

58

Ж.Б86

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIX

4

ИЮЛЬ — АВГУСТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1954

ЛЕНИНГРАД

С. С. Харкевич

РОЛЬ ЧЕТВЕРТИЧНОГО ЭПЕЙРОГЕНЕЗА В ФОРМИРОВАНИИ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ БОЛЬШОГО КАВКАЗА

(Получено 12 I 1953)

Кавказ может служить, как известно, типичным примером, иллюстрирующим флористическое богатство горных стран. Из приводимых Б. К. Шишкиным (1948) для всего Советского Союза 16—17 тысяч видов высших споровых и семенных растений, на Кавказе, согласно последней флористической сводке А. А. Гроссгейма (1949), встречается 6085 видов. На Кавказе обитает, таким образом, более 1/3 видового состава флоры СССР, в то время как по площади он занимает примерно 1/56 часть территории СССР. Около 26% всех видов кавказской флоры являются эндемиками, подавляющее большинство которых приурочено к основному орографическому звену Кавказа — Большому Кавказу.

Это флористическое богатство и своеобразие флоры Кавказа обусловлено большим разнообразием условий внешней среды, складывавшихся на Кавказе как в прошлые геологические эпохи, так и в настоящее время. Именно из этого надо исходить при объяснении флористического богатства Кавказа и гор вообще, решительно отбрасывая всякие попытки объяснить флористическое богатство гор явлениями полиплоидии, старением семян, появлением мутаций в результате отмирания надземных частей, влиянием особых излучений горных пород, миграцией новообразованных видов с равнин в горы и т. п. В связи с этим небезинтересно привести слова известного исследователя кавказской флоры, автора первой законченной „Флоры Кавказа“ на русском языке, В. И. Липского (1899), который писал: „Характерные черты кавказской флоры определяются прежде всего положением страны и ее устройством. Очень многие черты ее характера, особенно загадочные, могут быть выяснены из физического строения Кавказа“.

В формировании флоры и растительности современного Кавказа, а также в формировании флоры и растительности его основного звена — Б. Кавказа, немаловажная роль принадлежит его геологической истории, в частности горообразовательным процессам. Большинство геологов, занимавшихся исследованием Кавказа, пришло к выводу, что в позднеплиоценовое и четвертичное время Б. Кавказ испытывал крупное сводовое поднятие, продолжающееся и до настоящего времени (Архангельский и Страхов, 1938; Личков, 1945; Гатуев, 1947; С. С. Кузнецов, 1947; В. А. Гроссгейм, 1948; Муратов, 1949; Николаев, 1949; Герасимов, 1950; И. Г. Кузнецов, 1951, и др.).

Доказательству молодого возраста современного горного Кавказа и продолжающегося его развития в настоящее время много внимания уделил Л. А. Варданянц (1948). Он считает, в частности, что совре-

менный рельеф Кавказа был создан буквально на глазах человека. Движениями предбакинской орогенической фазы, совпавшей с началом мидея, был в основном прерван процесс пенепленизации Кавказа, после чего начался новый, продолжающийся и по настоящее время цикл расчленения Кавказа. Таким образом, четвертичный период на Кавказе, по Л. А. Варданянцу, был горнилом природы, а не периодом покоя.

А. Г. Долуханов (1946) считает, что наличие большого количества древних эндемичных форм в составе флоры Б. Кавказа не вяжется с точкой зрения на Главный хребет как на молодую горную систему. Но он не учитывает при этом, что на Кавказе могли быть более старые, денудированные в настоящее время хребты, которые могли снабдить Б. Кавказ некоторыми древними формами. Кроме того, в те отдаленные геологические эпохи в отдельных частях Б. Кавказа могли иметь место своеобразные условия, способствовавшие произрастанию некоторых древних высокогорных форм даже на сравнительно низких хребтах. Следует также учесть то обстоятельство, что некоторые растения, признаваемые в настоящее время древними, могут иметь более молодой возраст. Все это говорит о том, что наличие некоторых форм, считающихся в настоящее время древними, не может опровергнуть геологических данных о сравнительно молодом возрасте ряда высокогорных районов Б. Кавказа.

Большая роль сводового поднятия в образовании Б. Кавказа и направленность этого процесса не могли не отразиться, и притом самым сильным образом, на формировании его флоры и растительности. Интересно, что наряду с ботаниками к таким же выводам приходят и геологи. Так, В. А. Гроссгейм (1951), исходя из теории медленного сводового поднятия Б. Кавказа, подходит к объяснению происхождения нагорных ковыльных степей Дагестана. Эта идея находит себе подтверждение во взглядах А. А. Гроссгейма (1948) и Л. С. Берга (1949), считающих, что южнорусские и нагорно-малоазиатские степи, частью которых являются закавказские степи, были общими в период пенепленизации Кавказа, до его подъема. В результате же наступившего в дальнейшем сводового поднятия Б. Кавказа произошел разрыв этих степей на южнорусский и нагорно-малоазиатский массивы. Некоторые участки степей были вынесены при этом в высокогорную обстановку и при наличии более благоприятных условий сохранились там в сравнительно мало измененном виде до настоящего времени.

Среди советских ботаников большое внимание выяснению зависимости между происхождением флоры и растительности и вертикальными движениями земной коры уделяет В. Б. Сочава (1947а, 1947б; 1948, 1949, 1950). По В. Б. Сочава (1950), движения земной коры на протяжении всей истории жизни, несомненно, являлись существенным условием преобразования органического мира. Он считает, что наиболее существенным изменением растительного покрова Б. Кавказа под влиянием его новейших поднятий является регресс ксерофильной флоры.

Из этих же геологических позиций исходит также А. И. Толмачев (1947, 1948) при выяснении происхождения альпийских флор и ландшафтов. Он полагает, что образование наших гор осуществлялось с неогена. С этого же времени, по его мнению, ведет свое начало и высокогорная флора. Все высокогорные растения, по А. И. Толмачеву, сводятся к их невысокогорным прототипам (альпийские виды *Festuca*, *Leontopodium* и другие из нагорно-степных), а каждый высокогорный растительный ландшафт возник в результате преобразования предшествующего ему ландшафта по мере поднятия гор.

В растительном покрове Б. Кавказа имеются многочисленные доказательства того, что интенсивное горообразование сыграло большую роль в формировании его современного растительного покрова. Так, сосняки, распространенные в субальпийском поясе выше темнохвойных лесов, в верховьях рр. Белой, Киши, Уруштена и в других местах, являются реликтами более засушливого периода (Буш, 1915, 1936; Кожевников, 1940). Т. Б. Вернандер (1946) нашла следы смены сосновых лесов буковыми на г. Бештау. Многие исследователи отмечают также более широкое распространение степной растительности на Б. Кавказе в прошлом (Буш, 1936; Малеев, 1939б, 1940; Сочава, 1949). К таким же выводам приходят и почвоведы на основе находок погребенных степных почв под лесной растительностью (Захаров, 1940; Зонн, 1949). Эти исследователи чаще всего объясняли отмечаемые ими факты не с позиций теории сводового поднятия Б. Кавказа, а исходя из теории постепенного увлажнения климата в послеледниковое время. Но все приведенные факты получают новое освещение в связи с теорией сводового поднятия Б. Кавказа. Поднятие же Б. Кавказа до его современных гипсометрических показателей вело за собой, разумеется, увеличение его влажности и значительное смещение поясов.

