

А.И. Кузьмичев

**ГИГРОФИЛЬНАЯ  
ФЛОРА**  
юго-запада  
русской равнины  
и ее генезис



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД им. И. Д. ПАПАНИНА

**А.И. Кузьмичев**

# **ГИГРОФИЛЬНАЯ ФЛОРА**

**юго - запада  
Русской равнины  
и ее генезис**

Под редакцией акад. АН Республики Беларусь  
В. И. ПАРФЕНОВА

Санкт-Петербург Гидрометеоиздат 1992

УДК 581.526.33(47) + 581.9(47) + 579.89

Рецензенты: канд. биол. наук Г. В. Вынаев, канд. биол. наук В. Г. Панченков.

В монографии проанализированы ареагенетические, ценогенетические и экогенетические связи видов, приуроченных к болотам и водоемам разных типов и избыточно увлажненным экотопам изученной территории. Происхождение и последующие пути развития гигрофильной флоры рассмотрены дифференцированно по флороценогенетическим комплексам, которым дано теоретическое обоснование. Рассмотрены общие вопросы генезиса гигрофильных флор.

Книга предназначена для ботаников, географов, студентов.

Areagenetic, cenogenetic and ecogenetic relations of species characteristic of bogs and reservoirs of different types and of overmoistened ecotopes in the studied territory are analysed in the monograph. The origin and ways of the following development of hydrophilous flora is considered according to florocenogenetic complexes being theoretically grounded. General questions of hydrophilous flora genesis are discussed. For botanists, geographers, students.

К1903040100-030 Без объявл.  
069(02)-92

ISBN 5—286—00931—X

© Институт биологии  
внутренних вод  
(ИнБВВ), 1992 г.

## ВВЕДЕНИЕ

В данной работе гигрофильная флора, следуя традиции, понимается широко. В нее включены не только виды болот и заболоченных местообитаний, но также водных и прибрежно-водных. В таком объеме она соответствует ряду топологически близких парциальных флор. Генезис и эволюция этой довольно обширной экологической группы до сих пор остаются слабо изученными по сравнению со степной, лесной, пустынной и некоторыми другими эколого-ценотическими типами. Первой и, по-видимому, единственной попыткой была известная работа И. Д. Богдановской-Гиенэф [28]. Используя весь имевшийся материал, она с ботанико-географических и флорогенетических позиций в общей форме и под определенным углом зрения рассмотрела происхождение флоры бореальных болот Евразии.

В данной работе рассматривается происхождение и последующее развитие гигрофильной флоры юго-запада Русской равнины. Предлагаемая на суд читателя книга и сама от замысла до воплощения претерпела известную эволюцию, она была задумана как монографическое описание формации ольхи черной (*Alneta glutinosae*) Украины в фитоценотическом плане и основных этапов ее развития. В дальнейшем, однако, вопросы исторического развития вышли на первый план, в связи с чем черноольшаники стали рассматриваться как составная часть всей болотной евтрофной растительности. Последующие исследования привели к выводу, что болота в фитоценотическом и биогеоценологическом отношении исторически представляют собой молодое образование. Это интегрированная система разнообразных гигрофильных фаций с соответствующими комплексами видов. Так автор пришел к естественному объекту своих исследований — гигрофильной флоре и растительности, которые в процессе своего исторического развития выступают как целостная система. Определились и границы исследуемой территории: юго-западная часть Русской, или Восточно-Европейской равнины. В начале XX века она называлась Юго-Западной Россией. Естественно-исторические условия обусловили здесь развитие флоры, по крайней мере, с миоцена. Эта территория, расположенная в пределах равнинной Украины, Южной Белоруссии и Молдовы, имела и свою, несколько отличную по сравнению с соседними районами, в частности юго-востоком, историю развития физико-географических условий. В связи с некоторыми изменениями целей и задач исследования чернооль-



шаники отнюдь не отошли на задний план. Они рассматриваются как один из «проявляющих» комплексов гигрофильной флоры.

Работа основана на материалах по фитоценологии, экологии и географии гигрофильной флоры и растительности обследованной территории. Изучен гербарный материал Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР в г. Киеве, Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР в г. Минске, Ботанического сада АН МССР в г. Кишиневе. Определенное значение для более глубокого и всестороннего понимания факторов и этапов эволюции гигрофильной растительности, выявления их особенностей имело знакомство автора с водной и болотной растительностью северных районов европейской части СССР.

По обсуждаемым вопросам обобщено и систематизировано большое количество литературных источников. Условно их можно разделить на следующие группы: по систематике и географии видов, по фитоценологии и экологии гигрофитов, работы флорогенетического характера, по общим вопросам происхождения и развития флоры и растительности, по физической географии и эволюции природной среды.

В расположении материала автор следовал традиции, сложившейся в подобных публикациях. После раздела о природных условиях следует теоретическое кредо о флороценогенетических комплексах как элементарном уровне эволюции флоры и растительности. В следующих двух разделах анализируется состав гигрофильной флоры, без чего любые теоретические построения теряют доказательность и аргументацию. В заключительных главах раскрывается содержание конкретных флороценогенетических комплексов исследованной территории, их история, формирование и сложные процессы взаимодействий.

Любые исследования по истории флоры и растительности дают обильный материал для обсуждения вопросов охраны флоры и растительности. Эта тема требует глубокого и обстоятельного рассмотрения. В связи с ограниченным объемом работы она едва намечена.

Автор, анализируя вполне конкретный материал, осознает, что данные предлагаемой читателю работы можно применять не только для рассмотренных территорий и типа флоры и растительности, а гораздо шире. Подходы и принципы, указанные в монографии, с той или иной долей коррекции могут быть использованы для объяснения генезиса и эволюции экологических комплексов флор других районов.

### ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ

**Рельеф.** По характеру природных условий и истории развития рельефа изученная территория имеет черты, отличающие ее от других районов Русской равнины и от Германо-Польской Возвышенности, которые проявляются в современной флоре и растительности этого региона.

Орографически территория неоднородна. Здесь четко выражена система низменностей и возвышенностей. К низменностям относятся Полесско-Припятская, Приднепровская, Причерноморская; к возвышенностям — Волыно-Подольская, Приднепровская, Бессарабская, Приазовская, Донецкий кряж, южные и юго-западные отроги Среднерусской возвышенности.

**Полесско-Припятская низменность.** Занимает обширную территорию в бассейнах Припяти и левобережья Днестра по нижнему течению Десны. По особенностям орографии выделяются Белорусское, Волынское, Житомирское и Киевское Полесье. Первое представляет собой слабо врезанную долину, высота над уровнем моря которой от 100 до 140 м. Волынское Полесье отличается преобладанием аллювиальных равнин и развитой речной сетью. Житомирское характеризуется выходом на поверхность кристаллических пород и глубокими речными долинами. Киевское Полесье определяет долинный и равнинный тип рельефа. На этой территории гидрофильная растительность находит наиболее оптимальные условия существования, что обуславливает ее фитоценоотическое и экологическое разнообразие, относительное флористическое богатство [12, 31, 71, 149, 154, 206]. Развитию болот способствуют наличие неглубоко залегающих водоупорных слоев, значительное распространение толщ водоудерживающих песков, осадки. Заболоченность составляет 6,3—27,4 %.

**Приднепровская низменность.** Расположена на левобережье Днестра в пределах лесной и лесостепной зон. Небольшой участок низменности заходит на правобережье, где по своим ландшафтам резко контрастирует с окружающей территорией. Его часто называют «заблудившимся левобережьем». Оно представляет собой серию террас низменного берега Днестра. Абсолютная высота территории колеблется от 120 до 150 м над уровнем моря. Местами довольно интенсивно развивается овражно-балочная сеть. Характерно развитие суффозионных процессов, с которыми связано образование многочисленных блюдц и западин. В северных районах низменности значительная часть их заболочена. Широко

распространены реликтовые, водно-ледниковые долины, занятые болотами.

**Причерноморская низменность.** Расположена на юго-западе изученной территории и в геоструктурном отношении соответствует Причерноморской впадине. Речная сеть развита слабо. Междуречье Днестра и Молочной не имеет внешнего стока, все осадки скапливаются в степных подах, затем испаряются или просачиваются внутрь.

Наибольшая абсолютная высота — 160 м над уровнем моря на правобережье Днестра, наименьшая колеблется от 15 до 2 м в прибрежной зоне Черного и Азовского морей. Некоторые участки низменности находятся в стадии тектонического опускания, что обусловило, например, образование зал. Сиваш.

Зал. Сиваш, или Гнилое море, представляет собой мелководный водоем лагунного типа длиной 160 км, шириной 117 км. Он характеризуется изрезанной береговой линией протяженностью более 2000 км.

**Волыно-Подольская возвышенность.** Занимает запад Украины и представляет собой наиболее приподнятый и расчлененный район. Внутренней Буго-Стырской равниной, или Малым Полесьем, он разделяется на Волинскую и Подольскую возвышенности.

Волинская возвышенность, также называемая Волинским лёссовым плато, по отношению к соседним районам Волинского Полесья и Малого Полесья приподнята на 30—35 м. Наибольшая высота отмечена в районе Повчанских дислокаций — 325—358 м над уровнем моря. Естественным продолжением Волинского плато на западе является Люблинская возвышенность, находящаяся в пределах Польши.

Подольская возвышенность, расположенная южнее, отличается большей приподнятостью и расчлененностью. На значительной части территории абсолютная отметка высоты превышает 300 м над уровнем моря. Наиболее приподнятый район (350—400 м над уровнем моря) носит название Ополья. На западе выделяется довольно узкий кряж — Росточье, соединяющий Подольскую и Люблинскую возвышенности. Для него характерна сильная расчлененность рельефа. Далее на запад расположены Львовское плато и Санско-Днестровская равнина. Своеобразный район представляет Буго-Стырская равнина, или Малое Полесье, вытянутое с запада на восток почти на 300 км при ширине от 5 до 70 км.

**Бессарабская возвышенность.** Занимает междуречье Днестра и Прута и представляет холмистую равнину, сильно приподнятую в центральной части, носящей название Кодры. К северу и северо-западу находится Белецкая равнина с холмисто-увалистым рельефом. Южную часть Бессарабской возвышенности занимает довольно плоская Буджакская равнина.

**Приднепровская возвышенность.** Расположена на обширном междуречье среднего течения Днестра и Ю. Буга, приурочена к центральной части Украинского кристаллического щита. Совре-

менный рельеф унаследовал основные формы древнего рельефа кристаллических пород. Характерно чередование холмистых водоразделов. Средняя абсолютная высота составляет 200—300 м над уровнем моря.

**Донецкий кряж.** Находится на юго-востоке и представляет район с равнинными и слегка волнистыми междуречьями и глубокими долинами. Местами рельеф усложнен. Средняя абсолютная высота достигает 200—300 м над уровнем моря.

**Приазовская возвышенность.** Расположена между Донецким кряжем и Причерноморской низменностью. Рельеф возвышенности тектонического происхождения, унаследовавший структуру юго-восточного выступа Украинского щита. Соответственно высоты снижаются от 200—300 м на севере до 50—100 м — на юге. Это довольно четко выраженная равнина, нарушаемая «каменными могилами». Последние представляют собой изолированные холмы останцево-денудационного происхождения. Иногда «могилы» поднимаются целыми группами, например по р. Каратыш.

**Среднерусская возвышенность.** На территорию заходит западными, юго-западными и южными отрогами и представляет собой волнистое плато со средними абсолютными отметками высоты 190—200 м. Наибольшая высота достигает 236 м над уровнем моря.

## ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ РАЗВИТИЯ РЕЛЬЕФА

В пределах юго-запада Русской равнины распространены отложения всех систем — от докембрийских до четвертичных. Палеозойские встречаются почти повсеместно и залегают в основании Русской платформы. На поверхность они выходят в районе Украинского кристаллического щита. В палеозое значительная часть территории представляла сушу [14]. Моря покрывали только западные и юго-западные районы. Мезозой представлен преимущественно отложениями мелового периода.

Наиболее распространены кайнозойские отложения, в то время как палеоген-неогеновые повсеместно обнажаются в долинах и балках, а четвертичные покрывают всю территорию.

