

ВОПРОСЫ ФЛОРОГЕНЕЗА КАВКАЗА И СРЕДНЕЙ РОССИИ В ТРУДАХ АНДРЕЯ ГЕОРГИЕВИЧА ЕЛЕНЕВСКОГО

А.С. Зернов

Ключевые слова
флорогенез
Кавказ
Средняя Россия

Аннотация. В статье дан обзор представлений Андрея Георгиевича Еленевского по вопросу истории развития флор Малого Кавказа, Внутреннего Дагестана и среднерусских степей. Изложено краткое содержание основных трудов проф. А.Г. Еленевского по флорогенезу изученных им регионов.

Поступила в редакцию 15.12.2013

Проблема происхождения флоры Кавказа и Восточной Европы волновала Андрея Георгиевича Еленевского (А.Г.) с начала его научной деятельности.

В 1956-1959 гг. А.Г. предпринял ряд экспедиций в Зангезур (Армения), главным образом, обратив внимание на малопосещавшиеся районы. В первую очередь, им исследованы ущелья рек Воротан, Вахчи, Гехи, гора Хуступ, урочище Яглу-Дара и др. Собранный гербарий состоит, приблизительно, из 1500 видов. Обработка его, вместе со сборами других коллекторов, привела к созданию критического конспекта флоры Зангезура, насчитывающего 1707 видов.

В процессе обработки материалов и изучения литературы у А.Г. возник ряд соображений флорогенетического порядка (Еленевский, 1964, 1965), что дало возможность, после специальных исследований, разработать главу кандидатской диссертации, касающуюся истории флоры Малого Кавказа.

В центре его интереса, как и большинства предыдущих исследователей, находилась, прежде всего, альпийская флора, как наиболее оригинальная.

Проведя анализ взглядов на генезис флоры Кавказа Н.И. Кузнецова, Я.С. Медведева, А.А. Гроссгейма, В.П. Малеева, А.А. Федорова, М.Г. Попова, С.С. Харкевича, А.И. Толмачева, А.Л. Тахтаджяна, А.Г. заключает, что вопрос о возрасте высокогорной флоры ре-

шается по-разному. Кузнецов, Федоров, Тахтаджян считают ядро альпийской флоры третичным; Медведев, Малеев, Харкевич и другие большую роль признают за четвертичными процессами. По-разному решается и вопрос о способе происхождения этой флоры, т.е. пришла ли она извне или выработалась автохтонно. Большинство ученых, включая и Попова, решительно высказываются в пользу автохтонного формирования. Однако Медведев, Малеев и в значительной степени Гроссгейм придают миграционным процессам очень большое значение. С точки зрения Тахтаджяна, отрицающего формирование холодостойкой флоры на севере, А.Г. не сог-



Рис. 1. А.Г. Еленевский (1928–2010)

лашается и приводит следующие возражения. Во-первых, в миоцене-плиocene на окраине аркто-третичной флоры не могло не быть условий для формирования криофильных видов в результате прогрессирующего похолодания. Во-вторых, невозможно представить конкретно проецирование вертикальных поясов на широтные зоны. Ведь, очевидно, этому предшествовал длительный путь криофильных видов через области, занятые лесами тургайского типа, а миграция подобного масштаба по горным хребтам вряд ли возможна, да и положение хребтов не везде это допускает.

Далее, подходя непосредственно к проблеме возраста и происхождения флоры Малого Кавказа, А.Г. проводит анализ альпийской флоры этой территории, выясняя ее систематический состав, географические и таксономические отношения 316 видов (141 рода из 41 семейства). В ходе глубокого анализа А.Г. установлено, что альпийская флора Армении и Карабаха распадается на две основные группы видов: растения ковров и петрофиты. Они различны не только экологически – между ними лежит глубочайшее флорогенетическое различие.