В результате поднятия Б. Кавказа [без чего, по Н. И. Кузнецову (1909), на Кавказе господствовал бы сплошной степной покров] произошли крупные изменения во флоре и растительности. По В. Б. Сочава (1947б, 1949), на северо-западном Кавказе очень распространились буковые леса именно в результате поднятия Колхиды. Эта экспансия бука продолжается по настоящее время, многими исследователями отмечается, что бук вытесняет дуб. Но это — лишь одна сторона вопроса. В результате поднятия Б. Кавказа сильно распространились также темнохвойные леса. Это привело даже к разобщению сплошного в прошлом распространения бука. Сейчас бук произрастает на северо-западном Кавказе, в пределах от 700—800 до 1000—1300 м, а затем, уже в виде букового криволесья, встречается на высоте 1800—2350 м н. ур. м. Этот разрыв вызван вклинившимся позже, поясом темнохвойных лесов, которые на Кавказе, по всей вероятности, более позднего происхождения. Даже в настоящее время темнохвойные леса проявляют явную тенденцию к расширению занятой ими площади, главным образом за счет буковых лесов, которые в свою очередь, как уже отмечалось, вытесняют дубовые леса. О расширении в настоящее время площади распространения пихты, самшита и других влаголюбивых колхидских растений на северо-западном Кавказе сообщал также В. П. Малеев (1939а, 1948). А. А. Гроссгейм (1948) считает, что горные хвойные леса Кавказа появились в результате ледникового периода, т. е., другими словами, широкое распространение их приурочено к периоду наиболее интенсивного сводового поднятия Б. Кавказа.

Сохранение полосы вынесенных вверх буковых криволесий между темнохвойными лесами и субальпийскими лугами обусловлено не только складывающимися здесь благоприятными условиями (Малышев, 1948а, 1948б), но и способностью самого бука противостоять снежным наносам, лавинам и т. д. Сохранению здесь этих реликтовых группировок благоприятствует также богатый снежный покров, защищающий их зимой от сильных ветров и низких температур.

Значительные следы изменения растительного покрова в связи с горообразованием имеются также в современном растительном покрове Дагестана. По И. И. Тумаджанову (1939), Нагорный Дагестан был вынесен на значительную высоту вследствие мощного орогенеза, предшествовавшего вюрму. В результате этого в Нагорном Дагестане почти полностью погибли довюрмские леса, господствовавшие там до

начала орогенеза. Место этих лесов заняли сосновые леса, в составе которых в настоящее время имеются многочисленные реликты этих доюрмских лесов. Такими реликтами, по И. И. Тумаджанову, являются: *Salvia glutinosa*, *Polygonatum verticillatum*, *Impatiens noli-tangere*, *Geranium Robertianum*, *Asperula odorata*, *Aruncus vulgaris*, *Betula Raddeana*, *Corylus colurna*, *Acer platanoides*, *A. Trautvetteri*, *Azalea pontica*.

Значительные следы преобразования растительного покрова в результате интенсивного поднятия имеются также в составе современной высокогорной растительности Б. Кавказа. Именно таким путем произошли группировки с овсяницей пестрой, которые уже в высокогорьях подверглись некоторому олуговению (Ярошенко, 1940, 1942, 1950; А. А. Гроссгейм, 1948, и др.). П. Д. Ярошенко (1940) считает, что таким же путем преобразования соответствующих предгорных или даже степных форм и группировок произошли высокогорные группировки с *Sesleria phleoides*, *Zerna variegata*.

Е. В. Шифферс-Рафалович (1946) считает, что степи, вынесенные в Дагестане в высокогорные условия, изменялись в альпийские группировки. Именно таким путем могли произойти, по этому автору, высокогорные келерии, костер пестрый и др. Некоторые альпийцы, по Е. В. Шифферс, могли также образоваться из лесных форм путем ореофитизации. А. А. Гроссгейм (1948) связывает заросли субальпийских можжевельников с нагорно-ксерофильным типом. А. Л. Тахтаджян (1946) также подчеркивает крупную роль скальной и осыпной растительности лесного и степного поясов в формировании петрофильной альпийской растительности. В подтверждение этого он указывает на существующие систематические связи между альпийскими видами родов *Draba*, *Saxifraga*, *Minuartia*, *Sedum* и их лесными и степными исходными типами. Это преобразование шло главным образом в сторону криофилизации. Альпийская же хионофильная растительность образовалась, по А. Л. Тахтаджиану, за счет ранневесенней флоры открытых склонов лесного типа (*Ficaria ficarioides* от *F. verna*, *Merendera Raddeana* от *M. trigyna*, *Gagea glacialis* от *G. anisanthos* и *G. fistulosa* и др.). К тождественным выводам о происхождении субнivalной флоры Армении пришли также Г. А. Тонакян и С. Г. Наринян (1949).

В литературе имеется также много других высказываний о вероятном происхождении отдельных видов и других систематических единиц и ассоциаций растительности, свойственных высокогорьям Б. Кавказа, из равнинных или предгорных. Мы не имеем возможности привести исчерпывающий перечень сведений, поэтому ограничимся лишь некоторыми, на наш взгляд наиболее важными фактами. Так, еще Н. И. Кузнецов (1909) отмечал, что кавказский рододендрон произошел из лесного рододендрона, типа понтийского рододендрона, в самом конце третичного периода. Также из лесных видов произошли многие высокогорные виды родов *Primula*, *Gentiana*, *Androsace*, *Viola*, *Campanula*, *Heracleum* и др. Что касается альпийской флоры Дагестана, то Н. И. Кузнецов (1910) считал ее тесно связанной топографически и генетически с неальпийскими формами этой же страны. Замечания Н. И. Кузнецова очень ценны для нас, так как в них указано, на примерах конкретных родов высокогорной флоры Б. Кавказа, на существование тесной генетической связи между альпийской флорой и низкогорными флорами.

Е. Н. Синская (1933), развивая дальше мысли Н. И. Кузнецова, уделяет фитоценозам большую роль в процессе становления кавказского рододендрона и других видов. В частности, Е. Н. Синская считает, что в происхождении кавказского рододендрона, наряду с горообразованием, важную роль сыграло также вклинивание пояса пихтовых лесов,

которые окончательно разобщи́ли лесной понтийский рододендрон от его более позднего производного — рододендрона кавказского, широко распространенного в субальпийском поясе.

П. И. Мищенко (1911) указывал на возможность происхождения кавказских высокогорных рябчиков из ксерофильных южных видов. На многие факты наличия систематических связей высокогорных форм с формами из более низких поясов указывал также А. А. Гроссгейм (1936). П. Д. Ярошенко (1940) выводит, например, один из наиболее широко распространенных видов высокогорной флоры Б. Кавказа — костер пестрый — из костра прибрежного, широко распространенного в низменном и предгорном поясах Кавказа. Ан. А. Федоров (1940), на основании изучения генетических связей высокогорной флоры г. Капуджих, приходит к выводу, что альпийский низкорослый вид *Heracleum Schelkownikovii* — несомненно молодого происхождения. Он считает, что этот высокогорный вид произошел из более древнего лесного высокорослого вида *H. pastinacae-folium*. А. Л. Харадзе (1946) считает, что альпийский вид *Silene lacera* произошел от лесного *S. multifida*. На луго-степной основе зародились также высокогорные виды *Plantago* типа *P. saxatilis*, манжетки типа *Sericatae* Juz. и *Pseudosericatae* Juz. А. А. Колаковский (1947) также подчеркивает большое значение явлений ореофитизации в создании современной высокогорной флоры Кавказа. Это превращение шло, по А. А. Колаковскому, в основном за счет тургайской флоры, изменявшейся в сторону большей холодостойкости и светолюбия. Но А. А. Колаковский указывает, что кроме тургайской флоры процессу ореофитизации подвергались также некоторые формы полтавской флоры, так как некоторые ореофиты современной высокогорной флоры Кавказа, по А. А. Колаковскому, имеют полтавские корни.

На некоторое значение преобразования низинных и предгорных растений в высокогорные в процессе становления высокогорной флоры указывал также А. Энглер (Engler, 1879). Он считал, например, что исходные общие формы в процессе ореофитизации давали в разных горных системах параллельные виды.

