

К ИСТОРИИ ВЫСОКОГОРНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАВКАЗА.

Одной из особенностей высокогорных областей является то, что в них вековые смены растительных формаций протекают сравнительно медленными темпами. Это объясняется соответственно медленными изменениями климата многих высокогорий от неогена до современной эпохи. Правда, сама территория альпийского и субальпийского поясов время от времени то расширяла, то суживала свои границы, но климат ее претерпевал гораздо меньше изменений, чем в любом нижележащем поясе. Отсюда богатство высокогорной области реликтовыми формациями, так что в настоящее время мы имеем возможность наблюдать там, наряду с находящимися в своем расцвете климаксами современной эпохи, также и реликтовые климаксы различных климатических периодов прошлого, нередко даже бок о бок друг с другом. Это обстоятельство позволяет с достаточной ясностью представить схему истории растительного покрова высокогорий с третичного периода до наших дней.

Какова была растительность безлесных высокогорий Кавказа в третичную эпоху? Чтобы ответить на этот вопрос, мы постараемся прежде всего выяснить, какие виды или группы видов растений господствовали тогда в безлесных высокогорьях.

В современную эпоху основной фон развитых сомкнутых фитоценозов в высокогорной области Кавказа образуют злаки. В субальпийском поясе они составляют основу субальпийских лугов, причем можно считать установленным, что как раз только среди *злаковых* субальпийских лугов (в которых разнотравье играет подчиненную роль) и имеются первичные (не антропогенные) типы. Те же субальпийские луга, в которых господствует разнотравье, в громадном большинстве случаев, возникают на месте уничтоженных человеком лесов. В современном альпийском поясе злаки играют также очень большую роль. Их мало там только на явно вторичных коврах с господством *Sibbaldia* и *Alchemilla*, на первичных же коврах злаки, хотя нередко имеют небольшое обилие, но являются тем не менее очень характерной составной частью травостоя: сюда относятся: *Poa alpina*, *Agrostis Ruprechtii* и мн. другие виды. Кроме того, злаки еще более характерны для альпийских лугов, называемых часто „альпий-

скими лужайками“, поскольку они встречаются чаще всего пятнами на фоне скал и осыпей.

Составляли ли злаки и в третичную эпоху основу сомкнутых фитоценозов высокогорной области? Я. С. Медведев в своем „Кратком фитогеографическом очерке высокогорной области Кавказа“ приводит список третичных обитателей высокогорий Кавказа, к каковым из злаков причисляет только семь видов: *Alopecurus vaginatus*, *Alopecurus glacialis*, *Alopecurus sericeus*, *Alopecurus textilis*, *Colpodium fibrosum*, *Colpodium versicolor* и *Colpodium variegatum*^{*}. Основанием для отнесения этих видов к числу третичных аборигенов кавказских высокогорий послужило автору, во-первых, то обстоятельство, что эти виды обитают ныне исключительно на Кавказе и в Передней Азии, не встречаясь в умеренных и холодных странах Европы; кроме того, их ближайшие родственные формы не поднимаются за пределы низших горных районов этих стран. Доводы эти надо считать достаточно основательными: они указывают на значительную изолированность топографических ареалов этих видов, говорящую в пользу их древности, и, кроме того, на то, что эти виды не могли проникнуть на Кавказ в течение плейстоцена вместе с волной нахлынувших тогда на Кавказ бореальных видов. Список Я. С. Медведева можно теперь несколько увеличить, включив в него некоторые, установленные уже в последующие годы виды высокогорных *Alopecurus* и *Colpodium*, как, напр., интереснейший и безусловно древний *Colpodium araraticum* (Lipsky) G. Wor. и нек. др. Мы не видим возможности пополнить этот список еще представителями других родов злаков. Единственно, что, быть может, следует еще в него включить, но и то под сомнением,—это *Poa polydchroa* (Trautv.) Grossh. — морфологически ярко выраженный древний тип, по строению колосков занимающий промежуточное положение между *Poa* и *Festuca*. Согласно последним исследованиям, переднеазиатскую *Poa polydchroa* нельзя отождествлять с горноевропейской *Poa violacea* Bellard, как это делалось раньше.

Все перечисленные древние высокогорные злаки Кавказа растут в настоящее время не на лугах или коврах, а на сильно каменистых склонах и осыпях, почти или вовсе не проникая в фитоценозы с сомкнутым травостоем. Эти растения совершенно чужды основным формациям (климаксам) современной высокогорной области Кавказа, т. е. субальпийским лугам и альпийским коврам. Отсюда вывод, что в третичную эпоху сомкнутые фитоценозы высокогорий Кавказа имели иную структуру, будучи лишены злаковой дерновой основы. Злаки в создании их тогда не участвовали, произрастая лишь на скалистых

¹ Трн последних вида приведены у Я. С. Медведева в старой синонимике, т. е. как: *Catabrosa fibrosa* Trautv., *Catabrosa Steveni* Trin. и *Catabrosa balansae* Boiss.