Из палеогеновых отложений в Приднестровье и Днепро-Донецкой впадине наиболее распространены песчаники, пески и глины, которые относятся к палеоцену. На Волыно-Подольской и Среднерусской возвышенностях распространены глины, каолины и бурые угли эоценового возраста. Наконец, породы олигоценового возраста в виде глауконитовых песков и глин с фоссилиями теплолюбивой флоры встречаются в Житомирском Полесье, Среднерусской возвышенности, Донецком кряже. Из неогеновых отложений в Молдавии, Приднепровье, Причерноморье и Приазовье распространены мергели, глины, туфы, калийная и каменная соль. Плиоцен юго-запада Русской равнины представлен известняками



и песчано-глинистыми породами, бурыми железняками, распространенными в Причерноморье и Приазовье.

Четвертичные отложения низменностей представлены песчаными и песчано-глинистыми, возвышенностей — лёссовыми. В поймах рек и различных понижениях распространены аллювиальные и торфяно-болотные.

Кайнозой — самый важный и значительный период в развитии рельефа, а в целом и всей физико-географической обстановки, так как в этот период окончательно устанавливается континентальный режим и начинается непосредственное автохтонное развитие флоры юго-запада Русской равнины.

Неогеновый период развития проходил под знаком колебательных движений, дальнейшего сокращения морских бассейнов, что и привело к их последующей изоляции и отделению от Мирового океана. В миоцене существовало два морских бассейна — на юге, на месте значительной части нынешней степной зоны, и на западе — на месте Волыно-Подольи. Они составляли часть единого сарматского бассейна, которые иногда представляли собой изолированное море-озеро. В меотисе море занимало только самые южные районы. На западе, в связи с накоплением морских отложений, эта территория в конце миоцена вступила в континентальную фазу развития.

В плиоцене существовавший на юге бассейн в связи с регрессией обширного Сарматского моря и делением на отдельные озера-моря, обособился в Понтическое море. В понте к северу от него находилась обширная пониженная равнина, располагавшаяся в пределах современной Лесостепи. В конце плиоцена Понтическое море отступило. В куяльницкий век существовала связь морского бассейна через Маньчский пролив с Каспийским бассейном. В конце куяльника море окончательно освободило крайний юго-запад.

В континентальной части исследуемой территории в неогене происходило формирование основных орографических единиц — возвышенностей — Приднепровской, Волыно-Подольской, Приазовской, Донецкого кряжа. До начала четвертичного периода существовали большие речные долины Днепра, Днестра, Ю. Буга, Сев. Донца. В плиоцене начинает формироваться современный план гидрографической сети.

Раннеантропогенный и позднеантропогенный периоды развития характеризовались усилением поднятий и переуглублением долинно-балочной сети. На плакорах нынешних лесостепных и степных районов сформировались породы лёссовой формации.

Эволюция природного процесса происходила здесь в связи с изменениями гидротермических факторов, которые были характерны для Европы в течение кайнозоя. В. М. Синицин [189] отмечает, что с палеогена происходит постепенное изменение климата в сторону похолодания в связи с перераспределением площадей моря и суши, морских течений и циркуляции воздушных

масс. Определяющими факторами явились редукция Тетиса и постепенное нарушение связи с Полярным бассейном.

Разъединение Северной Америки и Евразии, огромное неогенное море между Европой и Азией, изоляция Азии от Северной Африки и районов, соединенных ранее с материками, а позднее ставших островами, привели к тому, что прежние сухопутные связи некогда обширной территории Евразии и Северной Америки прервались, что обусловило территориальную дифференциацию растительности как отражение ярко наметившейся зональности природных условий.

В последний, самый сложный по природной обстановке, плейстоценовый, период, характеризовавшийся циклическими изменениями климата на общем фоне медленного и неуклонного похолодания, происходили местные перестройки флоры.

## КЛИМАТ

Исследуемая территория расположена в разных климатических областях. Из общих закономерностей можно отметить нарастание континентальности с запада на восток, уменьшение количества атмосферных осадков и увеличение абсолютной температуры при движении с севера на юг.

Северные районы в пределах Полесско-Припятской низменности и соответствующих им аналогов на левобережье Днепра по Б. П. Алисову [7] относятся к западной подобласти лесной атлантико-континентальной области с умеренно холодной зимой и умеренно теплым летом. Средняя годовая температура 5... 7,4°C, средняя температура самого холодного месяца, января, —4,5. —8°C, самого теплого, июля, 17. 19°C. Среднее годовое количество осадков колеблется от 510 до 650 мм.

Возвышенности Волыно-Подольская, Приднепровская, север Бессарабской относятся к юго-западным районам лесной атлантико-континентальной области. Средняя годовая температура здесь 6,6... 7,5°C, средняя температура января —3,1. —7,4°C, июля —18,3. 20,4°C. Среднее годовое количество осадков 550—700 мм. В сильно возвышенных районах количество осадков увеличивается на 30—50 мм.

Приазовская возвышенность, южные районы Бессарабской, а также самые южные районы Приднепровской и Причерноморской низменностей относятся к западной половине степной атлантико-континентальной климатической области со слабым увлажнением. Средняя годовая температура 7,8... 9,6°C, средняя месячная температура января от —2... —8 до —6... —8°C, июля —22°C. Среднее годовое количество осадков колеблется от 350 (в отдельных районах 300 мм) до 475 мм. Для крайнего юга характерны засушливо-суховейные явления. На значительной части территории наибольшее количество осадков выпадает в теплый период с максимумом в июне—июле.

## ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Флора и растительность исследуемой территории довольно хорошо изучены. Сформировалась школа систематиков и флористов, у истоков которой стояли В. Г. Бессер, В. М. Черняев, А. Л. Андржейовский, И. К. Пачоский. В послереволюционные годы в наиболее полной форме теоретические представления данной школы были развиты в работах М. В. Клокова, его учеников Д. Н. Доброчаевой, Б. В. Заверухи, О. Н. Дубовик, А. Н. Красновой и многочисленных последователей. По своим идейным установкам украинская школа систематиков и флористов довольно близка к «комаровскому» направлению, прежде всего, в отношении к концепции вида и вопросам флорогенеза. Тщательная критико-систематическая проработка состава украинской флоры явилась основой для выяснения флорогенеза Украины и смежных территорий.

Изучение растительности происходило в довоенный период в рамках ботанической географии, в послевоенный период — с точки зрения бонитировки, кадастра земель на ботанической основе, в понятиях и терминах «официальной» геоботаники, для которой на первом месте были вопросы классификации и районирования.

До 1917—1920 гг. в первом приближении был установлен состав флоры территории (И. Э. Жилибер, В. М. Черняев, В. Г. Бессер, А. Л. Андржейовский, А. С. Рогович, И. Ф. Шмальгаузен, И. К. Пачоский, Г. Запалович, Ф. Теетцман, А. А. Яната, В. Монтрезор, А. Н. Бекетов, Е. И. Бордзиловский, В. И. Липский, Э. Б. Линдеман, В. И. Талиев, Г. И. Ширяев). Выявлены региональные особенности растительности (Г. И. Танфильев, И. К. Пачоский, А. Н. Краснов, О. С. Полянская, М. И. Котов, Ю. Д. Клеопов). В последующем, примерно с 1920 по 1941 г., проведена начальная критико-систематическая проработка украинской флоры (М. В. Клоков, Ю. Д. Клеопов, Н. А. Десятова-Шостенко, В. И. Кречетович) и изучены ботанико-географические закономерности растительного покрова территории и отдельных экологоценотических комплексов (Е. М. Лавренко, М. И. Котов, Д. К. Зеров, О. С. Полянская, Ю. Д. Клеопов, Ф. Я. Левина). Завершающий этап обобщения данных по флоре и растительности продолжался с 1941 по 1970 г. Были изданы в двенадцати томах «Флора СССР», в пяти — «Флора БССР», региональные «Определители растений» Украины, Белоруссии, Молдовы. Вышли первые тома «Растительности СССР», региональные сводки растительности Белоруссии и Молдовы. Современный период (с начала 70-х годов) характеризуется повышенным интересом к биосистематическим и хорологическим исследованиям (М. В. Клоков, В. И. Чопик, Л. И. Крицкая, Д. Н. Доброчаева, А. Н. Краснова, С. Н. Зиман, В. И. Парфенов, Н. В. Козловская, Г. В. Вынаев). При изучении растительности произошла переориентация в проблемах охраны ценофонда и оценки антропогенного фактора

(В. И. Парфенов, Н. В. Козловская, Г. В. Вынаев, Д. И. Третьяков, Т. С. Гейдеман, Л. П. Николаева, А. И. Кузьмичев, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Т. Л. Андриенко, Я. П. Дидух, Д. В. Дубына, Е. И. Прядко, В. С. Ткаченко и другие).

Рассмотрим положение территории в системе ботанико-географического районирования. В контексте целей и задач нашего исследования из всех существующих схем наиболее приемлема новейшая, принятая в коллективной работе «Растительность европейской части СССР» [177]. Она разработана по фитоценотическим и флористическим критериям, в частности, по составу и строению типологических подразделений плакорной и неплакорной растительности, составу и соотношению видов, принадлежащих к различным типам геоэлементов. Согласно данным Т. И. Исаченко и Е. М. Лавренко [177], изученная территория относится к Голарктическому доминиону, а в пределах последнего входит в Европейскую широколиственную и Евразийскую степную области. В границах первой выделяются провинции Восточно-Европейская, в которую входят Полесско-Припятская низменность на Правобережье Днепра и отроги Среднерусской возвышенности — на Левобережье, а также Среднеевропейская, в которую входят Подольская возвышенность и северные районы Бессарабской возвышенности. В границах Евразийской степной области расположены Восточно-Европейская степная провинция (соответствующая лесостепной зоне) и Причерноморская (Понтийская) степная провинция (современная степная зона).

Полесско-Припятская низменность и отроги Среднерусской возвышенности относятся к Полесской подпровинции широколиственных лесов. В пределах этой территории ценоценозическая структура и флористический состав лесной растительности изменяются в направлении с запада на восток, поэтому охарактеризуем Правобережье и Левобережье отдельно.

На Полесско-Припятской низменности широколиственные леса приурочены к наиболее дренированным участкам водоразделов с дерново-подзолистыми почвами. В таких условиях развиваются дубовые леса, обогащенные неморальными спутниками — *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall. и особенно *Carpinus betulus* L., который на серых лесных почвах часто формирует второй ярус. В подлеске обычны *Corylus avellana* L., *Euconymus europaea* L., *Daphne mezereum* L., *Sorbus aucuparia* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz. и другие. Постоянно встречаются *Asperula odorata* L., *Sanicula europaea* L., *Aegopodium podagraria* L., *Carex digitata* L., *Mycelis muralis* (L.) Rchb., *Stellaria holostea* L. и другие виды. Особенностью этих лесов является присутствие *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth., а из травянистых и кустарничковых — *Vaccinium myrtillus* L., *Oxalis acetosella* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kunh., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W., которые иногда выступают доминантами травяного покрова. На богатых переувлажненных экотопах дубовые леса сменяются черноольховыми из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., в отдельных



районах с небольшой примесью *Fraxinus excelsior*. Широколиственные леса в Полесско-Припятской низменности занимают незначительные площади. Вследствие геоморфологических условий (слабая расчлененность водоразделов и широкое распространение бедных песчаных почв) преобладают сосновые леса. Фитоценотически и флористически они довольно разнообразны и включают в себя несколько групп ассоциаций. На борových песчаных террасах, на вершинах гряд и холмов, а также в районах, сложенных песчаными флювиогляциальными отложениями, распространены сосновые леса лишайниковые (*Pineta cladinos*). На песчаных слабоподзолистых почвах на более ровных участках они экологически замещаются сосняками зеленомошными (*Pineta hylocomiosa*). И те, и другие флористически и ценотически довольно однообразны, хотя и включают в себя до десятка ассоциаций. Наибольшей насыщенностью и сложностью ценотической структуры характеризуются сложные субори, где, кроме сосны, в древостой входит *Quercus robur*, а на южной окраине Полесья — *Carpinus betulus*, приуроченные к дерново-слабоподзолистым супесчаным почвам. В подлеске часто доминирует *Corylus avellana*. Основу травяного покрова составляют бореально-таежные виды с небольшой примесью неморальных.