Но все эти высказывания, замечания и факты носили частный характер, так как не было сделано попыток широко подойти с этих позиций к вопросу выяснения путей становления высокогорных флор в целом. Первая серьезная попытка именно такого подхода к выяснению происхождения целой флоры принадлежит выдающемуся русскому ботанико-географу А. Н. Краснову (1888). Именно он впервые указал на теснейшую связь между геологическими изменениями земной поверхности и эволюцией целых флор. А. Н. Краснов показал громадную роль горообразовательных процессов в создании флоры на конкретном примере южной части Восточного Тянь-Шаня. Таким образом, честь открытия явления ореофитизации в процессе становления высокогорных флор бесспорно принадлежит А. Н. Краснову, который не только открыл это явление, но и творчески применил его еще в 1888 г. для выяснения происхождения флоры Тянь-Шаня. Неправильно поэтому приписывать, как это делает А. А. Колаковский (1947), открытие явления ореофитизации Маттфельду, который лишь в 30-х годах этого столетия, на частном примере систематики рода *Minuartia*, пришел к подобным выводам.

Но это открытие А. Н. Краснова не получило, к сожалению, в дальнейшем широкого применения и развития. Несмотря на то, что процесс ореофитизации, т. е. превращения многочисленных местных равнинных или предгорных форм в высокогорные в связи с образованием самих горных систем, сыграл большую роль в становлении совре-

высокогорных флор, многие исследователи недооценивали значение этого явления. Для объяснения происхождения высокогорной флоры охотно прибегали к допущению отдаленных миграций целых флор, переносу растений животными, человеком и т. д., явно недооценивая роль местного, автохтонного элемента в образовании высокогорных флор.

Впервые для Кавказа процесс ореофитизации получил некоторое освещение в работе А. Л. Харадзе (1946), указавшей на превращение некоторых элементов перигляциальных луго-степей и мезофильных лесных элементов в высокогорные элементы в связи с оледенениями Б. Кавказа.

Процесс ореофитизации сопряжен с коренным изменением природы растения соответственно новым, высокогорным условиям обитания. Эти внутренние коренные изменения, происходящие в первую очередь в типе обмена веществ, внешне выражаются в уменьшении высоты роста растения (низкая температура в период роста растения тормозит, как известно, развитие вегетативных органов, растение как бы прижимается к почве, более теплой в условиях высокогорий, низкий рост тем же лучше обеспечивает защиту снегом от зимних холодов и т. д.). Снижение роста происходит при сохранении прежних размеров цветков, сопровождается сокращением вегетационного периода, появлением более интенсивной окраски цветков, переходом к многолетности и т. д.

В процессе ореофитизации большую роль играют также фитоценологические отношения, на фоне которых и происходит образование новых видов. Вклинивание чуждых фитоценозов в результате поднятия гор и в результате параллельно идущего изменения климата разоблачает обособившиеся формы и ведет к образованию близких высотно размещающихся видов. Примером этого явления может служить уже отмеченное нами обособление субальпийского *Rhododendron caucasicum* от местного *Rh. ponticum* полосой вдвинувшихся темнохвойных лесов (Синдлер, 1933). В таком же положении находятся такие пары, как *Acer Tataricum* — *A. pseudoplatanus*, *Euphorbia Panjutinii* — *E. petrophila* и многие другие. Выяснение роли фитоценозов в формо- и видообразовании должно явиться предметом самостоятельного исследования.

Наиболее вероятно, что процесс образования высокогорных видов из предгорных совершается скачкообразно, в результате накопления малых количественных изменений, вызываемых прямым воздействием высокогорных условий. Другие же растения, будучи вынесены поднятием в высокогорную обстановку, не успевают измениться в новых для них условиях среды и погибают. В результате этого нет и быть не может полного параллелизма в смежных вертикальных поясах.

Влияние степей и предгорной растительности на формирование флоры субальпийского и альпийского поясов Б. Кавказа можно проследить на конкретном примере очень интересного в ботаническом отношении верхнеюрского известнякового массива Фишт—Оштен, расположенного на самой северо-западной окраине Б. Кавказа.

Во время нашего посещения привершинной области г. Оштен 24 VI 1950, мы собрали там на альпийском лугу иберийку, близкую к распространенной в предгорьях Северного Кавказа иберийке крымской. Иберийку здесь собирали также Н. И. Кузнецов и Н. А. Буш (Буш, 1904—1910) и относили ее к *Iberis taurica*. Изучение собранного растения показало, что высокогорную иберийку нельзя отождествлять с предгорной иберийкой крымской. Высокогорная иберийка, собранная нами на г. Оштен, отличается от предгорной иберийки крымской низкорослостью, многолетностью, значительным утолщением нижней части стебелка, где, повидимому, откладываются запасные питательные

вещества. Эти особенности, а также своеобразная экология и разрыв в географическом распространении, дали возможность выделить новый эндемичный вид — *Iberis oschtenica*, близкий к *I. taurica*, от которого он и произошел в результате преобразования предгорной формы в высокогорную в связи с поднятием массива Фишт—Оштен.

На осыпях в альпийском поясе г. Оштен очень часто встречается также *Alyssum trichostachyum*, свойственный, в основном, предгорному поясу. Здесь он имеет внешний вид высокогорного растения: более низкий рост, скученные соцветия, более крупные и яркие цветки. Эти отличия дали повод Н. А. Бушу (1939) описать отсюда особую высокогорную разновидность этого вида под названием *Alyssum trichostachyum* var. *oschtenicum*.

На известняковых скалах и осыпях на высоте 2000—2100 м н. ур. м. мы собрали также впервые отмечаемый для северного макросклона Б. Кавказа эндемичный вид *Euphorbia Panjutinii*, имеющий генетические связи с распространенным в предгорьях Кавказа, Крыма и в Нижне-Донском районе видом *E. petrophila*.

Вид *E. Panjutinii* можно рассматривать как высокогорное производное от более широко распространенного предгорного вида *E. petrophila*.

В субальпийском поясе Оштена встречается также *Globularia vulgaris*, приводимая А. А. Гроссгеймом (1949) для опушек и лугов до среднелесного пояса Западного и Восточного Кавказа и Центрального Закавказья. А. В. Флеров (1938) приводил этот вид для Черноморья, на границе с Абхазией, но без более точных указаний. Мы собрали здесь также *Ajuga orientalis*, встречающуюся обычно значительно ниже.

Из массива Фишт—Оштен еще раньше было описано несколько новых видов, имеющих близкое родство среди степных или предгорных растений. Так, Н. М. Альбов (1895) описал с альпийских лугов Оштена эндемичный для Западного Кавказа и Колхиды новый вид — *Astragalus Freynii*, очень близкий к *A. cicer*, широко распространенному на степях, сухих лесных полянах и среди кустарников Европы и Кавказа. Он отличается голыми сверху листочками, овальными бобами и другими более мелкими признаками. Этот же исследователь описал с субальпийского пояса г. Оштен эндемичный вид *Achillea griseo-virens*, очень близкий к распространенному в светлых и сухих дубовых лесах западной части Б. Кавказа виду *A. biserrata*.

Высокогорный вид *A. griseo-virens* отличается от распространенного в предгорьях вида *A. biserrata* наличием густого шелковистого опушения на более узких и коротких листьях, т. е. именно такими признаками, которые характерны для высокогорных растений.

Эти два вида, описанные Н. М. Альбовым из высокогорного пояса Оштена, имеют, как мы видим, непосредственные систематические связи с неэндемичными, широко распространенными в предгорьях Западного Кавказа видами. Появление этих видов на высокогорном массиве Фишт—Оштен нельзя себе представить иначе, как путем преобразования предгорных видов в высокогорные.

На высокогорном массиве Фишт—Оштен встречается, как мы видели, целый ряд степных и предгорных видов, а также их непосредственных производных. В связи с такой ботанической „аномалией“ этого массива возникает вопрос о том, каким же образом эти или их исходные виды попали в несвойственную для них высокогорную обстановку? Проще было бы предположить занос этих растений в высокогорья человеком или животными. Но правдоподобность такого допущения отпадает в связи с тем, что мы имеем дело не с одним только видом, а с целой группой их, что исключает возможность заноса.

Кроме того, некоторые из собранных на Оштене видов являются довольно редкими растениями для флоры Кавказа (в частности *Globularia vulgaris*). Против возможности допущения заноса этих растений в высокогорья свидетельствует также наличие явлений преобразования степных или предгорных видов в высокогорные, чего обычно не случается с заносными растениями в связи со случайностью самого заноса, недавностью его и ограниченностью заносимого исходного материала. Заносные растения в несоответствующей для них среде обычно погибают, не подвергаясь преобразованию.

