

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ I

5

М А Й



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1965

ЛЕНИНГРАД

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ

УДК 581.9 : 006.3

ОБСУЖДЕНИЕ ПРОБЛЕМ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ НА X МЕЖДУНАРОДНОМ БОТАНИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ

Хотя география растений принадлежит к числу сравнительно давно сформировавшихся и обособившихся отраслей ботаники, она далеко не утратила своего значения и продолжает успешно развиваться. Накопление и интерпретация фактических данных, характеризующих закономерности распространения растений, особенности и пути формирования флор и их отдельных элементов, представляют большую ценность как для выработки научных представлений об эволюции растительного мира, так и для биогеографического районирования, обоснования мероприятий по интродукции растений, учету растительных ресурсов и т. д. В последнее время новым стимулом развития этой науки явились успехи других ботанических дисциплин, таких как биосистематика, цитотаксономия, палинология и палеоботаника. Тесный контакт географии растений с упомянутыми отраслями науки, взаимное обогащение идеями, методами и фактическим материалом несомненно способствовали прогрессу ботанических исследований на ряде участков их широкого фронта.

На X Международном ботаническом конгрессе (г. Эдинбург, 3—12 VIII 1964) вопросы географии растений находились в центре внимания участников симпозиума «Четвертичное оледенение и развитие умеренной флоры северного полушария». Кроме того, фитогеографическая проблематика обсуждалась на ряде секционных заседаний.

Доклад Р. Веста (R. G. West, Великобритания) был посвящен изменениям растительности в четвертичное время на фоне геологических условий. По мнению докладчика, четвертичный период характеризовался многократным повторением ледниковых эпох (число их достигало 6, а, быть может, и 7), в течение которых ледниковый покров распространялся из северных центров далеко в глубь областей современного умеренного климата, а местные горные ледники сильно активизировались. В отличие от третичного периода, условия среды в плейстоцене изменялись очень быстро, что оказало существенное влияние на флору и растительность. Смены растительности на территории Европы в ледниковые и межледниковые эпохи автор проиллюстрировал многочисленными пыльцевыми диаграммами. В различные ледниковые и межледниковые эпохи ход смен растительности не был одинаковым. Некоторые растительные сообщества, существовавшие в плейстоцене, по-видимому, не имеют аналогов в современной растительности.

Эволюция некоторых горных растений, по данным цитологии и эмбриологии, была освещена в докладе М. Скалинской (M. Skalinska, Польша). Флора Татр и Пиенин содержит много относительно древних, преимущественно диплоидных видов. Многие из них имеют широкий ареал и цитологически однообразны; некоторая региональная дифференциация является следствием мутаций. Среди диплоидных видов, однако, имеются и локальные эндемики (палеоэндемики). Особую группу образуют эндемики, вероятно, третичного возраста с высоким уровнем полиплоидии (*Saxifraga perdurans*, $2n=66$, *Chrysanthemum zawadskii*, $2n=54$). Предполагается, что они достигли высокой степени полиплоидии еще на ранних этапах их эволюции. Сравнительным изучением некоторых видов из Татр, Альп, Арктики и других районов установлена встречаемость полиплоидных форм (хромосомные расы); мутации, приведшие к этой дифференциации, были, очевидно, связаны с климатическими изменениями в ледниковые и межледниковые эпохи плейстоцена. Некоторые виды, диплоидные в Татрах (например, *Biscutella laevigata*), в других частях их ареала являются полиплоидными. Разнообразие условий среды в пределах сравнительно небольшой территории создает в горах Польши благоприятные условия для видообразования. Новые виды нередко возникают путем гибридизации с последующим увеличением числа хромосом. Ряд неоземиков, образовавшихся таким путем, представлен ануеплоидами; их стабильность поддерживается апомиксисом (*Poa granitica*) или вивипарией (*Poa nobilis*).