На Левобережье в структуре широколиственных лесов значительное участие принимают *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, которые иногда формируют монодоминантные насаждения, занимающие ограниченные площади. В подлеске кроме *Corylus avellana* часто встречаются *Acer campestre*, *A. platanoides* (кустовая форма), *A. tataricum*. В травяном покрове кроме таежных и широкоареальных неморальных видов встречаются среднеевропейские и западные присредиземноморские виды — *Polystichum aculeatum*, *Vinca minor*, *Cephalanthera damasonium*, *Lathyrus venetus*, *Coronilla elegans*, *Dentaria bulbifera*. Характерны также некоторые южно-сибирские элементы — *Adenophora liliifolia*, *Cimicifuga europaea*, *Arabis pendula*, *Pulmonaria mollissima*.

Широколиственные леса Воыно-Подольской и северной части Бессарабской возвышенностей различаются по структуре и флористическому составу. Они приурочены к серым и светло-серым оподзоленным почвам, подстилаемыми в большинстве лёссовыми отложениями. Указанные районы относятся к Среднеевропейской провинции, для которой основными эдификаторами являются *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*. В условиях исследуемой территории насаждения из этих деревьев распространены локально на Гологоро-Кременецком кряже, Росто́чье, Ополе и Кодрах. Они занимают сложно расчлененные участки западной экспозиции и формируют чистые и смешанные древостои с участием *Carpinus betulus*, *Pinus sylvestris*. Травяной покров довольно пестрый и в зависимости от почвенно-грунтовых условий его основу составляют неморальные или таежные виды. Довольно обычны средиземноморские (в широком смысле) геоэлементы — *Polygonatum latifolium*, *Crocus heufflerianus*, *Carex brevicollis*, *Hedera*

*helix*. Основные площади на Волыно-Подольской возвышенности занимают дубовые и грабово-дубовые леса. Характерным их спутником является *Acer psedoplatanus*. Обычны также *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis* и другие. Подлесок образуют *Corylus avellana*, *Swida sanguinea*, *Frangula alnus* и другие. В травяном покрове преобладают типичные неморальные виды. В южных районах в составе древостоя значительное участие принимает *Quercus pubescens* с преобладанием в травяном покрове более ксерофильных средиземноморских видов.

Степную растительность Г. И. Билык [23] разделяет на подтипы: луговые, типичные (настоящие), пустынные, кустарниковые и саванноидные.

Луговые степи распространены в лесостепной зоне. Основу растительности составляют дерновинные злаки, прежде всего *Stipa pennata* L., *S. longifolia* Borb., *S. capillata* L., *Poa angustifolia* L., *Carex humilis* Leyss. и другие. Почти все степи распаханы. Сильно измененный хозяйственной деятельностью дериват их сохранился в заповеднике «Михайловская целина».

Происхождение луговых степей следует рассматривать в связи с взаимоотношениями леса и степи в лесостепной зоне. Согласно циклической гипотезе Г. Э. Гроссета [52], до сих пор не утратившей значения, лес постепенно вытесняет степь, изменяя при этом почвогрунты. Затем, деградируя, лес снова уступает место степи. Под этим углом зрения понятна, например, эколого-ценотическая структура флоры заповедника «Михайловская целина». По данным З. А. Сарычевой [184], степных видов в заповеднике насчитывается 171, луговых — 114, лесных — 50, сорных — 60. Однако флороценотически настоящих степных видов не так много. Основу травостоя образуют луговые, лугово-лесные и эвристепные виды.

Типичные (настоящие) степи расположены южнее и отличаются преобладанием в их составе эуксерофильных и эвриксерофильных видов. Они представлены вариантами разнотравно-типчаково-ковыльных, типчаково-ковыльных и полынно-злаковых степей. Первые географически замещают полосу луговых степей. Доминируют *Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. ex Rupr., *S. zaleskii* Wilensky. В разнотравье значительно участие бобовых.

Типчаково-ковыльные степи занимают Причерноморскую низменность. Доминантами выступают плотнокустовые *Stipa ucrainica* P. Smirn., *Koeleria gracilis* Pers., *Festuca sulcata* Hack. и другие. Для структуры растительности характерна комплексность. В самый жаркий период вегетации наступает период полупокоя. Наиболее полно типчаково-ковыльные степи сохранились в заповеднике «Аскания-Нова», где представлены ксерофильным вариантом.

Пустынные степи протянулись неширокой полосой вдоль Черного и Азовского морей и часто выступают в комплексе с фрагментами солончаковой растительности. Доминируют ксерофитные полукустарники *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Artemisia taurica* Willd., *A. boschniakiana* DC. и другие.

Кустарниковые степи распространены незначительно, преобладает *Caragana frutex* (L.) C. Koch.

Полусаванновые степи были описаны Н. И. Рубцовым [180]. Они представлены группой формаций с доминированием *Hordeum bulbosum* L., видов рода *Aegilops* L. и некоторых других. Саванноидный флористический элемент, на который обратил внимание еще М. В. Клоков [94], довольно обычен в растительном покрове южной полосы степей. Он имеет и гигрофильный вариант, фрагментарно представленный в подах.

Пространственное распределение болотной и водно-болотной растительности тесно связано с орографическими условиями. На Полесско-Припятской низменности наибольшие площади заняты болотами. Они приурочены к поймам рек и депрессиям на водоразделах. В Лесостепи они занимают преимущественно реликтовые долины Супоя, Удая, Оржицы и других рек. Довольно многочисленны, хотя и занимают ограниченные площади, балочные болота. В южной полосе Лесостепи заболоченность резко сокращается вследствие неблагоприятных климатических условий. Совсем мало болот в степных районах. Торфы этих болот отличаются высокой зольностью и маломощностью. Современная структура болотной растительности, несмотря на большой объем осушительных мелиораций, отражает ее географические и эколого-ценотические особенности.

Несколько иная картина в распределении водной растительности. В связи с гидростроительством наибольшие ее площади в настоящее время приходятся на искусственные водоемы — водохранилища, многочисленные пруды и каналы. С точки зрения популяционной структуры, флора искусственных водоемов аллохтонного происхождения.

Состав и структура болотной растительности благодаря работам украинских, белорусских и польских исследователей, прежде всего Г. И. Танфильева [205], В. С. Доктуровского [56], Е. М. Лавренко [121, 122], В. П. Матюшенко [136], Ф. Я. Левиной [129], Д. К. Зерова [71], А. П. Пидопличко [156], А. Ф. Бачуриной [18], Е. М. Брадис, А. Ф. Бачуриной [31], изучены довольно полно. Преобладают евтрофные низинные травяные и лесные (черноольховые) болота. На первых наиболее распространены формации *Cariceta omskiana*, *Cariceta acutae*, *Cariceta vesicariae*, *Cariceta rostratae*.

Лесные евтрофные болота представлены формацией *Alneta glutinosae* и в меньшей степени *Pineta paludosa*, *Betuleta paludosa*, *Saliceta paludosa*. Евтрофные болота встречаются на всей территории. Наибольшие площади они занимают на Полесско-Припятской низменности.

В сложении растительности мезотрофных болот наибольшее участие принимают формации *Pineto-Betuleto-Sphagneta*, *Pineto-sphagneta mesotrophica*, *Cariceto (lasiocarpae)-Sphagneta*, *Cariceto-Eriophoreto-Sphagneta*, *Scheuchzerieto-Rhynchosporieto-Sphagneta*. На олиготрофных болотах основу растительности составляют

формации *Pineto-Sphagneta-oligotrophica*, *Sphagneta fusci-magellаници-raripinetosa*. Мезотрофные и олиготрофные болота распространены почти исключительно в пределах Полесско-Припятской низменности.

Водная и прибрежно-водная растительность не имеет такой длительной истории изучения, как болотная. Ее стали интенсивно исследовать только в последние десятилетия XX столетия в связи с созданием водохранилищ и каналов. Наиболее изучены в этом отношении водохранилища Днестра и Днестра [15, 73, 104, 191]. Растительность Килийской дельты Дуная и других рек Причерноморья исследовали В. М. Клоков [88], Д. В. Дубына [64, 234]. Флора и растительность каналов изучалась Г. С. Белоконов [22], рек и озер К. А. Семенихиной [186, 187], Г. А. Чорной [230], М. А. Бухало [32—34] и другими.

Формационная структура водной и прибрежно-водной растительности, особенности ее распространения исследованы далеко не полностью. Основу растительности прибрежной зоны и мелководий составляют *Phragmiteta australis*, *Scirpeta lacustris*, *Typheta latifoliae*, *Typheta angustifoliae*, *Glycerieta maximae*, *Butometa umbellatis*, распространенные на всей территории. В степных районах значительное участие принимают формации *Typheta laxmannii*, *Bolboschoeneta maritimi*, *Scirpeta tabernemontani*. Растительность с плавающими на поверхности воды листьями сложена преимущественно *Polygoneta amphibiae*, *Nuphareta luteae*, *Nymphaeta albae*, *Nymphaeta candidae*, *Stratioteta aloidis*, *Potamogetoneta nantis*, распространенные почти повсеместно. Основу погруженной растительности образуют *Potamogetoneta perfoliati*, *Potamogetoneta pectinati*, *Myriophylleta spicati*, *Ceratophylleta demersi*. В солоноватых водоемах развиты *Najadeta marini*, *Ruppieta maritimi*, а на побережье Азовского моря — *Zostereta maritimi*, *Zostereta minoris*.



## Глава 2

### **ФЛОРОЦЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ УРОВЕНЬ ЭВОЛЮЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ**

Выяснение закономерностей исторического развития флоры и растительности — сложная и многогранная проблема в русской и зарубежной ботанике. Несколько особенностей отличают работы подобного плана. Прежде всего, многообразие подходов и методов и, как следствие, различный исходный материал по систематике, ботанической географии, палеоботанике, фитоценологии. При этом исследователи исходят из разных концепций, нередко взаимоисключающих. Разные пути и подходы к решению поставленных вопросов определяет и терминология, призванная подчеркнуть те или иные стороны эволюции растительности.

В связи с этим у автора возникла необходимость рассмотреть и обобщить в историко-научном плане предшествующие работы о развитии эволюционной идеи в ботанической географии, фитоценологии и других смежных разделах ботаники. Очевидно, самый надежный и верный способ раскрыть содержание изучаемой проблемы состоит в анализе движения ее с самых первых шагов зарождения по настоящее время. При этом основное внимание будет уделено работам русских и советских ботаников, со ссылками, где это необходимо, на взгляды по этому вопросу зарубежных исследователей.

В русской ботанике проблема генезиса и эволюции растительности связана с трудами И. Г. Борщова, Ф. И. Рупрехта, А. Н. Бекетова, А. Н. Краснова, И. К. Пачоского, а в советский период — В. Л. Комарова, М. Г. Попова, Е. М. Лавренко, А. И. Толмачева и других. Непосредственно вопросами флорогенеза нашей территории в советский период занимались Ю. Д. Клеопов и М. В. Клоков, хотя они и стояли на разных, порой взаимоисключающих, принципах и позициях. Тем не менее они во многом способствовали развитию изучения истории флоры и растительности Украины и смежных территорий. В этом же плане, но с другими методическими подходами, эволюцией флоры и растительности Украины занимались Д. К. Зеров, А. Н. Окснер, Д. И. Сакало, А. Т. Артюшенко, Н. А. Щекина и другие.

### **ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИДЕЯ В ИСТОРИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ В XIX—НАЧАЛЕ XX СТОЛЕТИЙ**

Особенностью развития эволюционной идеи в географии растений для русской ботаники с самого начала была ее тесная связь

с экологическими условиями, прежде всего с почвой и климатом. Подобное экологическое направление (или «ойкологическое» по Вармингу [36]) следует рассматривать в плане известных «академических» экспедиций конца XVIII—начала XIX веков, проводившихся в целях изучения производительных сил тогда еще мало изученной России. Идея генетической связи растений с наиболее важным и существенным компонентом их жизни — почвой — получила полное выражение в исследованиях выдающегося русского ученого Ф. И. Рупрехта [181]. По своему значению его труд далеко выходил за рамки поставленных целей и для своего времени явился вкладом в эволюционную экологию и историческую географию растений. Основной методический подход Ф. И. Рупрехта впоследствии широко использовался во многих работах отечественных ботаников по истории флоры и растительности. Его работы высоко ценил В. В. Докучаев.