Известный исследователь Западного Кавказа Н. М. Альбов (1896), впервые обративший внимание на произрастание ряда равнинных растений на известняках в горах, в частности на массиве Фишт—Оштен, объяснял это кальциефильностью или же ксерофильностью этих растений. Но ни то, ни другое не может быть причиной появления низменных растений в высокогорьях. Наличие известнякового субстрата в лучшем случае могло благоприятствовать лишь их сохранению здесь. Наличие ряда равнинных и предгорных видов на известняковом массиве Фишт—Оштен следует рассматривать как явление реликтовое. Надо полагать, что в прошлом этих реликтов здесь было значительно больше. В связи с этим очень интересно привести наблюдения известного исследователя Северо-западного Кавказа Н. Я. Динника (1894), сделанные им на массиве Фишт—Оштен. Динник, как известно, первый подчеркнул геологическое и биологическое своеобразие этого массива. Но самое интересное то, что он наблюдал на вершинах скал, в 3—4 км к северу от вершины Оштена, на высоте около 2500 м н. ур. м., дерн из „одного или нескольких видов *Stipa*, к которым примешивались виды *Campanula*, *Myosotis*, *Cerastium*, *Draba*, *Veronica*“. Никто из последующих исследователей не подтвердил это наблюдение Н. Я. Динника, несмотря на то, что этот район посещался такими видными исследователями, как Н. И. Кузнецов, Н. М. Альбов, Н. А. Буш, Ю. Н. Воронов, А. И. Лесков и др. С другой стороны, хотя Н. Я. Динник и не был ботаником, но все же трудно ему приписать ошибку в определении столь известного ему, надо полагать, ковыля из степей и предгорий Северного Кавказа.

Возможно, что ковыль здесь, во времена Динника, т. е. в конце прошлого века, еще обитал в этом горном массиве в качестве вымирающего реликта на местах, наименее доступных для уничтожения его скотом. Затем, с усилением выпаса или, быть может, под воздействием других местных условий, он бесследно исчез, так как высокогорная обстановка не благоприятствовала, конечно, его сохранению. Повидимому, Н. Я. Диннику пришлось быть свидетелем последних дней жизни этого типичного степного растения на влажных субальпийских лугах Оштена.

Массив Фишт—Оштен своеобразен не только в ботаническом отношении. Так, здесь, впервые на западе Кавказа, встречается вечный снег и небольшие ледники; массив этот отличается наличием крутых скал, простирающихся в горизонтальном направлении на целые километры и поднимающихся отвесными стенами на сотни метров. Здесь, также впервые (с запада), появляется высокогорная растительность, а то время как западнее расположенные горы почти до самых вершин покрыты сплошными лесами. Н. Я. Динник (1894) так характеризует этот переломный пункт в строении данного участка Б. Кавказа: „... начиная от Оштена, Кавказские горы как-будто бы сразу перегибаются: они становятся значительно выше, громадные скалы начинают тесниться на их вершинах, тянутся они лишь с небольшими перегибами до самой восточной части хребта“. Вблизи Оштена начинаются типовые леса — сначала пихтовые, а восточнее и еловые. Здесь впер-

вые обнажаются кристаллические горные породы, которые к западу отсюда покоятся под мощными пластами осадочных пород юрской и меловой формаций.

Из приведенного сочетания ботанических и геологических особенностей высокогорного известнякового массива Фишт—Оштен становится очевидным, что причину его ботанических особенностей надо искать в самой же природе массива, в его геологическом прошлом. Появление ряда степных и предгорных растений, а также их производных, необходимо приурочивать к тем периодам его геологической истории, когда массив не достигал современного гипсометрического уровня и господствовавшие на нем условия благоприятствовали развитию степной и сухолюбивой предгорной флоры. Наличие на массиве некоторых средиземноморских растений или их производных (*Globularia vulgaris*, *Helianthemum ovatum*, *Iberis oschtenica*, *Euphorbia Panjutinii* и др.) свидетельствует о том, что массив Фишт—Оштен был значительно ниже перед самым началом оледенения, т. е. в конце плиоцена, к которому как раз и приурочивается проникновение на его территорию средиземноморских видов (А. А. Гроссгейм, 1936, 1948).

С относительно меньшей высотой этого участка Б. Кавказа было связано также господство здесь более засушливого климата. Последовавшее затем в конце плиоцена или в начале плейстоцена сводовое понятие вынесло массив с остатками прежней растительности в высокогорные условия. Более низкие пояса были заняты лесной мезофильной растительностью, вытеснившей степную и предгорную. Повышение этого участка Б. Кавказа сыграло большую роль в распространении лесной мезофильной растительности, так как вызвало значительное повышение количества выпадающих атмосферных осадков. Поднявшийся хребет Б. Кавказа явился, таким образом, серьезным барьером на пути влажных ветров, дующих с Черного моря. Раньше эти ветры, не задерживаемые хребтами, уносили всю свою живительную влагу в засушливые просторы северо-востока.

Сводовое поднятие массива вызвало большие перемены в растительном покрове этого участка Б. Кавказа. Вынесенные в высокогорья остатки прежней степной и предгорной растительности, оказавшиеся в новых для них условиях существования, подвергались коренному преобразованию. Многие виды погибли в результате несоответствия условий внешней среды, другие виды превращались в новые виды, более приспособленные к высокогорным условиям. Именно таким путем, надо полагать, произошли такие эндемики, как *Achillea griseo-virens*, *Astragalus Freynii*, *Euphorbia Panjutinii*, *Iberis oschtenica* и др. В виде сравнительно мало изменившихся, жалких остатков сохранились некоторые отмененные нами виды, характерные для низменности, и предгорные виды. Но большинство оставшихся видов подверглось коренному преобразованию; у некоторых видов эти изменения могли зайти так далеко, что сейчас даже затруднительно говорить об их связях с более низменными видами. Именно такого рода изменчивостью и новообразованиями объясняется, надо полагать, сравнительно высокий эндемизм флоры массива Фишт—Оштен.

Мы вполне согласны с Е. В. Шифферс (1951), которая считает, что растительность Эльбрусского поднятия в прошлом напоминала растительность низких хребтов Новороссийского района, описанную в работах Г. П. Поярковой (1927), В. П. Малеева (1931) и др.

В основе этой первичной растительности лежали, по Е. В. Шифферс, широко распространенные степные виды юга европейской части СССР, со значительной примесью крымско-средиземноморских ксерофитов и петрофитов.

В подтверждение описанной нами картины прошлого состояния растительности северо-западного угла Б. Кавказа можно также привести некоторый фитоцалеонтологический материал. Так, И. В. Палибин (1906) описал из окрестностей Сухуми отпечатки листьев *Quercus macrantha*, который в настоящее время распространен в высокогорьях восточной половины Б. Кавказа, в районах с более сухим, континентальным климатом. Для существования здесь этого вида дуба необходим был достаточно сухой и холодный климат, который, по И. В. Палибину, господствовал в северо-западной части Б. Кавказа в конце ледниковой и в начале послеледниковой эпох. В последнее время эту находку оспаривает А. А. Колаковский (1951). Определение И. В. Палибина он считает ошибочным и вообще не допускает для Абхазии засушливых периодов. Но отрицать полностью наличие для западной части Б. Кавказа в прошлом условий, благоприятствовавших более ксерофильной растительности, невозможно, так как об этом свидетельствует большое количество флористических и фитогеографических данных.

В ледниковый период степная и предгорная растительность в северо-западной части Б. Кавказа имела, надо полагать, значительно большее распространение, чем в настоящее время. Колхидская лесная мезофильная растительность сохранялась в наиболее южных районах, защищенных от влияния низко спускавшихся ледников.