склонах и осыпях. Этот вывод косвенно подтверждает и мнение Я. С. Медведева, который, руководствуясь соображениями о господствовавших в третичную эпоху в высокогорьях Кавказа климатах, пишет: „Ровный, влажный климат в тот период широкого распространения вокруг Кавказа морей и продолжительность вегетационного времени создали в тогдашней высокогорной его области благоприятные условия для жизнедеятельности растений. Этому должна была способствовать и значительная приспособленность последних к условиям жизни, вследствие большой длительности доледникового ее периода, сделавшей их жизнеустойчивыми. Всего вероятнее, что это была растительность по преимуществу кустарников и рослых многолетников...“ Надо думать, добавим мы, что значительную роль играли тогда заросли, сходные с современным субальпийским высококотравием, которые занимали тогда большие пространства, перемежаясь или сочетаясь с зарослями вечнозеленых кустарников, близких к современным рододендронникам.

Но вот субтропический климат, господствовавший на Кавказе в третичную эпоху, стал меняться: с далекого севера Евразии двинулись на юг льды. Массы льда, расширившие на евразийской равнине свою территорию далеко на юг, хотя и не достигли Кавказа, но вызвали сильное похолодание климата, в результате чего в горах Кавказа образовались большие количества снега и льда. Ледники местами спустились с верхних точек гор почти до низменности, на многих хребтах образовался пояс вечного снега. На равнине Евразии двинувшиеся на юг массы льда заставили отступать на юг арктическую растительность, и в ледниковые эпохи современная степная зона русской равнины изобиловала арктическими видами. Много арктических видов проникло тогда и на Кавказ. Злаковую дерновую основу современных сомкнутых фитоценозов в высокогорьях Кавказа составляют исключительно виды, проникшие на Кавказ в течение плейстоцена, и из них наибольший процент приходится на виды, имеющие горно-бореальный тип ареала, а также на виды, являющиеся их ближайшими производными, обособившимися в отдельные географические расы уже впоследствии.

Таким образом, если мы вправе допустить отсутствие на Кавказе сомкнутых злаковых фитоценозов в третичную эпоху, то для плейстоцена, наоборот, следует предположить их интенсивное формирование. Была ли это тогда по преимуществу растительность лугов? Надо полагать, что нет. В ту эпоху, когда в высокогорьях Кавказа господствовал холодный аркто-альпийский климат, там не могли преобладать луга с их неторфянистыми почвами и преобладанием мезофитов. Естественнее всего допустить, что в ледниковые и околледниковые периоды в высокогорьях Кавказа доминировал тот тип растительности, который в западноевропейской литературе

обозначается часто термином „Heiden“, а в нашей литературе иногда именуется „пустошами“. Сюда относятся *Nardeta*¹, *Festuceta ovina* (но не *F. sulcatae*), *Cobresieta*, т. е. фитоценозы с господством злаков или осоковых психрофильного олиготрофного типа. В этих травяных пустошах плотные дерновины доминирующего злака или осоки покрывают почву сплошь или почти сплошь, и этим пустоши резко отличаются по своей структуре от лугов с их диффузным рыхлокустовым злаковым дерном и от степей с их мозаичной структурой, составленной из крупных дернин—кочек плотнокустовых злаков и из слабо задерненного фона с обилием двудольных.

В ледниковые и окололедниковые („бореальные“) периоды травяные пустоши в высокогорьях Кавказа сочетались с мелкими арктоальпийскими кустарниками: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, карликовыми ивами и т. п., которые тогда играли в горах Кавказа значительно большую роль, чем теперь. В общем в то время в высокогорьях Кавказа господствовал тип растительности, экологически, структурно и физиономически близкий к современной полярной тундре. Но на фоне этой тундры в защищенных убежищах уцелели тогда и третичные реликты в виде элементов высокотравия и рододендронников. Что же касается мезофильных луговых злаков, то они хотя и проникли на Кавказ в плейстоцене, но в то время они в составе сомкнутых фитоценозов играли еще незначительную роль, будучи, по всей вероятности, приурочены лишь к более сухим и теплым местообитаниям: скалистым склонам и осыпям, главным образом на более крутых южных склонах, образуя фитоценозы, близкие к современным „альпийским лужайкам“. Формирование мезофильных высокогорных лугов могло в плейстоцене, по климатическим причинам, сделать лишь свои первые шаги, путем образования фитоценозов, хотя и близких к современным лугам, но имевших более простую структуру. Это формирование мезофильных лугов продолжается и в настоящее время и может быть иллюстрировано такими типами, как различные переходы от высокотравия к лугам, далее, как примитивные гравилатово-осоковые луга, описанные А. А. Колаковским из высокогорий Абхазии и т. д.