Ковры на Малом Кавказе пользуются значительно меньшим распространением, чем на Главном хребте. Приуроченность к ледниковым формам рельефа говорит в пользу возникновения этих сообществ с первыми оледенениями, когда, видимо, шли интенсивные широтные и долготные миграции. Большинство ковровых видов широко распростране-

ны по Кавказу и зачастую представлены в других районах Евразии близкими расами. Таковы виды *Sibbaldia*, *Centaurea fischeri*, *Polygala alpicola* (рис. 2) и др. Значительное число видов составляют аркто-альпийцы *Thalictrum alpinum*, *Gnaphalium supinum*, *Viola biflora* и др. На Малом Кавказе они встречаются значительно реже, чем на Большом, южнее же, как правило, вовсе неизвестны. Есть все основания полагать, что большинство ковровых видов Малый Кавказ получил с севера. Юго-восточный путь миграции можно принять для видов подобных *Oxytropis cyanea* и *Pedicularis crassirostris*. К тем же выводам о миграционном, в основном, происхождении ковровых видов привел А.Г. анализ кавказских видов типового подрода рода *Gentiana*.

Высокогорные петрофиты насчитывают на Малом Кавказе 90 видов, т. е. менее трети всей альпийской флоры. Приблизительно, половина их отсутствует на Большом Кавказе, что представляется удивительным при столь близком расположении территорий. Анализ родственных связей петрофитов показывает, что многие из них обладают изолированным положением в системе. Близко родственные виды, если они есть, находятся на значительном удалении. Если прибавить к этому узкие, весьма ограниченные ареалы, то становится ясной глубокая древность петрофитов. Таковы, например, *Didymophysa aucheri*, *Physoptichis gnaphalodes*, *Anchonium elichrysofolium*, *Delphinium foetidum* (рис. 3), *Dracocephalum botryoides* и др. Родственные им виды произ-



Рис. 2. *Polygala alpicola* Rupr.



Рис. 3. *Oxytropis cyanea* M. Bieb.

растают подчас не в Иране или Малой Азии, а в таких удаленных областях как Испания или Гималаи. Однако все родственные связи ограничиваются Древним Средиземьем. А.Г. полагал, что формирование высокогорной петрофитной флоры шло внутри флоры древнесредиземноморской. У высокогорных петрофитов нередко выступают и характерные для древнесредиземноморских видов «вельвичиевые» корни, например, в роде *Helichrysum*. Однако реликтов «флоры Вельвичии» на Кавказе ожидать нельзя.

Таким образом, по мнению А.Г., лугово-ковровые виды имеют в основном плейстоценовый возраст и аллохтонное происхождение. Высокогорные петрофиты принадлежат к миоцен-плиоценовым группам. Их развитие неразрывно связано со всем комплексом древнесредиземноморской флоры, к которой они принадлежат, и протекало, напротив, автохтонно в пределах области Древнего Средиземья. Третичная высокогорная растительность Главного Кавказского хребта была представлена формациями, близкими к современному высокотравью, и зарослями кустарников, в частности рододендронами.

По мнению А.Г., современная лесная флора Армении и Карабаха является сильно обедненной производной аркто-третичной флоры. В лесах Зангезура имеется всего несколько видов, которые можно считать реликтами аркто-третичной флоры. Сюда относятся *Carex phyllostachys*, *Orchis schelkownikowii*, *Arabis christiani* и *Taxus baccata*. Особенно замечателен *Carex phyllostachys*, обладающий рядом примитивных морфологических признаков. Изолированное положение в системе и географическое распространение (ареал разорван на гирканскую и балканскую части) говорят в пользу значительной древности вида. Основная же масса лесных видов состоит из трех флорогенетических элементов: а) бореального, б) пребореального и в) кверцетального.

В составе нагорно-ксерофильной флоры Южного Закавказья особенно многочисленны по числу видов и играют преимущественную роль в ландшафте настоящие древнесре-

диземноморские роды *Astragalus*, *Linaria*, *Acantholimon*, *Silene* и множество других. Для большинства из них можно легко проследить аркто-третичные лесные корни. С флорогенетической точки зрения А.Г. проанализированы секции *Sclerocalycinae* и *Auriculatae* одного из крупнейших во флоре Южного Закавказья рода *Silene*. Род *Silene* – типичный древнесредиземноморский род, имеющий широкий экологический диапазон, но, главным образом, свойственный нагорно-ксерофитным формациям. А.Г. предполагал, что род возник от аркто-третичного рода *Lychnis*. Оба подрода сформировались еще в конце миоцена, причем дошло до нас несколько очень древних ксерофитных видов. Таков, например, *Silene pungens*. Интенсивное видообразование продолжалось в плиоцене и происходит в четвертичном периоде. Видообразование в роде *Silene* шло под знаком ксерофитизации, эфемеризации и ореофитизации.