Период с сухим и холодным климатом продолжался еще некоторое время после максимальных оледенений. Именно от этого периода на массиве Фишт—Оштен остался целый ряд высокогорных травянистых растений, которые распространены в высокогорьях Дагестана, Вост. Кавказа и Центрального Кавказа, и затем, после значительного прерыва, встречаются на известняковом массиве Фишт—Оштен. Остатком этого периода являются также некоторые растительные группировки, а именно сосняки, занимающие сухие известковые склоны и вершины на массиве Фишт—Оштен и в соседних районах, в окружении темнохвойных пихтово-еловых лесов.

Сводное послеледниковое поднятие верхнеюрского известнякового массива Фишт—Оштен повлекло за собой задерживание влажных ветров, несущих влагу с Черного моря, повышение количества осадков, а также общее увлажнение климата.

Изменение климата привело к распространению широколиственных лесов и вклиниванию темнохвойных лесов за счет отступления более засухоустойчивой растительности (степей, сосняков и др.).

В меру поднятия над уровнем моря обитатели более низких поясов выносились вверх, где складывались новые неблагоприятные для них высокогорные условия. Это явилось значительным фактором видообразования как на всем Б. Кавказе, так и на массиве Фишт—Оштен, являющемся значительным очагом эндемизма.

В составе современной высокогорной флоры северного макросклона Б. Кавказа, на примере многочисленных видов заметны четкие следы связи высокогорной флоры с флорой более низменных мест. Следует отметить, что между высокогорными производными видами и исходными видами низменности или предгорий переходных форм в подавляющем большинстве случаев не наблюдается. Рассмотрим вкратце несколько наиболее характерных примеров.

Ranunculus balkharicus является эндемом Центрального Кавказа и распространен в субальпийском и альпийском поясах. Он близок к *Ranunculus anemonifolius*, относящемуся к тому же циклу *Reflexisepali* Ovcz. и распространенному до верхнеюрского пояса на Кавказе, в Армяно-Курдистанском и Балкано-Малоазиатских районах. Высокогорный вид отличается от предгорного исходного вида сильным опушением на жестких золотистых волосках, волосистым цветоложем и т. д.

Medicago glutinosa является эндемом Б. Кавказа и встречается от верхнелесного до субальпийского пояса; очень близок к распространенному в степях и предгорьях виду *M. sativa* L., относящемуся к ряду *Vulgares* Grossh. *M. glutinosa* относится к ряду *Glutinosae* Grossh. и отличается от *M. sativa* наличием железистого опушения на бобах. Е. Н. Синская (1939) выводит *M. glutinosa* от *M. falcata*, что не меняет сути дела, так как последний вид является также равнинным видом и к тому же стоит довольно близко к *M. sativa*.

Trifolium fontanum является эндемом Кавказа, распространенным на влажных долинных лугах, на ключевых болотах, часто непосредственно в воде, в субальпийском и альпийском поясах. Вид, очень близкий к широко распространенному *T. pratense*, от которого отличается стеблями, вверху и под узлами покрытыми белыми прижатыми волосками, более крупными головками и интенсивно окрашенными фиолетово-пурпуровыми венчиками. Очень правдоподобно, что высокогорный вид *T. fontanum* произошел в результате превращения низменного вида *T. pratense*. Е. Г. Бобров (1945) относит оба вида к подсекции *Leimonophyllum* Herzm. секции *Trichostoma* Vobr.

Astragalus Freynii является эндемом западной части Б. Кавказа и Колхиды. По А. А. Гроссгейму (1949), встречается в средне- и верхнелесном поясах. Мы собирали этот вид на субальпийском лугу на г. Оштен, откуда этот вид и был описан Н. М. Альбовым. Относится к одному и тому же ряду *Ciceroides* Gontsch., что и близкий вид *A. cicer*. Последний вид широко распространен по степям, лесным полянам, опушкам лесов, кустарникам, на поемных лугах Европы и Кавказа. Высокогорный вид *A. Freynii* отличается от своего исходного вида *A. cicer* меньшим количеством пар листочков, большей их шириной и, в большинстве случаев, черно-бурыми мохнатыми бобами.

Onobrychis Ruprechtii распространен в субальпийском и альпийском поясах Восточного Кавказа, Центрального Кавказа и Дагестана. Эндем Б. Кавказа. Имеет очевидные систематические связи с *O. petraea*, распространенным от нижнелесного до верхнелесного пояса по всему Кавказу. Оба вида относятся к одной и той же подсекции *Macropterae* Hand.-Mazz. Высокогорный вид *O. Ruprechtii* отличается от исходного предгорного вида укороченными междоузлиями, более широкими нижними листочками и более темной окраской частей венчика.

Euphorbia Panjutinii является эндемичным видом и встречается на скалах в альпийском поясе в Абхазии. Очень близок к *E. petrophila*, распространенному до среднелесного пояса в Крыму, Нижне-Донском районе и в западной части Б. Кавказа. Высокогорный вид отличается от своего предгорного сородича густообластенными низкими стеблями, 2—3 (5) см, и сидячими малоцветковыми соцветиями (Гроссгейм, 1949).

Daphne Alboviana встречается в субальпийском поясе, на высоте 1800—2200 м, в западной части Кавказа и в Балкано-Малоазиатском районе (только на берегу Черного моря). Очень близок вид к распространенному в западной части Кавказа и в Балкано-Малоазиатском районе (только по побережью Черного моря) виду *Daphne pontica*. Высокогорный вид его предгорный сородич, обитающий в лесах, до высоты 1000 м, относятся к одной и той же секции *Laureola* Meins. Высокогорный вид отличается слабыми, тонкими, не кожистыми (вероятно опадающими) листьями и красными плодами. На эти отличия, а также на отсутствие промежуточных форм в горных лесах, начиная с 1000 м (предел распространения вида *D. pontica*) и до субальпийской области, где распространен вид *D. Alboviana*, впервые обратил внимание Н. М. Альбов. Распространение этих видов производит такое впечатление, как будто темнохвойные леса разорвали их сплошной в прошлом ареал и способствовали, таким образом, образованию этих видов.

Acer Trautvetteri является эндемичным видом Кавказа и распространен в субальпийском поясе. Очень близкий вид к распространенному на Кавказе неэндемичному виду *A. pseudoplatanus*, относящемуся к самостоятельному монотипному ряду *Pseudoplatani* Rojark., который отличается от ряда *Trautvetteriana* Rojark. волосистым соцветием, в виде густой узкой цилиндрической кисти, а не щитковидной метелки, как у *A. Trautvetteri*. К ряду *Trautvetteriana* относится, по А. И. Поярковой (1949), еще *A. Heldreichii* Orph., распространенный в высокогорном поясе Балканского полуострова.

Cynoglossum holosericeum встречается на осыпях в субальпийском поясе и является эндемом Восточного Кавказа и Дагестана. Двулетник или многолетник. Близок к широко распространенному до среднего пояса Кавказа и за его пределами двулетнему виду *C. officinale*, от которого отличается бело-войлочным опушением, узколанцетными листьями и густыми головчатыми соцветиями.

Cerintho alpina встречается в субальпийском и альпийском поясах на Кавказе и в горах Южной и Средней Европы. Очень близок к распространенному в степных районах виду *C. minor* L., от которого отличается венчиком с очень короткими, яйцевидными, тупыми, на верхушке оттянутыми дольками, красноватого или желтовато-зеленоватого цвета и пурпурными пятнышками внутри зева (А. А. Гроссгейм, 1949).

Orobanche Overinii является эндемом Кавказа. Эта заразица встречается от предлесного до верхнелесного пояса. Очень близка к неэндемичному для Кавказа виду *O. crenata*, распространенному до среднелесного пояса. Высокогорный вид отличается от предгорного зубцами чашечки, которые обычно короче трубочки, фиолетово-пурпуровым зевом венчика и т. д. Из субальпийского пояса Юго-Осетии известен интересный вид заразицы *O. inulae* Novorok. et Abramov, близкий к предыдущим двум видам, но с менее крупными цветками, всегда цельными сегментами чашечки, не так сильно суженными на верхушке. Этот вид паразитирует на субальпийском растении *Inula glandulosa*, А. А. Гроссгейм (1949), вероятно по ошибке, считает этот вид *Orobanche* многолетником.