Темой доклада Е. Ентис-Шаферовой (J. Jentys-Szaferova, Польша) явилась история и эволюция некоторых видов берез в Европе. Влияние четвертичного оледенения на эволюцию европейских берез проявилось, во-первых, в изоляции северного

элемента, сохранившегося в европейских горах на положении реликта ледникового времени (примером служит близкая к *Betula tortuosa* *B. carpatica*), и, во-вторых, в появлении в пределах некоторых систематических групп новых видов в результате гибридизации, широкого распространения гибридов и их дериватов; этому благоприятствовали резкие изменения условий среды, вызванные оледенениями (пример — эндемичный польский вид *B. oycoviensis*).

Эндемизм флоры Альп в связи с оледенением был проанализирован К. Фаварже¹ (Cl. Favarger, Швейцария). Флора Альп подверглась в четвертичное время существенным изменениям, которые можно проследить лишь на широком географическом фоне (Пиренеи—Альпы—Карпаты). Оледенения обуславливали возможность обмена между флорами этих трех массивов, что привело к уменьшению эндемизма флоры собственно Альп. Палеоэндемики (древние таксоны, изолированные в систематическом отношении) и патроэндемики (таксоны, обычно диплоидные на территории эндемизма, но давшие начало в результате расселения полиплоидным видам и формам) распространены в периферической части горного массива Альп и более или менее связаны с территориями, не подвергавшимися или мало затронутыми оледенениями; по-видимому, они более многочисленны в Пиренеях. Схизоэндемики, возникшие вследствие раздробления ареала исходного вида с образованием серии викарных таксонов, выражены в Альпах не более, чем в смежных горных областях. Это свидетельствует о существовании пиренейско-альпийско-карпатских флористических связей и подтверждает тезис, что удаленность крайних популяций (например, западных или восточных) и различия в климате благоприятствовали морфологической дифференциации. Вымирание популяций в промежуточных пунктах во время оледенений, вероятно, также способствовало формированию эндемиков.

Автор уделяет особое внимание апоэндемикам, возникшим в результате гибридизации и полиплоидии; их образование, вероятно, в какой-то степени также связано с оледенениями. В отличие от исследователей, утверждающих, что эволюция высоко в горах всегда идет ускоренно, автор полагает, что в Альпах сравнительно спокойные периоды, в течение которых формировались схизоэндемики, чередовались с периодами резких геологических и климатических преобразований, для которых характерно возникновение апоэндемиков. По его мнению, не следует отрицать возможности сохранения в пределах некоторых горных территорий патро- и палеоэндемиков.

Б. Павловский (B. Pawlowski, Польша) сопоставил в своем докладе эндемизм флоры Альп и Карпат. В Альпах насчитывается 300—400 эндемичных видов и не менее 20 таксонов более высокого ранга (4 эндемичных рода: *Rhizobotrya*, *Hladnikia*, *Rhodothamnus*, *Berardia*; 12 подродов и по меньшей мере 12 подсекций и серий). В Карпатах число эндемичных видов составляет всего лишь 100—120. Здесь имеется 5—6 более крупных, чем вид, таксонов (2 рода: *Polyschemone* и *Pietrosia*; 3—4 серии).

Эндемичные таксоны более высокого ранга в Альпах сосредоточены по периферии горной страны (на юго-западной, южной, юго-восточной и северо-восточной окраинах), их ареалы обычно невелики. Отмечается концентрация эндемичных видов в одних и тех же районах, они свойственны всем высотным поясам растительности, многие из них обитают в расщелинах скал и на осыпях. Периферические районы, менее затронутые оледенением, являются как центрами консервации эндемиков, так и центрами неоэндемизма. В центральной части горной страны, где оледенение было очень интенсивным, число эндемиков невелико.

В Карпатах же, где плейстоценовое оледенение было слабым, концентрации эндемиков в периферических частях горной страны не наблюдается. Основными центрами эндемизма являются высокие горные цепи на северо-западе (в Татрах насчитывается 24 карпатских эндемика, в том числе 4 вида, свойственных только этой горной системе), северо-востоке и юго-востоке. В каждом из этих центров имеется 1—2 таксона более высокого, чем вид, ранга (на северо-западе — *Saxifraga* ser. *Perdurantes*, на северо-востоке — *Polyschemone*, *Pietrosia*, на юго-востоке — *Silene* ser. *Dinarica*). Преобладания скальных и осыпных видов среди эндемиков не наблюдается.