Экспедиция 1965 года побудила А.Г. к флорогенетическому анализу внутреннего Дагестана (Еленевский, 1966). Внутренний Дагестан как особая ботанико-географическая провинция существует с 1901 г., когда была опубликована работа Н.И. Кузнецова «Карта ботанико-географических провинций Кавказского края» в связи с предстоящим выходом в свет первых выпусков «*Flora caucasica critica*».

Со свойственным А.Г. критическим взглядом на «авторитетное» мнение, он подвергает проверке уровень эндемизма региона и из 86 дагестанских эндемиков, указанных в литературе, по его мнению, таковыми оказываются 72. Из оценки эндемизма им исключены 14 видов на следующих основаниях: *Crepis ruprechtii*, следует считать синонимом *C. sibirica*, *Saxifraga laevis*, не отличается от *S. pseudolaevis*, *Iris timofejevii*, напрасно выделенный из *I. taurica*; эндемизм *Alchemilla* и *Psephellus* чрезвычайно неясен; *Festuca caucasica* территориально не имеет отношения к Дагестану; *Isatis latisiliqua* является синонимом *I. steveniana*; *Draba mollissima* и *D. incompta* – высокогорные виды с чрезвычайно далекими иррадиациями (до Абхазии); *Arabis christiani*

распространен в Карабахе, где его принимали за *A. nepetaefolia*; *Pedicularis daghestanica* правильнее считать за синоним *P. sibthorpii* Boiss; *Scabiosa alexeenkoana* синоним *S. owerini*; *Carduus polyochrus* не отличим от *C. onopordoides*; *Sonchus eryngiifolius* синоним *S. asper*.

Многие из 72 оставшихся эндемов выходят за пределы Дагестана, иногда довольно значительно, например *Salvia canescens*, достигающая до р. Теберды. Однако ни у кого не вызывало сомнения, что подавляющая часть их дагестанского происхождения.

Среди эндемов А.Г. 31 вид отнесен к палеоэндемам (нагорно-ксерофитные – 25 видов, высокогорные петрофиты – 5 видов, не выясненной группы – 2 вида), возникшим в третичном периоде:

1. *Hordeum rupestre* – Оригинальный и древний вид.

2. *H. daghestanicum* – Родственен афганскому *H. caducum*, но отличается сильно пушистой кроющей чешуей.

3. *Salsola daghestanica* – Среди европейско-кавказских видов стоит изолированно. Возможно отношение к *S. canescens*, от которой при габитуальном сходстве *S. daghestanica* отличается рядом признаков.

4. *Silene daghestanica* – Родство не выяснено.

5. *Silene chloropetala* – Своеобразный вид.

6. *Alyssum daghestanicum* – Ближе всего, видимо, к иранскому (до Южной Армении и Нахичеванской АССР) *A. muelleri*.



Рис. 4. *Medicago virescens* Grossh.

7. *Medicago virescens* (рис. 4) – Отличается от *M. glutinosa* не размерами цветков, как нередко принимают во «Флорах», а короткими и широкими листочками, придающими всему растению запоминающийся облик. *M. glutinosa*, видимо, отсутствует во Внутреннем Дагестане.

8. *Medicago daghestanica* (рис. 5) – Единственная на Кавказе многолетняя люцерна с шиповатым бобом.

9. *Trifolium raddeanum* – Своеобразный высокогорный вид, имеющий отношения к *T. physodes* и *T. tumens*.

10. *Astragalus daghestanicus* – Ближе всего, видимо, к нахичеванскому *A. kaghysmani*.

11. *Astragalus beckerianus* – Изолированно стоящий вид; от *A. euoplus* и *A. ssahendi* отличается густо-беломохнатой чашечкой.

12. *Astragalus fissuralis* – На Кавказе нет близко родственных видов. *A. badamensis* и *A. baranovii* – в Западном Тянь-Шане.

13. *Astragalus owerini* – По-видимому, ближайший к нему вид – *A. bicolor* из Турецкой Армении.