Alliaria brachycarpa является эндемом Б. Кавказа и встречается на осыпях в субальпийском и альпийском поясах. От очень близкого вида *A. officinalis*, широко распространенного в лесах и между кустарниками в Европе, на Кавказе и в горных районах Средней Азии до западного Гималая, отличается меньшим ростом, меньшего размера стручками и меньшим количеством семян в них.

Achillea griseo-virens является эндемом массива Фишт—Оштен и Колхиды, распространенным на субальпийских и альпийских лугах. Очень близок к широко распространенному в средне- и верхнелесном поясах всего Кавказа неэндемичному виду *A. biserrata*, от которого отличается наличием густого шелковистого опушения и более узкими и короткими листьями.

Artemisia daghestanica является эндемом Центрального Кавказа и Дагестана и распространена до среднелесного пояса. От очень близкого вида *A. dracunculus*, неэндемичного для Кавказа и встречающегося на степях, по Куме в Восточном Предкавказье, отличается более узкими и более короткими листьями, меньшим ростом.

Rhododendron caucasicum на юге выходит за пределы Кавказа; распространен в субальпийском поясе всего высокогорного Кавказа. Близок к распространенному в лесном поясе западной части Кавказа неэндемичному виду *Rh. ponticum*, от которого отличается более низким ростом, палево-белыми цветками, более мелкими и более опушенными снизу листьями.

Scirpus lacera является эндемичным видом, распространенным в альпийском поясе Б. Кавказа и Карабаха. Очень близок к виду *S. multifida*, относящемуся к тому же роду *Fimbriatae* Boiss. и распространенному почти по всему Кавказу и в Лазистане, но изменности до субальпийского пояса. Высокогорный вид *S. lacera* отличается от *S. multifida* более низким ростом, наличием ланцетовидного привенчика, более мелкими листьями и более крупной сидячей коробочкой.

Axyris caucasica — эндемичный вид Б. Кавказа, распространенный на каменистых местах вдоль тропинок до альпийского пояса в Центральном и Восточном Кавказе. Очень близок к сибирскому пустынно-степному виду *A. sphaerosperma* F. et M., от которого отличается наличием колосовидных пыльниковых соцветий (иногда) и меньшей густотой пестичных цветков. Интересно, что род *Axyris* представлен на Кавказе только одним этим видом, другие же виды *Axyris* встречаются лишь, после длительного перерыва, к востоку от Волги и до Дальнего Востока. Примечательна также большая систематическая близость его к среднеазиатскому виду *A. sphaerosperma*, вызывающая сомнение в отношении правильности выделения кавказского вида.

Невольно напрашивается аналогия с характером распространения в районе Эльбурского поднятия суслика, заходящего почти до верхнего предела растительности. По случаю зоолог П. Свириденко (1937) считает ксерофильную растительность и разнообразную фауну Эльбурского поднятия реликтом ледникового периода на Кавказе. По П. Свириденко, эта фауна и флора развивались на месте, а не пришли с Дагестана, поднялись вверх уже после отступления ледника. По С. И. Огневу (1947), суслик в районе Эльбурского поднятия образовал даже особый эндемичный подвид в степях.

Ширококавказский эндем *Colchicum speciosum*, встречающийся от верхнелесного до альпийского пояса Кавказа, близок в систематическом отношении к распространенному в предкавказских степях виду *C. laetum*. А. А. Гроссгейм (1949) считает этот последний вид эндемичным для Предкавказья. Е. Г. Черняковская (1935) признает его также для Нижне-Волжского и Нижне-Донского районов. Е. И. Бордзинский (1950) описал очень близкий вид *C. Fominii* из Одесской области и считает его очень близким или даже тождественным *C. laetum*. Нахождение близкого или тождественного вида в степях Одесской области значительно расширяет ареал исходного вида *C. laetum*, преобразовавшегося в высокогорный вид *C. speciosum* в результате горообразовательных процессов, захвативших участок прежнего ареала вида *C. laetum*. Высокогорный вид отличается от своего степного сородича более крупными размерами и более интенсивной окраской цветка, большими размерами всех частей растения, прямыми верхушками столбиков и т. д.

Allium Ruprechtii распространен в альпийском поясе Западного Кавказа и Колхидского флористического района. Этот эндемичный вид очень близок к широко распространенному в степной области и в предгорьях Кавказа виду *A. saxatile*, от

которого отличается более крупными размерами околоцветника. А. И. Введенский (1935) не нашел возможным даже выделять *A. Ruprechtii* в качестве самостоятельного вида, а включил его в вид *A. saxatile*.

Tulipa Lipskyi является эндемом Б. Кавказа и встречается только в альпийском поясе, на лугах, в Уллукаме, в верховьях Кубани. Этот вид имеет связи с широко распространенным в степях Восточной Европы, Кавказа и некоторых районов Средней Азии и Западной Сибири видом *T. Biebersteiniana*, относящимся к той же секции *Eriostemones* Boiss.

Koeleria Buschiana является эндемом Б. Кавказа и распространена в субальпийском поясе Центрального Кавказа и Дагестана. Имеет очевидные систематические связи с голарктическим степным видом *K. gracilis*. Оба вида относятся к ряду *Cristatae* Dom. Высокогорный вид отличается от степного вида плотными колосовидными метелками, зелеными листьями бесплодных побегов и др.

Melica minor встречается на скалистых местах в альпийском поясе Б. Кавказа и является его эндемом. Очень близок к европейско-кавказскому виду *M. picta*, относящемуся к той же секции *Eumelica* Aschers. и широко распространенному на Кавказе по опушкам, в кустарниках, в лесах до среднегорного пояса. Альпийский вид *M. minor* отличается от исходного вида *M. picta* очень коротким, часто незаметным язычком, темнопурпуровыми колосковыми чешуями и меньшей высотой.

Briza Marcoviczii встречается в альпийском поясе и является эндемичным видом западной части Б. Кавказа. Очень близок к двум видам: *B. elatior*, обитающему на лугах Кавказа и Балкано-Малоазиатского и Армяно-Курдистанского районов, и к *B. media*, распространенному, кроме того, еще в Европе. Высокогорный вид отличается от этих видов, широко распространенных в равнинах и низких горных поясах, более низким ростом, меньшим количеством цветков в колосках и черно-пурпуровой окраской колосковых и цветочных чешуй.

Festuca caucasica является эндемом Б. Кавказа. Эта овсяница распространена на каменистых местах в верхнелесном и субальпийском поясах. Очень близкий вид к неэндемичному виду *F. sclerophylla*, распространенному на осыпях и щебнистых местах в нижне- и среднелесном поясах Кавказа, Северного Ирана и восточной части Турции. *F. caucasica* отличается от исходного вида *F. sclerophylla* менее крупной, нераскидистой метелкой, меньшими размерами колосков и меньшей высотой.

Подобных примеров, свидетельствующих о несомненных связях высокогорных растений с растениями степей и предгорий, можно было бы привести значительно больше. Такие связи имеются, например, между видами *Festuca longiaristata* и *F. ovina*, между *Juniperus communis* и *J. depressa* и т. д. Можно было бы привести также много примеров высокогорных видов, встречающихся в степных или предгорных условиях. Так, *Juniperus sabina* встречается во многих районах на равнине и в высокогорьях Кавказа. Произрастание этого можжевеловика в высокогорьях также свидетельствует о тесных генетических связях между высокогорной флорой и флорой более низких поясов, которые и преобразовываются в высокогорные в меру поднятия горной системы. Но и этих примеров, нам кажется, достаточно, чтобы показать тесные связи современной высокогорной флоры Б. Кавказа с флорой ниже расположенных поясов, особенно с флорой степей и предгорий.

Интересно отметить, что подавляющее большинство приведенных высокогорных растений, имеющих очевидные связи с видами степной и предгорной флоры, являются узкокавказскими эндемиками, в то время как их сородичи в подавляющем большинстве случаев населяют значительно большие территории Европы и Азии. Этот факт красноречиво говорит о том, что узкоэндемичные виды образовались, безусловно, на самом Кавказе из указанных широко распространенных видов, населявших пенеценизированные части Кавказа и соседние территории.