Если эволюционные взгляды на растительность Ф. И. Рупрехт развивал, находясь на позициях геоботаники, которая в то время еще пребывала в состоянии подготовительного периода [61], то его современник И. Г. Борщов [29] подобные идеи рассматривал с точки зрения ботанической географии, обосновав положение об исторических этапах развития растительности от мезофильной к ксерофильной и выделив древнюю и сравнительно молодые флоры, что созвучно современным представлениям об исторических элементах флор. В своих суждениях о развитии флоры и растительности И. Г. Борщов не был одинок. Его поддерживали, основываясь на ином материале, представленном несколько в другой форме, в России К. И. Максимович, в Америке — Аза Грей, в Англии — Гукер. К сожалению, И. Г. Борщов впоследствии отошел от ботанической географии, его интересы сместились в сторону альгологии и сравнительной морфологии. В работах Ф. И. Рупрехта [181] и И. Г. Борщова [29] проявилось стремление поднимать и решать вопросы истории флоры и растительности, основываясь только на собранном фактическом материале и с привлечением всей имевшейся тогда литературы.

Особое место принадлежит А. Н. Бекетову, который придерживался взглядов Ч. Дарвина. Необходимо отметить четкий экологический подход, нашедший выражение в «топографических флорах» лесов, полей, лугов, дифференцированных далее на более мелкие группы [20]. Последние по своему содержанию близки современным парциальным флорам. Эволюционные взгляды этого ученого на развитие растительности пронизывает мысль о взаимосвязях растений с окружающей средой и о решающей роли последней в формообразовательных процессах и развитии растительных группировок. А. Н. Бекетов, И. Г. Борщов и Ф. И. Рупрехт в русской исторической географии растений своими работами завершили важный этап в разработке эволюционной идеи, характеризующей общими подходами, когда изучаемый объект рассматривается с точки зрения общего хода развития растительности.

Следующий этап связан с именами А. Н. Краснова, И. К. Пачоского, А. Я. Гордягина, Г. И. Танфильева. Примечательный след по обсуждаемому вопросу оставили работы А. Н. Краснова [107—109]. Эволюцию растительности он рассматривал на фоне развития тех природных процессов, которые происходили в истории Земли за последние геологические отрезки времени. Его метод состоит в обращении к конкретным видам растений. Это очень существенно, так как А. Н. Краснов, не будучи «чистым систематиком» — флорогенетиком, по крайней мере, интуитивно подошел к выводу, что элементарной основой исторического развития растительности следует считать виды растений, точнее, географические расы. Этот исследователь оперирует формациями, не придавая им современного значения классификационной единицы растительности. Формация понимается как комплекс видов, приуроченных к определенным условиям среды, прежде всего почвенным, т. е. в данном случае А. Н. Краснов следовал замечательной традиции русской ботаники — взаимообусловленности растительности и почвы. Каждая формация имеет собственную историю, в основе которой лежит история видов. Виды А. Н. Краснов разделял на группы: сохранившиеся с древних времен, изменившиеся вследствие изменения природных условий, пришельцы. Под этим углом зрения им был рассмотрен генезис степной флоры.

Современником А. Н. Краснова был С. И. Коржинский, который, как отмечает Х. Х. Трасс [221], в основу деления на группы положил эволюционный подход. Выражением исторического развития у С. И. Коржинского [106] выступает формация. Он рассматривает ее как результат многовековой борьбы за существование. В каждой стране из видов, наиболее жизненных и приспособленных к данным климатическим и топографическим условиям, вырабатываются особые комбинации форм, образующие так называемые растительные сообщества. Суть формации — ботанико-географические единицы. С. И. Коржинский делает вывод, что современный растительный покров представляет собой всего лишь один из моментов его длительного исторического развития. Таким образом, идея развития, введенная Дарвиным в биологию, была положена С. И. Коржинским в основу изучения растительного покрова, а позднее и почв. Следует также подчеркнуть, что если предшественники С. И. Коржинского главную роль в развитии растительности усматривали во внешних факторах, то сам он ввел в научный обиход представление о внутренних факторах, заложенных в природе самих растений, хотя ясно понимал, что достаточных оснований для этого у него пока нет. Другие моменты эволюционных воззрений этого ученого касаются происхождения некоторых формаций, в частности, связанных с водной средой, поэтому из-за своей древности глубоко чуждых современному составу растительности Европы. Это относится к группировкам с участием *Trapa natans*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Marsilea quadrifolia* и других. Сформулированные им представления о виде как пространственно-племенной определенности, или, как бы мы сейчас ска-

зали, географической расе, дают исследователю ключ к пониманию реального хода эволюции растительности.

И. К. Пачоский оперировал комплексами растений, вкладывая в них историческое содержание. Вопросы развития флоры и растительности он разрабатывал на примере Юго-Западной России [151]. Эволюционная идея пронизывает большинство работ этого ученого, даже его заметки и рецензии. Флорологию, или флорографию, названную позднее фитосоциологией, он определяет как науку о генезисе, жизни, развитии и распространении формаций (ассоциаций) [153]. Научным оппонентом И. К. Пачоского был Г. И. Талиев [203, 204], придававший большое значение влиянию антропогенного фактора на современную структуру флоры.

С позиции фитоценологии развитие растительности в плане ее сукцессий рассматривал А. Я. Гордягин [44]. Он стоял у истоков отечественной фитоценологии в тот ее «классический период», когда формировались понятия и методы этой науки, разработал методы определения первичности-вторичности растительных группировок, используя для этого почвенный покров и обосновал положение, что почвенный покров служит показателем истории растительности в прошлом. На основе этого метода А. Я. Гордягин проводил реконструкцию растительности с учетом изменений, обусловленных хозяйственной деятельностью. Его подходы и методы при выяснении современной структуры растительного покрова в плане естественных и антропогенных смен не потеряли своего значения и в наше время.

В работах Г. И. Танфильева [207, 208] идея экогенетической связи растительности с почвой на классическом примере степей получила наиболее полное выражение. Последующие исследователи Н. Ф. Комаров [102] и Д. И. Сакало [182] внесли в рассмотрение этой проблемы новые детали и дополнения. Необходимо заметить, что особое внимание к роли почвенного фактора в развитии растительности объясняется существованием традиции, поддерживаемой длительное время. Почти все русские ботанико-географы испытали влияние идей отечественного почвоведения, получившего название генетического. Г. И. Танфильев входил в круг учеников и последователей В. В. Докучаева. Его первое исследование посвящено флоре черноземных степей [208]. Затем, продолжив [207] наблюдения, он пришел к выводу, что чернозем залегает на материнских породах, богатых известью, поэтому флора черноземов — известняковая.

В. И. Талиев [200, 201] в полемике с Д. И. Литвиновым [132], который был ортодоксальным приверженцем влияния ледникового периода на флору Европейской России, внес существенные коррективы в понимание развития растительности самого последнего геологического отрезка времени. Он показал ошибочность многих выводов Д. И. Литвинова в отношении ледниковых реликтов, а также, по существу, первый указал на необходимость при решении вопросов исторической географии растений давать ботани-



ческим фактам собственное объяснение, а не иллюстрировать ими события геологической истории. В. И. Талиев [202] также заострил внимание на необходимости изучения влияния человеческой культуры на структуру растительного покрова. Этот тезис проходил через все работы этого ученого. В. И. Талиев был учеником А. Я. Гордягина, поэтому в их взглядах как на растительность в целом, так и на историю ее развития есть ряд общих моментов.

Описанный период в развитии эволюционной идеи в ботанической географии является классическим. При детальном рассмотрении хода развития растительности авторы оперировали экологически и топологически обусловленными комплексами растений, которым придавался экогенетический смысл. А. Н. Краснов [108] использовал многообещающий метод «проявляющих» родов (при исследовании флоры Тянь-Шаня), который затем был применен В. Л. Комаровым [98] и другими учеными при изучении истории развития флоры Китая и Монголии. Была установлена общая картина исторического развития растительности. В качестве решающего фактора признавалось влияние внешних условий, т. е. подчеркивался экологический характер эволюции. Четко выраженная направленность исторического развития растительности в трудах упомянутых исследователей была обусловлена общим состоянием науки, тесно связанной с запросами сельского хозяйства. Громадные пространства Российской империи, рост производительных сил требовали оценки, бонитировки земель с почвенной и растительной (геоботанической) точек зрения. Из почвоведения, которое также рассматривалось широко, и черпала зарождающаяся наука об историческом развитии растительности необходимые идеи и факты. Наконец, на экологический фактор в эволюции растительности в работах русских ботаников большое влияние оказало «Происхождение видов» Ч. Дарвина.

Дальнейшее развитие обсуждаемых проблем стимулировалось накоплением обильного и разностороннего материала по систематике и флористике, фитоценологии и экологии, палеоботанике и палеогеографии.

После 1920 г. был выполнен ряд работ по истории флоры и растительности СССР и зарубежных стран. Рассмотрим только те из них, авторы которых ставили задачу выделить элементарные группы растений, совместная эволюция которых в пространстве и во времени определяет эволюцию растительности в целом. Развитие данного подхода во многом определялось фитоценологией, где идея ассоциированности растительного покрова получила наиболее полное выражение и стала одним из основных положений этой быстро развивающейся науки. При этом ассоциации придавался генетический смысл, т. е. она трактовалась как основная эволюирующая единица растительности. В этом нет ничего удивительного. В фитоценологии, как и биологии вообще, теоретическое неизменно связывается с тем, что базовый объект исследований рассматривается в качестве основной эволюирующей еди-

ницы. В кругах геоботаников в 30-е годы было распространено представление об естественном отборе второго порядка, причем под первым подразумевалась борьба за существование между видами, под вторым — между сообществами.

Наиболее четко эти взгляды сформулировал А. И. Лесков [131]: «...Ассоциация эволюционирует вместе со своими эдификаторами, а если это так (в чем я несколько не сомневаюсь), то эдификаторы и будут теми реальными показателями исторических связей, установление которых предусматривает любая естественная классификация. Исходя из этих соображений я и строю систему таксономических единиц главным образом на основе свойств и истории эдификаторов и доминантов разного ранга». Свою систему и выводы автор развил на основании исследований фитоценологии пихтовых лесов Кавказа. Эволюирующей единицей растительного покрова у А. И. Лескова, как и у других исследователей, стоящих на позициях геоботаники, выступает ассоциация. По признаку принадлежности эдификаторов господствующего яруса к одному виду или циклу близких видов ассоциации объединяются в формации, а последние — в тип растительности.

Таким образом, эволюцию рассматриваемого комплекса растительности автор пытался отразить в форме субординационной классификационной схемы. Как отмечает В. Д. Александрова [3], «хорошо изложенные построения А. И. Лескова читаются и сейчас с живым интересом». В. Н. Сукачев [199], А. И. Толмачев [218], В. Д. Александрова [3] показали несостоятельность подходов, использованных А. И. Лесковым, и геоботанических методов при рассмотрении истории растительности с точки зрения классификационных схем. Вся цепь рассуждений А. И. Лескова основывается на том, что ассоциация эволюирует вместе со своими эдификаторами. Этот тезис был опровергнут В. Н. Сукачевым. Ассоциация не имеет истории, поэтому попытки создать генетические классификации оказались неудачными. И все-таки работа А. И. Лескова имеет одну интересную сторону. А. И. Лесков понимал ассоциацию как мелкую гомогенную единицу по Н. Я. Кацу [84], который выделял их по эколого-топологическому принципу в духе классической «ойкологической» географии растений Варминга [36]. В этом отношении ассоциации приближаются или даже тождественны эколого-топографическим группам растений А. Н. Бекетова, А. Н. Краснова, И. К. Пачоского, в которые они вкладывали экогенетический смысл. Принципы и подходы генетической классификации А. И. Лескова, разработанные им на вполне конкретном материале, оказалось невозможным перенести на другой комплекс растительности, что и было отмечено В. Н. Сукачевым [199].

Таким образом, работа А. И. Лескова показала уникальность и неповторимость процесса эволюции каждого эколого-ценотического комплекса и ее несводимость к каким-либо иерархическим классификационным схемам.