14. *Hedysarum daghestanicum* – Ближайшие виды – *H. elegans*, из Армении и *H. argenteum* с Главного Кавказского хребта.

15. *Onobrychis daghestanica* – Ближайший вид – абхазский *O. grossheimii*.

16. *Vicia semiglabra* – Мелколиственный вид, резко отличный от других рас группы *V. variegata*.



Рис. 5. *Medicago daghestanica* Rupr.

17. *Hypericum buschianum* – Интересный и своеобразный зверобой, аналогичный западнокавказскому (до юго-западного Закавказья) *H. orientale*.

18. *Helianthemum daghestanicum* – Полукустарник из группы *Euhelianthemum*. Средиземноморский, с иррадиациями в Европу и на Кавказ *H. hirsutum* отстоит от дагестанского растения довольно далеко. По-видимому, ближе всего к тунисско-триполитанскому *H. tunetanum*.

19. *Trigonocaryum involucreatum* – Принадлежит к монотипному роду.

20. *Salvia canescens* – Близкое родство этого шалфея, занимающего в Дагестане обширные площади, неясно. Ближайший вид – *S. montbretii*, произрастающий в Канпадокии, Киликии и Сирии. Отнесение дагестанского шалфея к особому виду *S. daghestanica*, по мнению А.Г., лишено оснований. Подробный анализ признаков в географическом отношении убеждает в том, что в направлении с северо-запада на юго-восток имеет место лишь проявление клинальной изменчивости, сказывающейся в уменьшении размеров особей и размеров цветка. Остальные признаки, например, различная степень рассеченности листовой пластинки, варьируют в пределах индивидуальной изменчивости.

21. *Veronica daghestanica* – Родственные виды – на Западном Кавказе. На Центральном Кавказе ареал подрода *Paederotella* имеет разрыв.

22. *Pseudobetckea caucasica* [*Valerianella caucasica*] – Один из замечательнейших и древнейших эндемов Дагестана.

23. *Scabiosa gumbetica* – Среди кавказских видов стоит изолированно. Примыкает к циклу *Creticae* (Восточное Средиземье).

24. *Campanula caucasica* – Мелкий своеобразный колокольчик из группы *C. sibirica*. Ближайшее родство неясно.

25. *Campanula daghestanica* – Ближе всего к *C. komarovii* с крайнего северо-запада Кавказа.

26. *Campanula andina* – Изолированно стоящий вид. Может быть, родствен *C. petro-*

phila, довольно широко распространенной по Большому Кавказу.

27. *Edraianthus owerinianus* – Своеобразное колокольчиковое, по вегетативным признакам напоминающее какую-нибудь *Saxifraga*. На Кавказе – единственный представитель рода. Другие виды – на Балканском полуострове и в Италии. Ближе всего к кавказскому таксону – *E. pumilio*.

28. *Pyrethrum leptophyllum* – Единственный вид секции *Leptanthemum*.

29. *Tanacetum akinfievii* – Узко эндемичный (только в пределах *locus classicus*) цельнолистный вид, видимо, заслуживающий выделения в особую секцию. Возможны отношения к малоазийскому *Pyrethrum pectinatum*.

30. *Jurinea ruprechtii* – Относится к типовой секции, но в ее пределах не имеет близкого родства, резко отличаясь от *J. spectabilis* узкими листочками обертки, а от предкавказского *J. alata* – некрылатым стеблем.

31. *Serratula caucasica* – Своеобразный вид, широкими листьями и крупными корзинками габитуально напоминающий какой-нибудь *Rhaponticum*. Возможны отношения к итальянской *S. cichoracea*.

Как видно, среди палеоэндемов есть такие виды, как *Edraianthus owerinianus*, *Pseudobetckea caucasica*, *Trigonocaryum involucreatum*. Родственные связи их вообще уже трудно сейчас установить. У других просматриваются более или менее близкие родственники, большей частью на значительном удалении от Дагестана, в различных районах Древнего Средиземья. Большинство палеоэндемов Дагестана являются нагорными ксерофитами, приуроченными главным образом к глубоким каньонам главнейших рек Дагестана: Андийского Койсу, Аварского Койсу, Самура и их многочисленных притоков. Многие из них являются редкими растениями, известными буквально из нескольких пунктов. Таковы *Edraianthus owerinianus*, *Pseudobetckea caucasica*. Другие, наоборот, распространены в Дагестане чрезвычайно широко, например *Salvia canescens*.