Эти взаимопроникновения и преобразования видов в высокогорьях обуславливались в значительной мере территориальной близостью поясов в горах. Еще А. А. Калантар (1911), изучая зональность явлений на Кавказе, пришел к выводу, что близость поясов в горах способствует акклиматизации растений и животных.

Таким образом, исходя из молодого геологического возраста Б. Кавказа, можно сделать тот вывод, что и его высокогорная флора

в основном сравнительно молодая. Я. С. Медведев (1915) явно преувеличил возраст альпийской флоры, датируя ее начало третичным и даже меловым временем.

На основе систематической обработки рода *Veronica* Е. В. Вульф (1915) также пришел к выводу, что все альпийские виды этого рода в пределах Кавказа — более молодого, послетретичного возраста. К такому же выводу приходит и Н. А. Буш (1937), считая, что хотя высокогорная флора Кавказа и начала развиваться с поднятием Кавказа, но в ней преобладают молодые эндемы. Н. А. Буш считает высокогорную флору Кавказа в основном местной и очень слабо связанной с другими горными системами Евразии. О молодом возрасте альпийской флоры свидетельствует также большой полиморфизм ее многих родов и видов, что отмечается многими исследователями (Гроссгейм и Сосновский, 1927, и др.), а также прогрессивный эндемизм, сильно выраженный в составе высокогорной флоры Б. Кавказа.

Мы вполне согласны с В. Б. Сочавой (1950), который отметил, что в зоне альпийской складчатости динамические процессы в растительном покрове протекают особенно интенсивно. По В. Б. Сочаве, здесь можно предполагать довольно обычными явления четвертичного видообразования и становления за короткий промежуток времени новых растительных ассоциаций.

В связи с этим подлежит пересмотру определение возраста многих, так называемых палеоэндемов Б. Кавказа. Нам кажется, что именно при признании огромного значения явлений ореофитизации в процессе становления высокогорной флоры Б. Кавказа многие исследователи вынуждены были в своих флорогенетических построениях прибегать к очень отдаленным географическим связям и непомерному увеличению возраста многих эндемичных родов и видов. Большое сомнение, в частности, вызывает правильность отнесения к одному и тому же роду *Betckea* кавказских и чилийских растений, хотя бы и в качестве самостоятельных видов. Скорее всего мы имеем здесь случай конвергенции в результате преобразования каких-то видов рода *Valerianella* в высокогорных условиях. *Betckea* отличается от *Valerianella* в основном одногнездными плодами.

Против допущения таких отдаленных географических связей для эндемичного кавказского рода *Symphyloloma* в последнее время выступила также С. Г. Тамамшян (1950), сближающая этот род с *Hohenackerinae*, *Oenantheae*. Что же касается происхождения самого рода *Symphyloloma*, то нам кажется более правильным сближение его А. А. Гроссгеймом (1936) с *Pastinaceae*. Ореофитизированным производным одного из видов пастернаковых, вероятно, и является этот эндемичный кавказский род.

Еще с большей уверенностью можно говорить о более позднем происхождении таких эндемичных родов, как *Pseudovesicaria* и *Trigonostyum*. Они могли произойти из каких-то сейчас неизвестных низменных или предгорных форм в процессе образования Б. Кавказа. Об их недавнем происхождении свидетельствует тот факт, что первый из этих видов является двулетником, а второй — однолетником. Однолетний и двулетний циклы развития не свойственны, как известно, растениям высокогорной флоры, состоящей почти исключительно из многолетников.

Надо полагать, что в процессе ореофитизации произошел также и единственный эндемичный род высокогорного Северного Кавказа *Adiosoma*.

Следует отметить, однако, что мы не склонны совершенно исключать возможность нахождения на Б. Кавказе древних эндемов, которые

наряду с другими древними реликтами имеют место также в составе высокогорной флоры Б. Кавказа. Но мы подчеркиваем, что многие виды и роды, признаваемые сейчас древними эндемиками, могли произойти в сравнительно недавнее время в процессе коренного преобразования более низменных растений, вынесенных в высокогорные условия в результате сводового поднятия.

Мы не отрицаем также того, что в формировании высокогорной флоры отдельных участков Б. Кавказа, учитывая их неодновременные поднятия, определенное значение имела также миграция высокогорных видов как в пределах самого Б. Кавказа, так и из районов, расположенных вне его пределов. Но все же значение этого источника в образовании высокогорной флоры Б. Кавказа меньше, чем это принималось раньше. Ядро высокогорной флоры Б. Кавказа является автохтонным, развившимся на месте из равнинных и предгорных форм в связи с развитием самой горной системы Б. Кавказа.

Рассмотренные нами связи высокогорной флоры Б. Кавказа с флорами ниже расположенных поясов не были односторонними. Высокогорная флора Б. Кавказа влияла в значительной степени также на становление флор ниже расположенных поясов и вела к обогащению их за счет некоторых высокогорных видов. Такое обогащение флор более низких поясов за счет флор высокогорных поясов в значительных масштабах произошло в период оледенения Кавказа, от которого на равнинах и в предгорьях Северного Кавказа осталось до наших дней большое количество реликтовых высокогорных растений. Но эти связи на примере Б. Кавказа заслуживают специального изучения.

Мы видим таким образом, что многие исследователи, представляющие различные специальности, приходят к необходимости признания той большой роли, которую играют явления ореофитизации в процессе становления горных флор вообще и высокогорной флоры Б. Кавказа в частности. Но, несмотря на это, еще и до настоящего времени этим вопросам не уделяется должного внимания. Мы убеждены в том, что сопряженные с эпейрогенезом причины преобразования флоры и растительности сыграли огромную роль не только в прошлом, — они с наименьшей интенсивностью действуют и в настоящее время. Познание этой направленности в развитии флоры и растительности в настоящее время имеет большое теоретическое и практическое значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Архангельский А. Д. и Н. М. Страхов. (1938). Геологическое строение и история развития Черного моря. — Альбов Н. М. (1895). Материалы для флоры Колхиды. Тр. Тифлисс. бот. сада, I. — Альбов Н. М. (1896). Очерк растительности Колхиды. Землеведение, 1. — Берг Л. С. (1949). Рецензия на кн. „Растительный покров Кавказа“ А. А. Гроссгейма. Изв. Всесоюзн. Географ. общ., 3. — Бобров Е. Г. (1945). Род *Trifolium*. Флора СССР, XI. — Бордзилевский Е. И. (1950). Сем. *Liliaceae*. Флора УРСР, III. Киев. — Буш Н. А. (1904—1910). Сем. *Cruciferae*. Материалы для флоры Кавказа. *Flora caucasica critica*, III, 4. — Буш Н. А. (1915). К ботанической карте Западной половины северного Кавказа. Изв. Русск. Географ. общ., 51, 5. — Буш Н. А. (1936). Ботанико-географический очерк Европейской части СССР и Кавказа. Изд. АН СССР, М.—Л. — Буш Н. А. (1937). Растительный мир. БСЭ, XXX. — Буш Н. А. (1939). Род *Alyssum*. Флора СССР, VIII. — Варданянц Л. А. (1948). Постплиоценовая история Кавказско-Черноморско-Каспийской области. Ереван. — Введенский А. И. (1935). Род *Allium*. Флора СССР, IV. — Вернандер Т. Б. (1946). Растительный покров Бештаугорского лесопарка. Уч. зап. Московск. унив., 97. — Вульф Е. В. (1915). Крымско-кавказские виды рода *Veronica* и значение их для истории флоры Кавказа. Тр. Тифлисс. бот. сада, XV. — Гатуев С. А. (1947). Новейшие движения земной коры в области Восточного Предкавказья. Природа, 3. — Герасимов И. П. (1950). Современные движения и новейшая тектоника. Проблемы физич. географ., XV. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Тр. Бот. инст. Азербайдж.