П. Л. Горчаковский (СССР) в докладе о влиянии четвертичного оледенения на формирование флоры Урала отметил, что древняя цепь Уральских гор к середине третичного периода была в значительной степени разрушена и неплененирована. Современный горный рельеф сформировался здесь в конце третичного периода и в плейстоцене в результате эпэрогенических поднятий. Широколиственно-лесной (неморальной) флористический комплекс, господствовавший на территории Урала в течение плиоцена, подвергся в плейстоцене разрушению; его обедненные остатки пережили эпоху максимального оледенения на западном склоне Южного Урала и в ряде мест на прилегающих равнинах. Следствием раздробления ареалов исходных неморальных видов, распространенных в Европе и на Кавказе, в сочетании со своеобразием местных условий среды явилось возникновение таких эндемиков, как *Lathyrus litvinovii*, *Knautia tatarica* и *Cicerbita gmelinii*. Вновь сформировавшаяся в плейстоцене высокогорная область стала ареной интенсивного видообразования, приведшего

¹ К. Фаварже, а также Е. Г. Бобров и А. И. Толмачев не смогли приехать на конгресс. Однако участники конгресса имели возможность ознакомиться с предварительно опубликованными резюме докладов и приняли их во внимание при обсуждении. Поскольку эти доклады представляют большой интерес и органически связаны с другими сообщениями по проблеме генезиса флор северного полушария, мы приводим их краткое содержание.

к возникновению эндемичных видов. Некоторые высокогорные эндемики (например, *Lagotis uralensis*, *Anemone biarmiensis*, *Gypsophila uralensis*) произошли от низинных, ранее более широко распространенных предков; другие (например, *Epilobium uralense*, *Gagea samojedorum*) отделились от высокогорных видов, проникших сюда из южных горных областей; имеются также виды, возникшие в результате гибридизации (нередко с последующим переходом к апомиксису). В эпоху максимального оледенения некоторые растения аркто-высокогорного комплекса расселились далеко на юг по Уральскому хребту и сохранились в его южной части до наших дней на положении реликтов. С этой же эпохой совпадает проникновение на Урал ряда горноазийских растений. Таким образом, плейстоценовые оледенения вызвали существенную перестройку уральской флоры и способствовали формированию ее эндемичного элемента.

В. Стийер (W. C. Steere, США) охарактеризовал в своем докладе северную умеренную флору бриофитов и влияние на нее четвертичного оледенения. На территории, подвергшейся покровному оледенению, многие виды мхов и печеночников полностью исчезли, другие же в результате вторичного расселения лишь отчасти восстановили свой былой ареал. В ряде не подвергшихся оледенению мест, в том числе и в Арктике, многие виды смогли сохраниться до наших дней. Из-за недостатка фактических данных в каждом отдельном случае практически невозможно решить, являются ли они доледниковыми или межледниковыми реликтами. Изучение ископаемых остатков из торфяных и других четвертичных отложений проливает свет на изменение климата и в связи с этим на бывшее географическое распространение бриофитов. Особый интерес представляют случаи дизъюнктивного распространения ряда бриофитов, ареалы которых расположены в Арктике и на севере boreальной зоны, а оторванные местонахождения — значительно южнее в горах, вплоть до Скалистых гор в штате Колорадо (США) и Татр в Польше. Широкие возможности для восстановления смен климата и растительности в течение четвертичного времени открыло использование радиоактивного углерода (C_{14}) при определении абсолютного возраста полуразложившихся растительных остатков в торфяных и других отложениях.

Доклад Аскелла и Дорис Лёве (А. и D. Löve, Канада) был посвящен проблеме североатлантической флоры, ее истории и новейшей эволюции. Они отмечают, что флора северной Атлантики лишь в очень незначительной степени является дериватом третичной мезофитной флоры. Напротив, в ее составе преобладают boreально-арктические элементы, проникшие сюда в позднечетвертичное время. В течение плейстоценовых оледенений эта флора была сильно обеднена, однако около 10% ее первоначального состава (в том числе и некоторые виды деревьев) смогли сохраниться в незатронутых оледенениями рефугиумах. Согласно современным представлениям, основанным на гипотезе континентального дрейфа, свободное расселение растений между материками, а также с них на острова, прервалось в северной Атлантике рано, за исключением, быть может, Крайнего Севера. Однако имеются данные, свидетельствующие о кратковременном существовании в среднем плейстоцене моста суши (в районе современного подводного Североатлантического хребта), который мог обеспечить некоторое пополнение флоры этой области.