Из остальных 41 вида к неоэндемам безоговорочно может быть отнесено 26-28 видов,

прочие имеют неясное положение. Чрезвычайно высокий процент палеоэндемиков по отношению к общему количеству эндемичных видов отражает своеобразие флоры Дагестана и резко отличает его от большинства древнесредиземноморских провинций. Сравнивая в этом отношении Дагестан с другими флорами Древнего Средиземья А.Г. отмечает, что, например, изолированный хребет Большой Балхан в Западной Туркмении, поднимающийся почти до 2000 м над ур. моря, имеет очень небольшое количество (лишь около 1% всей флоры) эндемиков. Самостоятельность большинства из них нельзя считать доказанной. Что же касается палеоэндемизма, то он близок к нулю при любом понимании территории эндемизма (например, Большой Балхан с Копет-Дагом; Большой Балхан с Усть-Уртом и др.).

Такое положение подтверждает, что дагестанский центр развития ксерофитной флоры является первичным. Проведенный А.Г. анализ древнейших эндемиков приводит его к заключению о том, что возраст многих из них восходит к рубежу миоцена–плиоцена. В это время мощные горообразовательные процессы альпийской фазы значительно увеличили высоту Большого Кавказа и, благодаря регрессии Сарматского моря, Яфетида перестала быть островом и соединилась на юге с огромной сушей. Слабая флористическая связь между Дагестаном и Арменией может быть объяснена тем, что в это время в Армении и Северном Иране господствовали аркто-третичные леса. В голоцене ксерофитный Дагестан принял ограниченное количество видов извне, причем значительная часть их антропогенного происхождения. Этим, видимо, можно объяснить еще одну особенность флоры Дагестана, на которую обратил внимание А.Г., – поразительная бедность цветущими весной геофитами. В Дагестане отсутствуют *Tulipa*, *Scilla*, *Fritillaria*, *Bellevallia*, *Galanthus*. До минимума сведено участие рода *Gagea* во флоре. Наряду с редкостью и незначительным количеством *Gagea* в Дагестане

весьма любопытно почти полное отсутствие рода *Ornithogalum*. Сюда не заходит ни один птицемлечник с Восточного Кавказа, кроме *O. pyrenaicum*, являющегося здесь редкостью.

Анализируя флору юга Средней России (Еленевский, 1997), А.Г. заострил внимание, прежде всего, на степях. Флорогенез степей он рассматривал еще на примере Малого Кавказа (Еленевский, 1964, 1965). Тогда он отмечал, что флора степей Южного Закавказья несравненно менее оригинальна, чем другие фракции. К тому же, вопрос о происхождении кавказских степей тесно связан с проблемой происхождения равнинных, особенно, южнорусских степей. Равнинные степи, по мнению А.Г., начали формироваться, по крайней мере, с начала плиоцена за счет древнесредиземноморской, а позднее и борельской флоры. Нагорные кавказские степи возникли еще в плиоцене как разнотравные, на базе древнесредиземноморской флоры; черноземные степи, возможно, имеют плейстоценовый возраст. Их связь с равнинными степями довольно тесная. Подтверждением высказанных взглядов послужил анализ основных типов закавказских степей с точки зрения флорогенетических связей слагающих их компонентов. Выяснилась весьма различная флорогенетическая основа этих степей. Чрезвычайно показательна, что флористическая общность с равнинными южнорусскими степями повышается от 40% в разнотравных степях до 64% в ковыльных степях.

Позднее А.Г. (Еленевский, 1997) считал, что во флорогенетическом аспекте флора юга Средней России состоит, главным образом, из двух элементов: древнесредиземноморских видов и степных видов древнесредиземноморского родства. Первые проникли на территорию степей не ранее позднего плейстоцена. Вторые возникли на базе древнесредиземноморских видов, возможно, в интергляциалах раннего и среднего плейстоцена. Особенно хорошо выражены отношения последних к кавказским ксерофитным центрам



Рис. 6. А.Г. Еленевский за сбором гербария



Рис. 7. А.Г.Еленевский с ученицей В.И. Радыгиной



Рис. 8. А.Г.Еленевский изучает флору Саратовской области



Рис. 9. С учениками Ю.И. Буланым и Т.Б. Решетниковой

видообразования, в меньшей степени, к крымским. А.Г. отмечал, что, конечно, не все виды наших степей проявляют связи с крымскими и кавказскими центрами, у ряда таксонов близкие родственники обитают в горных системах Памира и Алтая, и даже Гималаях.