В работах В. Б. Сочавы [192—194] основной эволюирующей единицей, как и у А. И. Лескова, является ассоциация. Априори автором выдвигается положение о парциальном происхождении формаций от древних третичных: «...процесс трансформации в третичных ценозах смешанного леса со сложной синузальной структурой начальной своей стадией имел экологическое и фитоценологическое обособление синузий. Процесс их обособления приводил к широкому распространению комплексов ассоциаций и их фрагментов. Компоненты этих комплексов с течением времени все более и более обособлялись в монодоминантные ценозы, претерпевая при этом и различные другие изменения. Таким образом, в процессе развития растительных формаций возникают более просто устроенные, но более специализированные и многочисленные ассоциации» [193]. Однако В. Б. Сочава, широко используя геоботаническую терминологию, на самом деле оперирует ботанико-географическими категориями. «Филогенетический подход к систематике фитоценозов ставит геоботаника в определенные рамки. При объединении фитоценозов в одну ассоциацию иногда можно пренебречь заметными отличиями, если они не имеют филогенетического значения, и, наоборот, основываясь на мелких генетически значимых отличиях, можно выделить особую ассоциацию. Как бы там ни было, но при установлении ассоциаций на монолитность их в морфологическом отношении следует обращать особое внимание, объединяя в одну ассоциацию фитоценозы, предельно сходные по флористическому составу... Практически для геоботаника ориентиром в данном случае являются прежде всего морфологические признаки, оцененные соответственно с точки зрения генезиса фитоценозов» [193]. Ассоциации у В. Б. Сочавы выделяются по иным признакам, чем это принято в «официальной» геоботанике. Аналогичны ассоциации кедрового стланика у Б. А. Тихомирова [216], происхождение которых он рассматривает. Строго говоря, они не тождественны ассоциациям как таковым, хотя нередко и могут с ними совпадать полностью или частично.

Таким образом, при построении генетической классификации растительности в понятиях и терминах геоботаники исследователи вынуждены были отходить от положений этой науки и рассматривать эволюцию растительности в рамках ботанической географии и флорогенетики.

В. Б. Сочава [103] ввел в научный обиход термин «фратрия», под которой подразумевается объединение типов растительности по признаку принадлежности их эдификаторов к одному флорогенетическому комплексу.

Как видно, идея развития в советской геоботанике пошла по линии классификации фитоценозов и тем самым в значительной мере оказалась обедненной, хотя авторы и вынуждены были насыщать свой материал ботанико-географическими и флорогенетическими данными.

Ассоциация, по крайней мере, как ее выделяют и понимают отечественные геоботаники,— не результат эволюционного развития растительности, а продукт новейших преобразований физико-географических условий. Каждое последующее изменение природной обстановки вызывает и соответствующую перестройку цено-структуры растительности при относительно стабильном составе флоры. Однако в период создания схем генетических классификаций растительности в отношении эволюции ассоциации еще не все было ясно. Идея генетической классификации растительности пришла из классической геоботаники в работах А. Н. Бекова [20], А. Н. Краснова [108], И. К. Пачоского [153], С. И. Коржинского [105], В. Н. Сукачева [195]. Так, по крайней мере, принято в отечественной литературе [3]. Но связь между классической и современной геоботаникой по данному вопросу имеет более глубокий и сложный характер, и здесь необходимы некоторые разъяснения. Русская классическая фитоценология в своем формировании и становлении тесно связана с ботанической географией и сельским хозяйством (включая лесоведение, луговедение и другие прикладные отрасли). Оба этих начала явились идейными платформами московской (ботаническая география) и ленинградской (сельское хозяйство) школ в советской геоботанике. По ряду причин главным образом социально-экономического порядка, связанных с необходимостью бонитировки земель с геоботанической точки зрения, ведущее положение заняла ленинградская геоботаническая школа, которая стала своего рода «официальной». Отсюда повышенный интерес к вопросам классификации растительности, геоботанического районирования и картографирования, динамике растительности, геоботанического очерковедения. Выразителями взглядов данного направления в начальный период были Г. М. Морозов и Г. Н. Высоцкий. Во главе второго течения стояли А. Н. Краснов, И. К. Пачоский, Г. И. Танфильев, С. И. Коржинский, А. Я. Гордягин. Коллизии между этими направлениями, кульминационным моментом которых была известная дискуссия ленинградской и московской геоботанических школ в 30-х годах, наметились еще в начальный период формирования этой науки. А. Н. Краснов, И. К. Пачоский, Г. И. Танфильев и другие не придавали серьезного значения вопросам классификации и районирования и в своих работах их не рассматривали.

Доминирующее положение типологического направления в геоботанике потребовало в свою очередь теоретического обоснования ассоциации как основной единицы растительности. Под этим углом зрения и следует рассматривать попытки создания генетических классификаций растительности. Трудности создания генетических классификаций, их несовершенство и критика со стороны ведущих геоботаников, по-видимому, явились причиной того, что после работ А. И. Лескова [131] и В. Б. Сочавы [192—194] было предложено сравнительно немного подобных схем. Исследовательская мысль была направлена в несколько иное русло: выяв-

ление комплексов адаптированно сопряженных видов, которым придавалось флороценогенетическое содержание. Наиболее интересными и значительными в этом отношении представляются флороценоциты П. Н. Овчинникова, исторические свиты Г. М. Зозулина, ценоэлементы Ю. Д. Клеопова и флористические комплексы М. В. Клокова, на которых мы и остановимся.

В понятие флороценоцита П. Н. Овчинников [144, 145] вкладывает флористико-геоботаническое содержание. «Флороценоциты — это совокупность растительных формаций, эдификаторы которых прошли общую адаптивную эволюцию под влиянием определенных длительно существовавших физико-географических условий». Флороценоциты П. Н. Овчинникова — исторически сложившиеся на определенной территории комплексы видов, однозначно приспособленные к общему обитанию.

«Познание флороценоцитов имеет большое эволюционное значение, так как они являются закономерным биолого-географическим или фитоценотическим выражением видообразования «расселения растений» [146]. В своих построениях автор оперирует также и ассоциациями, однако основное внимание все-таки акцентирует на флороценоцитах. Отметим, что флороценоциты представляют также категории классификации. Каждый флороценоцит далее распадается на формации и серии формаций, монотипные и гетеротипные группы ассоциаций и как конечное звено — сукцессионно-топологические ряды. Флороценоциты, по П. Н. Овчинникову, — продукт автохтонного развития флоры и приближаются к понятию «фратрий» В. Б. Сочавы, но уже последних, поскольку не включают в себя самостоятельно существующие формации, состоящие из разных типов эдификаторов, и в то же время шире, поскольку не ограничиваются формально очерченными границами определенной географической области [145]. Несмотря на заметный отход от геоботаники в решении этих вопросов, он для подкрепления своих построений пользуется отдельными ее терминами и понятиями, например, доминантами и эдификаторами.

Ю. Д. Клеопов [86] ввел в историческую географию растений понятие ценоэлементов. Это группы видов, сложившиеся в определенных экологических условиях на основе разных по возрасту флорогенетических комплексов. Например, им выделены следующие ценоэлементы: собственно неморальный (балтийский), березняковый, кверцетальный, вакциниетальный. Ю. Д. Клеопов не придавал значения теоретической стороне вводимых терминов и не дал четкого и ясного определения ценоэлемента. Оно вытекает из содержания его работы об основных чертах развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР [86]. Этот исследователь был представителем миграционизма в исторической географии растений. Согласно его теории, мигрировавшие на север виды дубовых лесов пришли в соприкосновение с видами березовых лесов. В результате сложных процессов наложения сформировались современные широколиственные леса Русской равнины. Ценоэлементы не получили широкого распространения у других

исследователей, если не считать отдельных попыток их применения [231]. Причины здесь разные, но, по-видимому, далеко не последнюю роль играет то, что крайние гляциалистические установки автора выливались в сложные и громоздкие объяснения истории флоры и растительности. Ценоэлементы Ю. Д. Клеопова представляют собой ботанико-географические категории. Используя их для ботанико-географических реконструкций, далее он оперирует ассоциациями. Последние выделяются им не на принятой и широко распространенной в СССР доминантно-эдификаторной основе, а на принципах франко-швейцарской школы Браун-Бланке. Такой подход, неожиданный для советской фитоценологии тех лет, представляет интерес и в наши дни.

Браун-Бланке еще в 1923 г. использовал принципы своего учителя Брокман-Ероша при выделении растительных сообществ на основе характерных видов. Как отмечает В. Д. Александрова [3], «характерные виды, по Браун-Бланке, воплощают экологическое своеобразие ассоциации, в этом их смысл и именно поэтому они могут служить целям классификации, в то время как виды с широкой экологической амплитудой, даже если они и доминируют в растительном покрове, не могут быть использованы, будучи, по выражению Брокман-Ероша, «формационными убиквистами». Но не эта сторона направления Браун-Бланке привлекала внимание Ю. Д. Клеопова. Вопросы классификации растительности он не затрагивал. Существенным было другое. Как отмечает Браун-Бланке, сообщества, выделяемые по его методике, имеют также флорогенетический смысл, так как их флористический состав отражает отношения географического распространения и флористических связей. Им соответствуют историко-генетические, географические и экологически очерчиваемые группы сообществ. Крейсы Браун-Бланке, представляющие объединения классов, в значительной мере сходны с фратриями В. Б. Сочавы [4]. Однако отдельные ассоциации и союзы имеют эволюционный смысл. Ю. Д. Клеопов впервые использовал подходы Браун-Бланке для выяснения эволюции широколиственных лесов.

Очевидно, что эту сторону классификации Браун-Бланке не следует принимать полностью. Это неизбежно привело бы к пробелам в истории флоры и растительности. Экологические и флористические критерии выделения сообществ могут и не «срабатывать», так как в процессе эволюции природной среды ценогическое положение видов в структуре растительности неоднократно изменялось. Тем не менее накопленный школой Браун-Бланке богатый фактический материал о приуроченности видов к определенным сообществам может быть при критическом отношении к нему использован для выяснения вопросов истории и флоры и растительности, особенно новейшего ее этапа.

Обращение Ю. Д. Клеопова к методам франко-швейцарской школы следует рассматривать в контексте неоднократных попыток применения в советской фитоценологии ее идей и подходов для решения различных вопросов, прежде всего для классифика-

ций растительности. Подобное течение, приобретающее характер устойчивой доминанты, наблюдается и сейчас. Время и последующее развитие науки покажут насколько идеи и методы школы Браун-Бланке, преемственно связанные с ботанической географией и экологией, будут ассимилированы отечественной геоботаникой, истоки которой уходят в сельское хозяйство, где доминантно-эдификаторный принцип выделения и типизации растительных сообществ представляет не только методический, но и практический интерес.

Исторические свиты растительности введены в научный обиход Г. М. Зозулиным [74, 75]. Под этим термином он подразумевает «совокупность видов, связанных общей эволюцией в процессе филоценогенеза в свиту группировок с близким структурным сходством в принципиально однородных экологических условиях» [74]. По своему содержанию исторические свиты растительности приближаются к ценоэлементам Ю. Д. Клеопова или совпадают с ними. В основу выделения исторических свит Г. М. Зозулиным положены ареалы видов, экоморфы, современная ценоотическая приуроченность, жизненные формы, генетические связи. Эти параметры можно рассматривать как каналы, через которые осуществляется процесс эволюции растительных сообществ.

Таким образом, при выделении исторических свит растительности использованы традиционные приемы анализа флор, но в данном случае определенный крен сделан на выявление ценогенетических связей. Г. М. Зозулин не оценивает указанные критерии. В каждом конкретном случае вопрос решается отдельно. Очевидно, что иного подхода не может и быть, так как эволюция свит растительности проходит по-разному. Для лесной и степной зон европейской части СССР Г. М. Зозулиным выделено 17 свит: неморальная, таежная, боровая, березняковая, субксерофильно-дубравная, ольшанниковая, бореально-ивняковая, аллювиально-травянистая, травянисто-болотная, олиготрофносфаговая, перигляциально-травянистая, луговая, ковыльникова, полукустарниково-пустынная, тимьянниковая, псаммофильно-травянистая, антропогенная. По содержанию они аналогичны комплексам растительности, установленным в ботанической географии. Г. М. Зозулин сделал попытку их систематизации.

К неморальной исторической свите растительности Г. М. Зозулин относит виды, связанные с широколиственными лесами гумидных стран Европы, а в прошлом Евразии. В исторической географии растений этот комплекс привлек наибольшее внимание [47, 52, 54, 86, 113, 151, 166, 231]. В пределах свиты по возрасту или на региональной основе выделяются варианты.

Таежная историческая свита растительности, по Г. М. Зозулину, в общих чертах совпадает с соответствующим эколого-генетическим комплексом растительности других авторов [118, 193, 218].