Хотя эндемизм в неоднородной по своему составу аркто-альпийской флоре значителен, локальные эндемики в отдельных, ныне изолированных районах Североатлантической области редки, за исключением молодых агамных видов. Причины этого сложны и разнообразны. Можно предположить, что одной из основных причин, определивших слабую выраженность эндемизма флоры в этих районах, является частая встречаемость полиплоидов; это, по-видимому, связано с сильным обеднением видового состава данной флоры в плейстоцене (в пределах малочисленных популяций полиплоидия несомненно препятствует морфологической эволюции).

В докладе Дж. Пакера и А. Джонсона (J. G. Packer и A. W. Johnson, США) «Цитотаксономическое изучение флоры северо-западной части Аляски» характеризуются фитогеографические связи неподвергшейся оледенению части полуострова, приводятся хромосомные числа ряда видов в связи с их распространением и принадлежностью к отдельным элементам флоры. Особенно подробно рассматривается вопрос о встречаемости полиплоидов в разных типах растительных сообществ.

Тема доклада Е. Г. Боброва (СССР) — роль интрогрессивной гибридизации во флоре Восточной Европы и Сибири. В плейстоцене на территории Средней Сибири создались благоприятные условия для интрогрессивной гибридизации, отчетливо проявившейся в родах *Betula*, *Adenophora*, *Polygonum*, *Sanguisorba*, *Larix*, *Oxytropis*, *Spiraea*, *Potentilla*, *Ribes*, *Vicia*, *Aconitum*, *Pulsatilla*, *Phlojodicarpus*, *Melilotus*.

В европейской части СССР интрогрессивная гибридизация особенно ярко выражена на равнинах эрратической области в родах *Picea*, *Rosa*, *Pulsatilla*, *Primula*, *Tilia*. Отмечена она и значительно южнее (*Cornus*), а также на крайнем северо-востоке, где связана с более поздними морскими трансгрессиями (*Primula*). Интрогрессивная гибридизация в роде *Knautia* в Карпатах, вероятно, также обусловлена четвертичным оледенением. В пустынной зоне Центральной Азии интрогрессивной гибридизации в родах *Eremostachys*, *Zygophyllum*, *Agropyrum* и *Galium* благоприятствовали четвертичные оледенения в горах, а также сокращение Арало-Каспийского бассейна.

А. И. Толмачев (СССР) затронул проблему эволюции растений в арктической Евразии в течение и после четвертичного оледенения. Положение о том, что арктическая флора, так же как и тундровый ландшафт — образование относительно молодое, ныне получило широкое признание. С ним согласуется выявленное в результате биосистематических исследований значительное участие полиплоидных видов в сло-

жении этого флористического комплекса, а также в целом высокий уровень полиплоидии различных арктических растений. Частую встречаемость в Арктике полиплоидных видов принято объяснять как следствие приспособления растений к так называемым крайним условиям существования. Хотя в общем это и верно, не следует преувеличивать ни молодости арктической флоры, ни экстремального характера условий существования растений в Арктике. В арктическом флористическом комплексе имеется группа видов, существующая с самого начала его становления (эоарктический элемент). Условия существования этого элемента, сложившиеся в начале четвертичного периода, сохранялись в малоизмененном виде приблизительно в течение миллиона лет (в то время как в субарктических областях они неоднократно подвергались существенным изменениям). Среди эоарктических видов сравнительно велик процент диплоидов и тетраплоидов.

Обогащение арктической флоры в результате проникновения в Арктику ранее там отсутствовавших растений горного (альпийского) происхождения повлекло за собой образование новых форм с высоким уровнем полиплоидии, благоприятствовало расовой дифференциации и гибридизации.