Изучение флорогенеза закономерно привело А.Г. к проблеме реликтовости видов. В серии публикаций им, совместно с В.И. Радыгиной (Еленевский, Радыгина, 1999, 2002), поставлен вопрос о корректности выделения реликтов разного времени в различных флорах. Имеющуюся в региональной флористике тенденцию последних десятилетий усматривать в каждой флоре более или менее значительное число реликтов разного времени, в

том числе третичного периода, А.Г. довольно едко назвал реликтоманией. Не соглашаясь с таким положением, А.Г. ставит два основных вопроса: 1 – как следует характеризовать реликт?; 2 – каковы подходы к определению возраста реликта? Ответы на них даны со свойственной А.Г. обстоятельностью.

Для определения понятия «реликт», А.Г. углубился в историю возникновения самого термина в ботанической географии и проследил эволюцию его понимания за последние 140 лет. В итоге предложено вернуться к первоначальному объему этой категории и понимать под реликтом «исторический компонент флоры, для которого характерно явное несоответствие современных условий его

потребностям, что может выражаться в различных показателях». При этом отмечено, что признаки реликтовости (соответственно, нереликтовости, или «антиреликтовости») вида могут сочетаться различным образом, что выявляется на основании соответствующего анализа. Важно иметь в виду, что между реликтами и нереликтами может быть целый ряд промежуточных ситуаций.

Аспект возраста реликта или времени вхождения вида в состав данной флоры, А.Г. считал особенно важным из-за прогрессирующего увлечения реликтовостью флор. Проанализировав взгляды на возраст видов петрофитно-степного комплекса Средней России, сделан вывод, что предположение о третичном возрасте как степных, так и петрофильных видов не подтверждается, и речь может идти в лучшем случае о плейстоценовом возрасте. В целом этот комплекс, согласно концепции М.Г. Попова, взгляды которого А.Г. разделял во всех своих флорогенетических работах, состоит, главным образом, из двух временных компонентов: 1) видов, обособившихся из древнесредиземноморских предковых форм и сформировавшихся в верхнем плиоцене-плейстоцене и 2) древнесредиземноморских видов, проникших на

территорию Русской равнины в плейстоцено-голоцене.

Для флорогенетических построений А.Г. всегда старался учитывать все возможные материалы по исторической географии, систематике, филогении, географии растений и животных, в частности насекомых и сожалел, что до сих пор наблюдается игнорирование обоснованных публикаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Еленевский А.Г.* К проблеме происхождения альпийской флоры Малого Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 6. С. 67-77.
- Еленевский А.Г.* Флора Зангезура и некоторые вопросы истории флоры Закавказья: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 870 с.
- Еленевский А.Г.* О некоторых замечательных особенностях флоры внутреннего Дагестана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 5. С. 107-117.
- Еленевский А.Г.* Кавказские связи среднерусской флоры // Флора и растительность Средней России. Материалы науч. конф., Орел, 3-5 октября 1997 г. Орел, 1997. С. 8-9.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И.* Понятие «реликт» в географии растений и реликтовые элементы флор // X Московское совещание по филогении растений. Материалы. М., 1999. С. 75-78.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И.* О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2002. Т. 107, вып. 3. С. 39-49.

THE PROBLEMS FLOROGENESIS OF THE CAUCASUS AND THE EUROPEAN RUSSIA IN THE PUBLICATIONS A.G. ELENEVSKIY

Zernov A.S.

Key words
florogenesis
Caucasus
Central Russia

Abstract. In the article an overview A.G. Elenevskiy views on the history of the floras of the Little Caucasus, Inner Dagestan and the Central Russian steppes is given. Short content of Professor A.G. Elenevskiy main works on the florogenesis of the regions he has studied is presented.

Received for publication 15.12.2013