. (1949). Биогеохимические провинции. Тр. Юбил. сессии, посвящ. столетию со дня рождения В. В. Докучаева, Изд. АН СССР, М.
 Г е р а с и м о в И. П., К. К. М а р к о в. (1939). Четвертичная геология. М.
 Г о л е н к и н М. И. (1892). Заметки о *Daphne Sophia*. Протокол Моск. общ. естествоиспыт., № 1—2.
 Г р о с с г е й м А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. Изд. Моск. общ. испыт. природы, М.
 Д о к у ч а е в В. В. (1952). Русский чернозем. Сельхозгиз, М.
 Д у б я н с к и й В. А. (1903). О характере растительности меловых обнажений. Изв. Бот. сада, т. III, вып. 7, С116.
 И л ь и н с к и й А. П. (1937). Растительность земного шара. Изд. АН СССР, М.
 К а р а в а е в М. Н. (1945). Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии. Бот. журн., вып. 2.

- Клеопов Ю. Д. (1941). Перигляциальные степи Европейской части СССР. Уч. зап. ХГУ, т. IV, кн. 22.
- Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. М.
- Крашенинников И. М. (1926). Физико-географические и почвенно-ботанические исследования в области бассейна р. Убер-Джаргалантэ и верховьев р. Ара-Джаргалантэ. Северная Монголия, т. I. Изд. АН СССР, Л.
- Курсанов А. Л. (1954). Значение изотопов и других новейших методов исследований в биологии для решения вопросов сельского хозяйства. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.
- Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распределения растений. В кн.: Растительность СССР, т. I. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Литвинов Д. И. (1891). Геоботанические заметки по флоре Европейской России. Bull. Soc. Natur. Moscou, t. 14, fasc. 3.
- Литвинов Д. И. (1927). О некоторых ботанико-географических соотношениях в нашей флоре. Л.
- Масвский П. Ф. (1954). Флора средней полосы Европейской части СССР. Сельхозгиз, М.
- Мазарович А. Н. (1938). Историческая геология. Гос. н.-техн. изд., М.—Л.
- Мешков А. Р. (1953). Очерк истории флоры и растительности Черноземного центра. Изв. Воронежск. пед. инст., т. XIII, вып. 1.
- Микешин Г. В. (1948). К динамике высотных растительных поясов Западного Тянь-Шаня. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. 3.
- Павлов Н. В. (1929). Введение в растительный покров Хангайской горной страны. Изд. АН СССР, Л.
- Перельман А. И. (1954). Природные ландшафты Европейской части СССР и их геохимические особенности. Природа, № 3.
- Полынов Б. Б. (1946). Геохимические ландшафты. Сб. «Вопр. минералогии, геохимии и петрографии», Изд. АН СССР, М.
- Попов М. Г. (1941). Географо-генетические элементы флоры Алма-Атинского заповедника. Растительность Казахстана, т. II.
- Попов М. Г. (1948). Род *Erigeron* в горах Средней Азии. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, вып. 7.
- Попов М. Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. Изд. Моск. общ. испыт. природы, М.
- Попов М. Г. (1953). О взаимоотношении леса (тайги) и степи в Средней Сибири. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., т. VIII, вып. 6.
- Рубцов Н. И. (1954). Степи северного Тянь-Шаня. Изв. АН Каз. ССР, вып. 7.
- Рубцов Н. И. (1956). Флора северного Тянь-Шаня и ее географические связи. Бот. журн., № 1.
- Сакало Д. I. (1951). Фрагменти лукових степів у районі Придніпрянського плато. Бот. журн. АН УРСР, № 4.
- Сакало Д. I. (1955). Про кальцифілію природу степової флори Європейської частини СРСР. Бот. журн. АН УРСР, № 2.
- Сакало Д. I. (1957). Деякі зауваження до вивчення історії степів Європейської частини СРСР. Укр. бот. журн. АН УРСР, № 2.
- Суслев С. П. (1947). Физическая география СССР. Учпедгиз, М.
- Талшев В. И. (1904, 1905). Растительность меловых обнажений Южной России. Тр. Харьк. общ. испыт. природы, ч. 1, т. 39, вып. 1; ч. 2, т. 40, вып. 1.
- Танфильев Г. И. (1953). Географические работы. Географгиз, М.
- Шенников А. П. (1950). Экология растений. Изд. «Советская наука».
- Klika J. (1929). Ein Beitrag zur geobotanischen Durchforschung des Steppengebietes in Böhmischen Mittelgebirge. Beih. z. Bot. Centralbl., 45.
- Klika J. (1936). Studien über die xerotherme Vegetation Mitteleuropas IV. Erläuterung zur vegetationskundlichen Karte des Lovos (Lobosch), B. B. C., B. LIV, H. 3.