Что же касается современной эпохи, то она характеризуется господством в высокогорьях Кавказа мезофильных луговых и относительно мезофильных—ковровых типов. Наконец, следует еще упомянуть о так наз. „ксеротических фазах“, т. е. о сухих периодах, имевших место в межледниковые периоды и в послеледниковую эпоху и сопровождавшихся расширением роли ксерофитов. В высокого-

¹ Однако, наряду с реликтовыми *Nardeta* в высокогорьях Кавказа часто встречаются и вторичные *Nardeta*, распространяющиеся в результате ухудшения почвенной аэрации и связанного с этим торфообразования под влиянием интенсивного выпаса. *Примеч. автора.*

рьях Кавказа шло тогда формирование степей типа *Festuceta varia* и *Seslerieta*, а также сухих субальпийских и альпийских лугов типа „*Xerobrometa*“ с формами *Bromus veriegatus*, близкими к степному *Bromus erectus*. Впоследствии эти степные фитоценозы претерпели в связи с увлажнением климата сильное видоизменение и в настоящее время представлены в виде наводненных луговыми элементами реликтовых типов. Вот почему, напр., современные *Festuceta varia* представляют формацию, которую трудно отнести и к лугам и к степям. По структуре—это степи, а по флористическому составу, исключая *Festuca varia*,—луга. *Festuceta varia*—это реликтовые степи ксеротических фаз, претерпевшие в современную эпоху олуговение. Такие *Festuceta* занимают громадные площади на восточной оконечности Главного Кавказского хребта, в других же районах Кавказа они являются иногда вторичным типом, поскольку сама *Festuca varia* легко выносит скотобой и под его воздействием нередко засоряет высокогорные луга. Но сходство таких вторичных *Festuca* с реликтовыми лишь чисто внешнее, т. к. история их глубоко различна. Сравнительно слабо олуговевшие *Festuceta varia* еще сохранились кое-где в наиболее сухих уголках высокогорной области Кавказа. В этих фитоценозах к *Festuca varia* примешаны в большом количестве такие ксерофиты, как виды: *Thymus*, *Stipa* и нек. др. На Муравдагском хребте А. А. Долуханов описал ассоциацию из *Festuceta varia*, *Stipa capillata* и *Juniperus rugmaea*, а в нухинских высокогорьях я встречал в *Festuceta varia* форму *Bromus*, почти вполне идентичную со степным *Bromus erectus*.

Необходимо отметить, что и вся история вида *Festuca varia* ставит его особняком от луговых злаков Кавказа, громадное большинство которых имеет, как уже упоминалось, горно-бореальное происхождение. Для обоснования этого позволю себе привести некоторые данные. Вид *Festuca varia* Haenke относится к подсекции *Intravaginales* секции *Variae* и является наиболее полиморфным и наиболее молодым видом этой секции. Вид этот подразделяется на несколько подвидов, причем наибольшим полиморфизмом обладает *subsp. euvaria* Hack., имеющий, согласно данным известного монографа рода *Festuca*—Сент-Ива (А. Saint-Jves 1926—1929), десять форм (вариаций и субвариаций). *Subsp. euvaria* населяет горные области Южной Европы от Франции и Швейцарии до Болгарии, Кавказа и Малой Азии. Наибольшее разнообразие форм этого подвида известно, по Сент-Иву, из Малой Азии (5 форм, а именно: *var. genuina*, *graeca*, *Woronowi* и *var. cyllenica* с *subv.: eucyllenica* и *calva*). С другой стороны, как отмечал еще Гаккель (1882), древнейшие формы всей секции *Variae* следует искать в подсекции *Extravaginales*, виды которой ограничивают свои ареалы западной частью ареала всей секции *Variae*: Пиренеями, Аппенинами, Альпами, го-

рами Греции, Далмации, Кroatии, Штирии, Трансильвании и, наконец, Карпатами (*F. carpatica* Dietr.). Отсюда следует вывод об определенной направленности в истории расселения форм секции *Variae*: зародившись в юго-западной Европе, эти формы в дальнейшем стали продвигаться на восток и в Малой Азии (и на Кавказе) дали второй новейший очаг формообразования. Местом же первоначального возникновения секции *Variae* были, по всей вероятности, горные области Южной Испании и Северной Африки. В пользу этого предположения говорит то, что как раз в этих областях сосредоточены представители двух ближайших секций рода *Festuca*, именно секции *Scariosae* с единственным видом *F. granatensis* Boiss. (южная Испания) и секции *Subbulbosae*, заключающей, по Гаккелю, три вида, из которых *F. triflora* встречается только в южной Испании и Алжире, а *F. coerulescens*—в южной Испании, Сицилии и Алжире.