Боровая историческая свита растительности в исторической географии растений как эколого-ценотический комплекс очерчена

фрагментарно, что, по-видимому, связано со слабо изученным эндемизмом. Первым из отечественных исследователей, акцентировавшим на нем внимание с точки зрения филогенеза, был Г. М. Зозулин. В последнее время его разобрал М. В. Клоков [92]. Березняковая историческая свита ранее была рассмотрена И. М. Крашенинниковым [113] и Ю. Д. Клеповым [86].

Сложные взаимоотношения разных комплексов флоры в ходе ее развития, рассматриваемые Г. М. Зозулиным, также были предметом тщательного изучения исследователей. Классический в русской ботанике вопрос о взаимоотношении леса и степи рассматривался в плане исторической географии растений под углом зрения эволюционной экологии.

Таким образом, теоретическая основа представлений Г. М. Зозулина об исторических свитах растительности, по существу, представляет собой более детальное и углубленное развитие ряда положений исторической географии растений, прежде всего отечественной. Это говорит о том, что сколько-нибудь серьезное дальнейшее развитие исторической географии растений невозможно без осмысления глубокого обширного материала, накопленного за предшествующий период. Могут меняться цели и задачи исследований, приобретать совершенно иной характер фактический материал, но интерпретация его будет осуществляться в рамках прежней парадигмы. В теоретической ботанике, а рассматриваемые вопросы по своему содержанию и относятся к таковым, велик груз традиций и иной путь кажется невозможным. Возвращаясь снова к работам Г. М. Зозулина, следует подчеркнуть глубоко ботанико-географический характер исторических свит растительности, где категориям геоботаники отведена подчиненная роль. Рассмотрение работ данного автора лишний раз указывает на преходящий характер доминантов и эдификаторов. Яркий пример тому береза, которая неоднократно меняла позиции от лесобразующей породы до скромного ингредиента [13, 71, 72].

М. В. Клоков в последние годы ввел понятие флористического комплекса, которое им рассматривается как метод исследования исторического развития флоры [62, 92]. Отметим, что сам термин не является новым. Довольно часто он упоминается в работах по исторической географии растений, а также в связи с методом изучения конкретных флор. Им в разное время пользовались М. Г. Попов, М. М. Ильин, И. М. Крашенинников и другие.

Определенный интерес для нас представляют комплексы в понимании М. Г. Попова [166]: «Флористический комплекс как единица флорогенетики представляет совокупность видов, родов и семейств, возникших одновременно в определенных экологических условиях и в дальнейшем имевших общую судьбу». Комплексы, в его понимании, определяют особенности очень крупных ботанико-географических регионов и соответствуют флоре целого района или области. Аналогичное понимание этого термина у Энглера и большинства отечественных ботанико-географов, т. е. флористические комплексы в ботанике употребляются в общем смысле



для обозначения флоры любого района или более мелких его подразделений.

Более узкое и конкретизированное представление о флористических комплексах находим у М. В. Клокова [92]: «Можно представить себе, что в общие комплексы по адаптированному признаку объединяются растения различного происхождения и возраста, образуя с какого-то определенного момента их истории естественные коадаптированные группы, и нет сомнений в том, что древние виды современной флоры, прежде чем войти в свои современные комплексы, принимали участие в каких-то предыдущих и резко отличимых от них флористических комплексах. Таким образом, флористический комплекс следует рассматривать как историческое явление». Перед этим данный автор отмечает их историчность и историческую гетерогенность. По М. В. Клокову, флора любого естественно-исторического района состоит из разных флористических комплексов, которые тесно связаны с современными экологическими условиями и в то же время являются исторически обусловленными. Таким образом, М. В. Клоков впервые в исторической географии растений подошел к выделению флористических комплексов, как к одному из методов изучения флоры, но развернутого определения их он не дал. Его взгляды и подходы по этому вопросу во многом отличаются от подходов Г. М. Зозулина, Ю. Д. Клеопова, П. Н. Овчинникова, В. Б. Сочавы, А. И. Лескова и в то же время являются несомненным шагом вперед.

Флористические комплексы представляют собой сложное явление растительного мира, их выявление и типизация только еще намечается. Концепция флористических комплексов — это логическое развитие взглядов данного исследователя в направлении поисков конкретных исторически и экологически взаимообусловленных групп растений, которые составляют основную форму эволюции растительности. М. В. Клоков не был связан категориями геоботаники и в своих построениях «отталкивается» от самих растений. «Единицей учета флоры должна быть географическая раса, исторически возникшая и развивающаяся, определенным образом локализованная в пространстве и во времени» [62].

В качестве движущих факторов эволюции флористических комплексов выступает сама физико-географическая среда, ее направленное развитие. В этом отношении флористические комплексы представляют собой группы видов, адаптированные к какому-либо «руководящему» экологическому фактору.

М. В. Клоков в своих флорогенетических воззрениях исходил из концепции непрерывного автохтонного развития флоры, по крайней мере, для территории Украины. Это положение четко просматривается и в выделяемых им флористических комплексах.

В советский период разработка вопроса о наименьшей эволюирующей единице растительности получила дальнейшее развитие. Ценоэлементы, исторические свиты растительности, флороцено-типы, флористические комплексы М. В. Клокова не есть синонимы,

хотя по содержанию они могут частично перекрываться. Эволюция растительности — многогранный процесс, где каждый исследователь «высвечивает» какую-либо одну его сторону.

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В классический период закономерность эволюции растительности рассматривалась на основе собственного материала. Первая попытка в этом направлении в отечественной ботанике была предпринята И. Г. Борщовым [29], он сформулировал понятие об автохтонных и миграционных флорах. Как позднее отметил В. Б. Сочава [194], в его работе также обсуждались и ботанико-географическое значение регресса мезофильных флор, которые сменялись ксерофильными. В развернутой форме вопросы исторического развития растительности подняты А. Н. Красновым [108], который выступал как последователь представления о непрерывном автохтонном развитии флоры. Он различал такие типы флор, как древняя, преобразованная (или ортоселекционная по современной терминологии) и миграционная. Примером первой может быть флора Японии, второй — флора Средней Азии, третьей — Западной Европы. Хотя А. Н. Краснов и признавал наличие миграционных флор, однако он был последовательным противником далеких миграций растений. В противовес миграционной теории он развивает теорию регенерации, согласно которой современная флора является продуктом развития, перерождения третичной флоры. Идея непрерывного автохтонного развития флоры пронизывает все его ботанико-географические работы.

Несколько позднее близкие идеи были выдвинуты И. К. Пачоским [153]. Позднее, в 1925 г., в своей работе [150] он расширил представления о стадиях развития растительности и указал не только на «прогресс», но и на «регресс». Каждая флора, в его понимании, при своем развитии последовательно проходит стадии пустынной, степной и горной растительности. Последняя содержит в себе элементы всех предшествующих стадий. Она же является исходной для новых флор. Так, например, степи юга России несут явственный отпечаток крымско-кавказского происхождения [153]. Указанные стадии представляют общую тенденцию развития растительности, которая однако в конкретных естественно-исторических условиях может иметь другую направленность. Некоторые стадии могут выпадать. Схема И. К. Пачоского, подкрепленная отдельными примерами, представляет интерес и в наши дни. Несколько забегая вперед, отметим, что А. А. Гроссгейм [50, 51] не считал предложенные И. К. Пачоским стадии обязательными и допускал, например, развитие леса или степи на месте пустынь. И. К. Пачоский, как и А. Н. Краснов, был сторонником непрерывного автохтонного развития флоры и растительности, хотя и отдавал дань гляциалистическим представлениям. Однако при интерпретации ботанического материала он использовал не ледниковую

гипотезу, а давал флористическим данным собственную оценку [151]. Формации генетически выводились из предшествующих комплексов растительности.

К идеям И. К. Пачоского о стадиях развития флоры близко примыкают идеи В. Р. Вильямса [36], который обосновал положение об эволюции растительности бореальной Евразии через смену тундры лесом, леса степью и степи пустыней. Эти изменения он объяснял изменениями климата, обусловленными космическими факторами. В. Л. Комаров [98] дал представления об этапах эволюции флоры и растительности, используя для этого метод «проявляющих» родов. В дореволюционных работах была сформулирована и получила распространение концепция автохтонного развития флоры и растительности, которая не изменила своего содержания даже после частичного принятия ледниковой гипотезы.

Флора и растительность в работах ботанико-географов обычно не противопоставлялись друг другу, а рассматривались вместе, что отвечало единству содержания этих понятий. При этом выяснение генезиса эволюции растительности обычно не сопровождалось введением большого количества новых терминов и понятий. В последующие годы, особенно в 40—50-е XX столетия, наступил заметный перелом в решении этих вопросов. В фитоценологии довольно четко наметилась тенденция обособления растительности, подведения под нее теоретического фундамента. И если в среде ботанико-географов вопросы эволюции флоры и растительности развивались и обсуждались с использованием традиционных понятий и терминов, хотя и они неизбежно обогащались новым содержанием, то в фитоценологии их разработка сопровождалась попытками создать специфический понятийный аппарат. Это четко выражено в работах В. Н. Сукачева [196, 197, 199], Б. А. Быкова [33], П. Д. Ярошенко [248, 249], А. П. Шенникова [235], В. В. Алехина [6].

По В. Н. Сукачеву, исторический процесс формирования и развития новых фитоценозов и всей иерархической структуры растительного покрова определяется термином «филоценогенез». В процессе последнего происходит формирование видовых и экотипических единиц. Филоценогенез не является автохтонным, он неизменно сопровождается процессом селектоценогенеза, который В. Н. Сукачев связывал с процессами биотических миграций, когда при расселении виды внедряются в новые типы биогеоценозов. Они приспособляются к новым ценозам без изменения своей природы. Таким образом, развитие растительных единиц, по В. Н. Сукачеву, следует рассматривать как сочетание процессов филоценогенеза и селектоценогенеза.

Б. А. Быков [33] эволюцию растительности называет фитоценогенезом. У него, в отличие от В. Н. Сукачева [199] фитоценогенез происходит под влиянием изменений соотношения и состава ценопопуляций и изменением фитоценоотической среды. В конечном итоге фитоценогенез — это эволюция фитоценозов, приводя-

щая к возникновению новых ассоциаций (формаций и типов растительности) и происходящая параллельно с эволюцией составляющих фитоценозы видов; при этом оба эволюционных процесса (биотоценогенез) обуславливают друг друга и регулируются сходными каналами связей.

Б. А. Быков рассматривает три разных варианта фитоценогенеза: превращение одной ассоциации в другую на основе видообразовательного процесса (специогенез), в этом случае специогенез соответствует филоценогенезу В. Н. Сукачева; превращение одних ассоциаций в другие путем изменения фитоценотической роли населяющих ее видов (эзогенез); появление новых ассоциаций путем включения (инвазии) новых для сообществ видов или исключения из их состава старых видов. Общий вывод автора — «фитоценозы имеют свой собственный генезис». Б. А. Быков выделяет также признаки прогрессивного и регрессивного направления развития фитоценозов.

В. В. Алехин процесс исторического развития ценозов называет ценогенетическим, П. Д. Ярошенко — структурогенезом. Под последним подразумевается выработка определенной структуры ценозов. Структурогенез неразрывно связан с флороценогенезом, или видообразованием в связи с эволюцией ценозов. Представления А. П. Шенникова аналогичны взглядам В. Н. Сукачева и П. Д. Ярошенко. Он проводил резкую грань между филоценогенезом и флорогенезом (происхождение флор). У ценозов нет «предков» или «потомков». Они возникают не из своих предшественников, а на их месте после полного или частичного разрушения. Эти исследователи рассматривали эволюцию фитоценозов не на конкретном материале, а теоретически.

В историко-научном плане учение о генезисе и эволюции фитоценозов — филоценогенетика — представляет определенный интерес. Как и любая биологическая дисциплина, фитоценология, или геоботаника, нуждалась в теоретическом обосновании основного объекта своих исследований — ассоциации. Однако в эволюции фитоценозов длительное время было много неясного, и авторы были вынуждены делать логические допущения. Впоследствии оказалось, что фитоценозы представляют исторически преходящее, ограниченное во времени, образование. Они формируются из того материала, который им поставляет эволюция. Фитоценозы одного типа могут возникать одновременно на генетически единых или принципиально разных флористических комплексах (в общем понимании последних). Об эфемерности (в геологическом масштабе времени) растительных сообществ говорит тот факт, что в течение так называемого голоцена на Русской равнине сменилось несколько типов сообществ, соответствующих крупным изменениям климата. Например, нынешние березовые леса из *Betula pendula* явно вторичные, в ранние фазы голоцена были представлены коренными насаждениями, что показано с помощью спорово-пыльцевого метода. В поздние фазы голоцена вследствие изменений климата этот вид березы в составе лесной растительности занял

более скромные позиции, а характерные, сопряженные с березняками, виды вошли в состав других формаций и ассоциаций.