Х. Хара (Н. Нага, Япония) осветил в своем докладе эволюцию флоры Японии в особенности в период четвертичного оледенения. Флора Японии насчитывает около 5000 видов сосудистых растений. По меньшей мере вплоть до миоцена японская флора была флорой субтропического климата; некоторые представители ее (виды родов *Sequoia*, *Liriodendron*) исчезли в Японии к концу плиоцена, другие же (*Shortia*, *Cercidiphyllum*) пережили ледниковые эпохи, так как климат в это время оставался относительно мягким. В связи с периодическими изменениями условий среды в плейстоцене на территории Японии получали широкое распространение растения то бореального, то субтропического комплекса. Автор подробно анализирует дифференциацию и видообразование в некоторых систематических группах субтропической Японо-Китайско-Гималайской флоры (на примере родов *Aucuba*, *Smilacina* и др.). Цитотаксономический анализ показал, что в течение плейстоцена в некоторых систематических группах эволюция происходила на диплоидном уровне (*Rosa nipponensis*, $2n=14$), в то время как в других группах сформировались местные полиплоидные расы (*Chionographis japonica*, $2n=24$ или 42). Известны случаи высокой полиплоидности (*Valeriana sambucifolia* var. *fauriei*, $2n=70$ или 98). В высокогорной флоре некоторые эндемичные таксоны достигли видового уровня (*Phyllococe nipponica*, *Oxytropis japonica*), другие же (*Dryas octopetala* var. *asiatica*) не превысили уровня разновидности. Однако среди многих представителей циркумполярной или северо-тихоокеанской флоры (*Loiseleuria procumbens*, *Pinus pumila* и др.) в Японии местной таксономической дифференциации не обнаруживается. Во многих систематических группах эволюция интенсивно протекает и в настоящее время; локальные расы и микровиды известны в родах *Cirsium*, *Hypericum*, *Viola* и др.; в родах *Salix* и *Prunus* ярко выражена гибридизация.

На секционных заседаниях были заслушаны также доклады М. Зоари (М. Zohari, Израиль), «О понятии фитогеографического района на примере Среднего Востока», П. Дэвиса (Р. Н. Davis, Великобритания) «Некоторые проблемы фитогеографического районирования», Е. Шельпе (Е. А. Schelpe, Южноафриканская Республика) «Фитогеографический обзор птеридофитов Южной Африки», Ф. Хенпера (F. N. Herper, Великобритания) «Фитогеографические связи флоры западной Африки» и В. Хартли (W. Hartley, Великобритания) «Фитогеографический анализ флоры злаков».

Развернувшиеся дискуссии были интересными и полезными, они охватили широкий круг актуальных проблем современной географии растений. В частности, оживленные прения развернулись вокруг гипотез перемещения материков и заноса зачатков растений на дальние расстояния.

Анализ доложенных и подвергшихся обсуждению на конгрессе материалов свидетельствует о том, что фитогеографические исследования интенсивно и успешно проводятся в большинстве стран. Результаты этих исследований представляют большой научный интерес и имеют прикладное значение.

В последнее время во многих странах (Канада, США, Великобритания, Польша и др.) ясно наметилась плодотворная тенденция широкого привлечения цитотаксономических данных для решения фитогеографических проблем. Многочисленные доклады по этому вопросу, заслушанные на конгрессе, свидетельствуют о том, что кариологические и цитотаксономические данные могут быть с успехом применены при выявлении генезиса отдельных элементов флор, их современного состояния и тенденций дальнейшей эволюции. Нельзя не отметить, что в СССР такого рода исследования проводятся еще, к сожалению, явно недостаточно.

Многие выступавшие отмечали, что серьезным препятствием для обобщения фактических материалов и теоретических выводов в фитогеографии является недостаточная и неравномерная изученность распространения растений на территории ряда стран. В связи с этим обсуждалось и получило поддержку внесенное норвежскими ботаниками предложение об организации картирования ареалов растений флоры Европы (с применением более точных методов) объединенными усилиями ботаников ряда европейских стран. Международное сотрудничество в области географии растений чрезвычайно важно для успешного развития этой науки.

П. Л. Горчаковский.