Таким образом, географизм происхождения *Festuca varia*, с одной стороны, и громадного большинства луговых злаков, с другой—неодинаков. *Festuca varia* происходит из гор Западного Средиземья, а основная масса кавказских луговых злаков горно-бореального происхождения, причем одни из них голарктики, как, напр., *Poa pratensis*, *Agrostis alba* и мн. др., а флористические корни других надо искать в горах Центральной Азии, куда приводит, напр., изучение родственных связей таких видов, как: *Bromus variegatus*, *Koeleria caucasica* и мн. др.

Festuca varia глубоко отлична от луговых злаков и экологически: она—резко выраженный ксерофит, и габитуально—она типичный плотнокустовой злак. Все это говорит в пользу возможности одновременного появления на Кавказе *Festuca varia* и высокогорных луговых злаков, на отсутствие первоначальной связи *Festuca varia* с высокогорными лугами и подтверждает возможность заселения кавказских гор степями с *Festuca varia*—в ксеротические фазы.

В ксеротические фазы произошла миграция многих растений с гор Центральной Азии и юга Европы на западно-сибирскую и европейскую низменности и формирование на ней зоны степей; в эти же эпохи, надо полагать, *Festuca varia* проникла на Кавказ и в Малую Азию, поскольку расширению ее ареала способствовал тогда климат.

Олуговение претерпели в современную эпоху не только высокогорные степи типа *Festuceta varia*, но и высокогорные пустоши типа *Nardeta*, *Cobresieta* и т. д. И степи и пустоши мы встречаем теперь в высокогорьях Кавказа лишь в виде видоизмененных реликтовых субклимаксов, реже реликтовых климаксов.

Таким образом, последовательность основных этапов истории высокогорной растительности Кавказа с третичного периода рисуется в виде такой схемы:

Третичная эпоха (Неоген). Климат теплый, ровный. Преобладают заросли высоких многолетних трав, сочетающиеся с зарослями вечнозеленых кустарников типа рододендронников.

Ледниковые и околледниковые („бореальные“) периоды. Климат аркто-альпийский. Преобладают травяные пустоши и заросли карликовых аркто-альпийских кустарников. На фоне этой высокогорной тундры сохраняются в защищенных убежищах элементы высокотравия и рододендронников.

Ксеротические фазы. Климат более сухой. Сильное развитие получают степи типа *Festuceta varia*, а также сухие луга типа *Xetobrometa*.

Современная эпоха. Климат умеренно-континентальный. Главнейшее развитие получает мезофильный луговой тип и частично замещающий его в альпийском поясе—ковровый тип. Пустоши, степи, высокотравие и рододендронники отходят на второй план, частью переходя на положение видоизмененных (олуговевших) субклимаксов, частью на положение стадий, сукцессионно сменяющихся лугами и коврами. Так, например, в наблюдающихся теперь в высокогорьях Кавказа сукцессиях по схемам: 1) лес→высокотравие→субальпийские луга и 2) лес→рододендронники→субальпийские луга, высокотравие и рододендронники играют роль временных стадий и надвигание на них лугов на каждом данном участке отображает общий исторический процесс, обусловленный вековыми изменениями климата.

Роль временных стадий, но уже при заростании скал и осыпей, в особенности в западной части Кавказа, играют и *Festuceta varia*, тогда как в более сухой восточной части они встречаются и в виде реликтовых субклимаксов и даже реликтовых климаксов, претерпевших, однако, олугование.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Долуханов А. Г. Верхние пределы леса в горах восточной части Малого Кавказа, Баку, 1932,
Колаковский А. А. Растительность Бзыбского известнякового хребта как кормовая база для животноводства. Сухуми, 1937.
Медведев Я. С. Растительность Кавказа. т. I, вып. I, Тифлис, 1915 г.
Hackel E. Monographia Festucarum europaearum. Kassel und Berlin, 1882.
Saint-Jves A. Contribution a l'etude des Festuca (Subgen. Eu-festuca) de l'Orient.—„Candollea“ III, Genève, 1926—1929.