В историческом развитии растительного покрова наибольшее значение имеет эволюция самих ценотических структур. В структуре современных фитоценозов сохраняются элементы архаичности, характерные для более древних этапов развития растительности. По В. В. Мазингу [133, 134], ценотические системы в историческом развитии преобразовались из случайных и кратковременных совокупностей организмов в сложные стабильные саморегулирующиеся системы. Интересная попытка выявления закономерностей эволюции растительных сообществ была предпринята В. В. Плотниковым [158], который считал, что структурно-функциональная организация сообществ может быть описана и проанализирована в одних и тех же количественных показателях, специфичных для биоценотического уровня организации жизни. При реконструкции организации древних ценозов им был использован принцип аналогии с современными растительными сообществами, сложенными жизненными формами, сходными с вымершими. Таким образом, методологической основой выполненного В. В. Плотниковым исследования является принцип актуализма, причем в его классической форме. Это обстоятельство, по-видимому, и послужило причиной критических замечаний со стороны В. И. Василевича [32]. В целом, реконструкции эволюции ценотических структур растительности пока довольно дискуссионны, в них много логических допущений, но они необходимы.

Современная синтетическая теория эволюции рассматривает эволюционный процесс дифференцированно в соответствии с разными уровнями организации живого и четким подразделением действующих факторов и механизмов.

В настоящее время предложено несколько систем уровней организации живого. Наибольший интерес представляют подходы ботаников и биогеографов. К. М. Завадский [68] различал организменный, популяционно-видовой, биоценотический, формационный (фауна и флора), биосферный уровни. Несколько позднее Е. М. Лавренко [123] в развитии взглядов В. И. Вернадского о биосфере выделял молекулярный, клеточный, организменный, популяционно-видовой, биоценотический и биостроматический уровни. Обе приведенные системы сейчас устарели. Популяционно-видовой (или видовой) уровень не может быть специфичным, так как он проходит через всю систему организации. Выделение флоры и фауны в самостоятельный уровень носит искусственный характер. Вряд ли целесообразно выделять биосферу (биостроматический покров) в самостоятельный уровень. Как указывает В. Н. Беклемишев [21], биосфера в определенном смысле представляет собой единую систему. Она одновременно выступает не только как система, состоящая из соподчиненных блоков-экосистем, но и в качестве компонента внеземной космической организации.

Современный биогеограф Ю. И. Чернов [228, 229] предлагает следующую систему основных уровней организации жизни: молекулярный, клеточный, организменный, популяционно-ценотический.

Развитие флор и фаун совершается на популяционно-ценотическом уровне. Для ценотических форм организации характерна слабая степень интегрированности, замкнутости. В контексте последующего изложения необходимо подчеркнуть, что видовой состав современных биоценозов (в нашем случае фитоценозов) не отличается постоянством. Отдельные виды входят в состав разных сообществ. В то же время для последних характерна и определенная дифференцированность, что проявляется в их изменчивости, сукцессиях, наличии многочисленных переходов. По-видимому, это обстоятельство затрудняет создание единой классификации растительного покрова Земли.

Элементарной эволюирующей единицей признается популяция. На популяционном уровне происходят изменения форм организмов, что, в конечном счете, приводит к видообразованию. Подобные микроэволюционные преобразования обуславливают изменения всего органического мира, т. е. приводят к макроэволюции. Тем не менее «навести мосты» между микроэволюционными и макроэволюционными преобразованиями далеко не во всех случаях возможно. Обширный массив данных о микроэволюции трудно объяснить с точки зрения макроэволюции. Очевидная причина подобного положения (далеко не единственная) состоит в том, что микроэволюционные и макроэволюционные преобразования происходят на разных уровнях.

Нам необходимо рассмотреть соотношение терминов «флора» и «растительность». Их содержание претерпело известную эволюцию. Довольно длительное время оба они имели близкий, хотя и не адекватный смысл. Флору как список видов района или экотопа стали противопоставлять ее ландшафтно-региональному или экологическому проявлению еще в конце XIX — начале XX столетий, что было обусловлено развитием ботаники, прежде всего, того ее направления, которое получило впоследствии название фитоценологии или геоботаники. Следует отметить, что и тогда к флоре исследователи подходили по-разному, рассматривая ее и как простой список видов, и как более глубокое явление, имеющее свое происхождение и пути развития. В дальнейшем в ботанической географии стала проводиться идея о диалектическом единстве флоры и растительности, представляющих разные стороны одного явления.

В последнее время рядом исследователей, прежде всего Б. А. Юрцевым [245, 246], предпринимаются попытки расширить понятие флоры, включая в ее содержание и растительность. Критический разбор их дан Ю. И. Черновым [228, 229]. Положения, выдвигаемые Б. А. Юрцевым и другими, пока еще недостаточно подтверждены фактическим материалом. Тем не менее они интересны попыткой переосмыслить известные, хотя и далеко не простые вопросы соотношения флоры и растительности. Разделение

этих понятий по большей части носит условный характер, исходя из методических соображений. Флора и растительность — одно и то же развивающееся явление с неясно очерченными сторонами или гранями, «высвечиваемыми» флористом или геоботаником или тем и другим одновременно. При изучении структуры современного растительного покрова дифференцированный подход к флоре и растительности не вызывает сомнений. И то, и другое воспринимается как нечто само собой разумеющееся. При исторических реконструкциях понятия флоры и растительности в значительной мере сливаются и становятся неотделимыми друг от друга, хотя бы по той причине, что эволюция ценоотических структур почти неизвестна. Предложенные на этот счет соответствующие соображения В. В. Плотникова [158] носят гипотетический характер и основываются на актуалистических построениях. Следует также подчеркнуть, что основной объект геоботаники — ассоциация — относительно недавнее приобретение в структуре фотобиоты Земли и в эволюционном плане по-разному выражена в разных типах растительности.

Развиваемые современной флористикой представления затрагивают и такой существенный вопрос, как единица учета при флористических исследованиях. Ею может быть вид или географическая раса [89]. Б. А. Юрцев [245] считает, что единицей учета должна быть популяция, что вполне отвечает современным представлениям биологии. Однако необходимо отметить, что исследователи понимают популяции неодинаково. Остается неясным, по каким параметрам они должны выделяться в ботанической географии. Этот разрыв между теорией, отсутствием методических разработок и фактическим материалом сильно ограничивает возможности популяционного подхода к флористике. Поэтому исследователи вынуждены оперировать видами. Вполне можно допустить, что в региональных флорах вид может быть представлен единственной популяцией. Но это скорее исключение, чем правило. С точки зрения ботанической географии, популяции отражают жизнь вида и фиксируют картину его внутренней дифференциации под влиянием изменения природной обстановки, на которую накладываются антропогенные факторы, что также следует из множества популяций, выявление которых представляет далеко не простую задачу, хотя бы для ограниченного числа так называемых проявляющих. Признавая ценность популяционного материала в исследованиях эволюционного плана, автор вынужден считаться с почти полным его отсутствием и в своей работе за единицу учета принимать вид, географическую расу.

### **ФЛОРОЦЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС — ОСНОВНАЯ ЭВОЛЮИРУЮЩАЯ ЕДИНИЦА НАДВИДОВОГО УРОВНЯ**

В ходе накопления знаний о происхождении и развитии растительного покрова ботанико-географы и фитоценологи близко

подошли к пониманию наименьшей эволюирующей единицы над-видового уровня. По существу, такими являются ценоэлементы, исторические свиты растительности, флороценоотипы, флористические комплексы (по М. В. Клокову), ассоциации (по В. Б. Соचाеве) и другие категории, анализ которых приведен в предыдущем разделе. Смысл и содержание их не во всем тождественны, что обусловлено разными целями и задачами исследований, исходными теоретическими установками и другими причинами. Но все авторы исходили из элементарности (квантированности) и историчности выдвигаемых категорий, однако не всегда давали вводимым понятиям достаточное теоретическое обоснование. Кроме того, некоторые существенные моменты выпали из поля зрения и остались нераскрытыми.

Разрабатывая вопросы генезиса и эволюции водно-болотной флоры и растительности, мы пришли к необходимости переосмысления и дальнейшего развития представлений об элементарной единице в исторической географии растений. Нами использован ряд положений других исследователей.

Анализ работ по интересующему нас вопросу, данные зоогеографии, а также обширная литература под общим названием «синтетическая теория эволюции» приводят к выводу, что развитие флоры и растительности на более высоком уровне, чем популяционно-видовой, совершается в группах видов, объединенных экогенетическими связями. Мы их называем флороценогенетическими комплексами, подчеркивая тем самым единство и неразрывность флоры и растительности в их непрерывном развитии с определенного отрезка времени. В флороценогенетических комплексах совершаются процессы видообразования и элементарные проявления флорогенеза и фитоценогенеза. В них происходит эволюционная отработка ценоотических стратегий. Комплексы представляют собой исторически преходящее образование. Они имеют ареал и характеризуются набором свойственных им видов. Флороценогенетические комплексы уникальны в смысле территории происхождения, предшествующих связей слагающих их видов. Это определяется тем, что растительный покров территории обладает специфическими для неё возможностями филоценогенеза. Р. В. Камелин [81] рассматривает последний как направленный стохастически детерминированный процесс.

Данное в общей форме определение флороценогенетического комплекса нуждается в более полном раскрытии.

**Экологичность.** Эволюция растительного покрова происходит по экологическим каналам. Применительно к объекту исследования исторической географии растений входом таких каналов могут быть дифференцированные в пространстве и во времени экотопы, отличающиеся какими-либо существенными параметрами абиотической среды.

Экотопы существуют неопределенно долгое время, после чего в ходе перестройки физико-географической обстановки трансфор-



мируются в другое качество. В случае трансгрессий, очевидно, можно говорить об их исчезновении.

В современном распространении растений решающими являются гидротермические факторы. Их направленное изменение во времени, захватывающее обширные территории, неизбежно приводит к модернизации флоры и растительности. Разумеется, виды растений в каждый конкретный отрезок времени по-разному реагируют на действие абиотических факторов. Однако в геологическом масштабе времени, которым в большинстве случаев оперируют ботанико-географы, учесть все нюансы поведения видов, а они не оставались неизменными, невозможно. Поэтому исследователю приходится оперировать обобщенными показателями абиотической среды, направленное развитие которых обусловило эволюцию флоры и растительности. Такими являются климатические изменения от макро-мезотермных океанического характера к мезо-микротермным континентальным вследствие прогрессирующего охлаждения Полярного бассейна. Мы не придерживаемся распространенной в ботанической литературе точки зрения о наличии в истории Земли катастрофических периодов, каждый раз резко изменявших облик растительности. Эволюция гидротермических факторов, или фитоградиентов, по Д. И. Сакало [182], обуславливает преемственность в развитии флороценогенетических комплексов.

Более тесно растения связаны с субстратом, почвой. Их качественные особенности (о количественных показателях можно говорить, имея в виду лишь современные условия) в значительной степени характеризуют экологическую обстановку, в которой эволюируют флороценогенетические комплексы. В интуитивной форме на это было обращено внимание еще И. Г. Борщовым, Ф. И. Рупрехтом. Позднее значение решающей роли почвенных условий в эволюции отдельных флористических комплексов (понимая последние в широком смысле) было раскрыто А. Н. Красновым и Г. И. Танфильевым на примере степной растительности. С этих же позиций к степям подошел Д. И. Сакало [182]. Тип субстрата, характеризующий тот или иной экотоп, не остается неизменным. В ходе перестройки природных условий он изменяется или совсем разрушается в результате геологической деятельности. Например, группа вересковых полукустарничков, распространенных на современных олиготрофных верховых торфяниках Евразии и Северной Америки, исходно экогенетически связана с несуществующим в настоящее время специфическим типом кислых почв, скорее всего, олиготрофными песками. Черноземы как тип почв эволюционно представляют сравнительно молодое образование. Их флора мало оригинальна, эндемизм в ней очень слабый по сравнению с более древними по возрасту песчаными и петрофильными степями. По-видимому, торфяники всех типов питания со специфическим почвообразованием и черноземы по времени представляют синхронное плиоцен-плейстоценовое образование.