- АН СССР, I. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. Изд. Моск. общ. испыт. прир., М. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа, М. — Гроссгейм А. А. и Д. И. Сосновский. (1927). Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края. Изв. Тифл. политехн. инст., III. — Гроссгейм В. А. (1948). Некоторые черты рельефа юго-восточного Кавказа. Изв. Всесоюз. Географ. общ., 80, 1. — Гроссгейм В. А. (1951). О происхождении высокогорных ковыльных степей. Природа, 1. — Динник Н. Я. (1944). Оштен и окружающие его части Кубанской области. Зап. Кавк. отд. Русск. Географ. общ., 76. — Долуханов А. Г. (1946). Верхние пределы альпийской растительности в истоках Аварского Койсу (Дагестан). Тр. Тбилисс. бот. инст., IX. — Захаров С. А. (1940). Значение экспозиции и крутизны склонов в распределении почв и растительности на Б. Кавказе. Бот. журн. СССР, XXV, 4—5. — Завен С. В. (1949). О погребенных почвах на Сев. Кавказе. Природа, 2. — Кавказтар А. А. (1911). Вопрос об изучении зональных явлений на Кавказе. Кавк. издательство, 17 и 18. — Кожевников А. В. (1940). Геоботанические наблюдения в верховьях р. Уруштена. Тр. Бот. сада МГУ, 3. — Колаковский А. А. (1947). К вопросу о происхождении флоры Колхиды в связи с историей флоры Ангариды и Средиземноморской фитогеографической области. Сообщ. АН ГрузССР, VIII, 2. — Колаковский А. А. (1951). Предварительные данные о находке плиоценовой флоры в Западной Грузии. Бот. журн., 4. — Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тяньшаня. Зап. Русск. Географ. общ. по общ. географ., XIX. — Кузнецов И. Г. (1951). Тектоника, вулканизм и типы формирования структуры Центрального Кавказа. Тр. Инст. геолог. наук, III, сер. геолог. (52). — Кузнецов Н. И. (1909). Принципы деления Кавказа на биоиконо-географические провинции. Зап. АН по Физ.-матем. отд., 8 сер., 24, 1. — Кузнецов Н. И. (1910). Нагорный Дагестан и значение его в развитии флоры Кавказа. Изв. Русск. географ. общ., 46, 6—7. — Кузнецов С. С. (1947). О геоэрологии гор. Уч. зап. Ленингр. Гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 54. — Лавский В. И. (1899). Флора Кавказа. Тр. Тифл. бот. сада, IV. — Личков Б. Л. (1945). О горных денудационных поверхностях и их происхождении. Изв. Всесоюз. Географ. общ., 77, 4. — Малеев В. П. (1931). Растительность района Новороссийск—Михайловский перевал и ее отношение к Крыму. Зап. Никитск. бот. сада, XXXI, 2. — Малеев В. П. (1939а). О распространении колхидских элементов на северном склоне Западного Кавказа. Изв. Географ. общ., 71, 6. — Малеев В. П. (1939б). О следах ксеротермического периода на Северо-Западном Кавказе. Сов. бот., 4. — Малеев В. П. (1940). О растительности полян предгорий Северо-Западного Кавказа. Сов. бот., 2. — Малеев В. П. (1948). Основные этапы развития растительности Средиземноморья и горных областей юга СССР (Кавказа, Крыма) в четвертичный период. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, XXV, 1, 2. — Малышев А. А. (1948а). Проведение культурных растений в высокогорные зоны. Изв. Всесоюз. Географ. общ., 80, 3. — Малышев А. А. (1948б). Средний пояс горной тайги как зона оптимума для ростовых процессов растений в Северо-Восточном Алтае. Докл. АН СССР, 60, 1. — Мищенко П. И. (1911). К систематике и географии некоторых родов сем. *Liliaceae* (*Lilium-Fritillaria*). Тр. Бот. муз. АН, VIII. — Николаев Н. И. (1949). Новейшая тектоника СССР. Тр. Комисс. по изуч. четвертич. периода, 8. М.—Л.—Огнев С. И. (1947). Вид, низшие категории вида, насущные задачи систематики. Бюлл. Московск. общ. естествоиспыт., Отд. биол. LII (1). — Палабин И. В. (1906). *Quercus macranthera* F. et M. как ископаемая форма для Зап. Закавказья. Изв. АН, V сер., XXIV, 4. — Пояркова А. И. (1949). Сем. *Aspladaceae*. Флора СССР, XIV. — Пояркова Г. П. (1927). Очерк растительности хребта Маркохт на Сев. Кавказе. Изв. Главн. бот. сада СССР, XXVI, 3. — Свириденко П. (1937). Суслик Большого Кавказа *Citellus musicus* Menet. и происхождение горной степи. Зоолог. журн., XVI, 3. — Синская Е. Н. (1933). Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов, ч. I, II. Бот. журн. СССР, 5, 6. — Синская Е. Н. (1939). Дикая людерна в Сев. Осетии и прилегающих районах Грузии. Природа, 5. — Сочава В. Б. (1947а). Геоботанические наблюдения в горах и ущельях Малоаджарского хребта. Сов. бот., IV, 5. — Сочава В. Б. (1947б). Элементы древне-колхидской растительности мезофильного типа и происхождение буковых лесов на Кавказе. Второй Всесоюз. Географ. съезд, Тезисы докладов по биогеографии. — Сочава В. Б. (1948). Географические связи растительного покрова на территории СССР. Уч. Зап. Ленингр. Гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 73. — Сочава В. Б. (1949). О происхождении буковых лесов Кавказа. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2. — Сочава В. Б. (1950). Новейшие вертикальные движения земной коры и растительный покров. Землеведение. III (XLIII). — Тамашян С. Г. (1950). К систематике рода *Symphylota* С. А. М. (*Umbelliferae*). Бот. журн., 4. — Тахтаджян А. Л. (1946). К истории развития растительности Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, IV. — Толмачев А. И. (1947). Основные пути формирования высокогорных растительных ландшафтов северного полушария. Второй Всесоюз. географ. съезд, Тезисы докладов по биогеографии. — Толмачев А. И. (1948). Основные пути формирования рас-

тительности высокогорных ландшафтов северного полушария. Бот. журн., 2. — Тонакян Г. А. и С. Г. Наринян. (1949). К вопросу о специфичности водного питания растений субнивального пояса. Бюлл. Главн. бот. сада, 2. — Тумаджанов И. И. (1939). Бук и буковые леса в Нагорном Дагестане. Тр. Тбилисс. бот. инст. Груз. фил. АН СССР, VII. — Федоров Ан. А. (1940). Капуджих (фито-географический очерк). Изв. Армян. ФАН, 1—5. — Флеров А. Ф. (1938). Список растений Северного Кавказа и Дагестана. Ростиздат. — Харадзе А. Л. (1946). К изучению перигляциальной растительности Центрального Кавказа. Сообщ. Груз. АН, VII, 9—10. — Черняковская Е. Г. (1935). Род *Colchicum*. Флора СССР, IV. — Шифферс-Рафалович Е. В. (1946). Природная кормовая растительность горного Дагестана. Сб.: „Сельское хозяйство Дагестана“, изд. АН СССР. — Шифферс Е. В. (1951). К характеристике растительности природных кормовых угодий северо-западной части Кавказа. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 7. — Шишкин Б. К. (1948). Растительность БСЭ, ст. „СССР. Природа“. — Ярошенко П. Д. (1940). К истории высокогорной растительности Кавказа. Изв. Армянск. фил. АН СССР, 4—5. — Ярошенко П. Д. (1942). Опыт классификации травянистой высокогорной растительности Кавказа. Изв. Армянск. фил. АН СССР, 1—2 (15—16). — Ярошенко П. Д. (1950). Основы учения о растительном покрове, Географиз, М. — Engler A. (1879). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florenggebiete seit der Tertiärperiode. I Teil. Die Extratropische Gebiete der nördl. Hemisphäre. Leipzig.

Ботанический сад
Академии наук УССР,
Киев