В ходе эволюции природной среды вид приобретает преадаптационные возможности, позволяющие ему осваивать полностью или частично новые экотопы, адекватные тем, с которыми он был связан экогенетически. Значение преадаптаций в эволюции растительности стало выявляться только сейчас в связи с антропогенной деятельностью, принимающей планетарные масштабы.

По-видимому, пространственно-временная структура экотопов, освоенных соответствующими комплексами растений, сама претерпела эволюцию. В период экспансии и расселения покрытосемянных экотопы были более дифференцированы. Их последующая интеграция обусловлена ускорением процессов развития физико-географической среды и нарастанием средообразующего влияния самих растений.

**Флористический состав.** В комплексы виды объединены по адаптивному признаку, что определяет систематическую разнокачественность их флористического состава. Виды имеют разный возраст и разные флорогенетические и ареагенетические связи.

Систематический состав комплексов, вероятно, в норме характеризуется чрезвычайной пестротой. Представленные в них виды одного рода в большинстве не являются близкородственными. Однако это не исключает наличия и систематически близких видов, так как комплексы оказывают не только «консервирующее» влияние, но и способствуют видообразовательным процессам. Существование в одном комплексе близкородственных видов — временное явление. Изменяющийся строй растительности под влиянием развития природных процессов «разводит» их в разные комплексы. В результате видообразовательных процессов в них подбирается тот необходимый материал, который неизбежно находит свое место при крупных перестройках растительности. Однако роль флороценогенетических комплексов в качестве его поставщика при заселении освобождающихся площадей в результате геологической деятельности не следует переоценивать. В ходе развития природного процесса создаются принципиально новые типы экотопов, не похожие на ранее существовавшие и поэтому остающиеся неосвоенными. Тогда вследствие «растекания», «всюдности» жизни (термины В. И. Вернадского) в действие вступает такой мощный фактор, как интрогрессивная гибридизация, роль и значение которой в истории развития флоры и растительности неоднократно подчеркивал Е. Г. Бобров [25, 27].

Остается еще рассмотреть вопрос о количестве видов в комплексах. В ходе эволюции последних число их возрастало, что обусловлено постепенным увеличением численности видов с узкими экологическими амплитудами. Считается, что в прежние геологические эпохи преобладали эвритопные виды [32]. Увеличивалось также и количество флороценогенетических комплексов, что приводило к разнообразию растительности.

**Возраст видов и возраст комплексов.** В течение своей жизни с одной стороны, вид связан с несколькими комплексами, с другой, комплексы включают в себя виды разного возраста и

происхождения. Но, очевидно, смена комплексов видами небеспретельна. Несмотря на известную преемственность, неоконплексы по ряду экологических показателей неизбежно отличаются от палеоконплексов. Для дальнейшего процветания вида возникают экологические преграды, которые можно разрушить несколькими способами. Вид может прекратить существование, перейти в реликтовое состояние или же расщепиться на ряд новых, более приспособленных к изменившейся обстановке. Виды в конце плиоцена — плейстоцене неоднократно оказывались в разных комплексах, что связано с ускорением хода биологической эволюции в этот геологический отрезок времени. В миоцене и, по крайней мере, первой половине плиоцена продолжительность существования комплексов была несравненно больше. Это накладывало отпечаток на известный консерватизм флороценогенетических связей видов.

**Ареалы комплексов и ареальные группы видов.** Ареалы комплексов охватывают одну или несколько современных флористических областей. Ввиду историчности самого феномена — флороценогенетического комплекса, границы его нечеткие и представляют постепенный переход к другому комплексу. Так, рассматриваемый нами альпнотальный флороценогенетический комплекс на северо-западе европейской части СССР сменяется комплексом, который условно можно назвать уремой. Оба они включают в себя небольшое число общих видов, отличающиеся, однако, по своим ценогическим позициям. Таким образом, вид в пределах своего распространения, или ареала, может одновременно входить в один или больше комплексов, однако в пределах одной области он связан не более чем с одним комплексом.

Ареалы флороценогенетических комплексов претерпели эволюцию, которая заключалась в постепенном их дроблении. Аридизация и континентализация климата, происходившие на протяжении миоцен—плиоцена под влиянием изоляции Полярного бассейна и редукции Тетиса, обусловили дифференциацию комплексов на ряд родственных. Предшествующие комплексы вследствие выровненности природных условий занимали огромные площади. Так, пресноводный флороценогенетический комплекс прежде имел голарктический ареал, свидетельством чего является группа видов, распространенных в Евразии и Северной Америке. Вообще ареальные группы, которым мы придаем ареагенетический смысл (что находит, в частности, отражение и в соответствующей терминологии) дают в руки исследователя необходимый материал для суждений об истории отдельных комплексов.

**Фактор конкуренции и отработка ценогических стратегий.** Учение Дарвина и современная синтетическая теория эволюции большое значение придают конкуренции, под которой подразумевается совокупность межвидовых и внутривидовых взаимоотношений. Это приводит к выживанию наиболее приспособленных фенотипов, а через них — отбору видов, родов и семейств, из которых организованы современные ценозы. Разумеется, фактор конкуренции

не выступает в чистом виде. Процветание видов зависит, например, от пресса разнообразных факторов среды, и в таком случае комплекс биотических и абиотических факторов в эволюции растительного и животного мира рассматривается как арена борьбы за существование. Выживание и преуспевание отдельных представителей систематических групп за счет вытеснения с арены жизни других — традиционная тема в исторической географии растений и зоогеографии. С борьбой за существование связано появление и экологическая экспансия покрытосемянных [42, 183, 212] и последующая дифференциация цветковых по ценотической, ландшафтообразующей и формообразующей роли отдельных семейств, в частности, мятликовых, сложноцветных, вересковых [225, 236]. Однако из-за недостаточности материала невозможно проследить эволюцию конкурентных взаимоотношений, несомненно имевших место между видами как одного комплекса, так и между видами разных комплексов. Разрешающая способность актуалистического подхода в данном случае невелика, поэтому фактор конкуренции в эволюции флороценогенетических комплексов может быть охарактеризован лишь в самых общих чертах.

На первых этапах экспансии покрытосемянных, очевидно, доминирующее значение имела приспособляемость растений к конкретной экологической обстановке, что снимало фактор конкуренции между видами. По-видимому, конкурентные взаимоотношения в ходе исторического развития сообществ сами претерпели эволюцию. В флороценогенетических комплексах их роль возросла с увеличением таксономического состава. Слагающие комплекс виды в большинстве не имеют жестких связей. Это обуславливает относительную устойчивость их за счет выработки ценотических стратегий. Под последним подразумеваются способы выживания и поддержания стабильности популяций. По Б. М. Миркину [137], тип стратегии отражает способность популяции противостоять конкуренции и захватывать определенный набор экониш, переживать стрессы, вызываемые биотическими и абиотическими факторами, и восстанавливаться после нарушений. Указанный автор предлагает новую систему понятий, соответствующих систем Л. Г. Раменского [173, 174]. В отечественной фитоценологии вопрос о ценотических стратегиях неизменно связывается с проблемой фитоценоотипов, которая четко прослеживается уже в работах Г. Н. Высоцкого [39], И. К. Пачоского [152], А. П. Ильинского [80]. Выяснение фитоценотической роли видов в сообществах представляет одну из проблем современной геоботаники. В последующие годы к ней обращались А. А. Ниценко [143], Б. А. Быков [33], Т. А. Работнов [172] и другие. Ю. Р. Шеляг-Сосонко была предложена сложная система классификационных единиц фитоценоотипов [232]. В ходе эволюции ценотические позиции видов, т. е. их роль в сложении и структуре ценозов, не оставалась неизменной, на что мы указывали. Из доминантов и эдификаторов виды часто оттесняются на позиции скромных ингредиентов и наоборот. Таким образом, современная структура

фитоценотивов — преходящее в жизни видов явление. Однако это не следует понимать буквально. Доминантность и связанная с ней система понятий отражает результат эволюционной отработки стратегий, но реализуемой по-разному и в определенных физико-географических условиях.

Ценотические стратегии видов отрабатываются, проходят «обкатку» в флороценогенетических комплексах. Это одна из сторон единого процесса развития растительности или фитоценогенеза по В. Н. Сукачеву [197]. Можно предположить, что в предшествующих комплексах дифференциация на фитоценоитипы была выражена слабо, что принимается во внимание при отнесении видов к тем или иным флороценогенетическим комплексам.

По-видимому, спецификой гигрофильной растительности является «невыработанность» фитоценоитипов, что связано до определенной степени с консервирующим влиянием водной среды. Ассоциативность как феномен организации растительности представляет собой сравнительно недавнее приобретение. Способность видов растений образовывать в сходных условиях среды устойчивые сообщества (И. К. Пачоский и некоторые другие исследователи раннего периода развития фитоценологии проводили даже аналогию с человеческим обществом) в разных экологических типах растительности выражена неодинаково. Например, она четко проявляется в лесах неморального облика, еловых и вообще таежных лесах. Пока нет достаточных данных об эволюции организации растительности, но все-таки схему можно было бы представить следующим образом: экогенетическая группа → протокомплекс → палеокомплекс → флороценогенетический комплекс. Экогенетическая группа представляет собой самую простейшую форму организации растительности, в реликтовом виде сохраняющуюся и в современном фитостроматическом покрове Земли. По-видимому, пресноводный флороценогенетический комплекс — это агрегация нескольких таких экогенетических групп.

Экогенетические группы характеризуются архаичностью ценотических стратегий входящих в них видов, а также тесной связью с исходными экотопами. Причем связи эти — самые непосредственные. В флороценогенетических комплексах связи с первичными экотопами ослаблены, так как их появление и возникновение в ходе эволюции структуры растительного покрова было обусловлено интеграцией экогенетических групп под влиянием направленного развития физико-географических условий. Ослабление связей с экотопами, или, в широком смысле, с факторами окружающей среды, компенсировалось выработкой ценотических стратегий видов. Флороценогенетическим комплексам предшествовали протокомплексы и палеокомплексы.

Ассоциация представляет собой новейшую, модернизированную форму организации растительности. Она отличается совершенством ценотических стратегий. Однако ассоциативность — далеко не до конца отработанная форма организации. По-видимому, трудности с выделением ассоциаций, разнообразие подходов и методов

объясняются разнокачественностью изучаемого материала. Что касается гигрофильной растительности, то ассоциативность здесь находится на начальной фазе развития.

### **ФЛОРОЦЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ГИГРОФИЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮГО-ЗАПАДА РУССКОЙ РАВНИНЫ**

На основе флороценогенетического анализа гигрофильной флоры и растительности, а также теоретических разработок об ее эволюции автором выделено 16 комплексов: пресноводный, морских и слабосоленых вод, евтрофного гидрофильного высокотравья, гидрофильный приморский, евтрофного гигрофильного высокотравья, травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный, травяно-моховой евтрофный, псаммоэфемеретум, подовый эфемеретум, песчаный приморский, мелколиственный древесный (гигрофильный вариант), неморальный (гигрофильный вариант), боровой (гигрофильный вариант), таежный (гигрофильно-психрофильный вариант), альнетальный, мезогигрофильный лесо-луговой.

Обращает внимание на себя значительная вариабельность численности видов, входящих в комплексы. Это обстоятельство требует пояснения. Наиболее многочислен комплекс гигрофильного высокотравья (106 видов), несколько меньше — пресноводный (77 видов). Это основные «проявляющие» комплексы, формирующие современный облик травянистой гигрофильной растительности. К ним следует отнести также комплекс гидрофильного высокотравья (59 видов). Несколько меньшая численность последнего объясняется тем, что в данном случае мы имеем дело в основном с воздушно-водными растениями, количество которых, по сравнению с гигрофитами (имеется в виду комплекс гигрофильного высокотравья), не так велико. В структуре лесной гигрофильной растительности центральное положение занимает альнетальный флороценогенетический комплекс. Он является «проявляющим» среди других лесных комплексов гигрофильного облика и отличается богатством видового состава (68 видов). Сравнительно многочисленны травяно-моховой евтрофный (40 видов) и комплекс псаммофильный мезогигрофильный, или псаммоэфемеретум (55 видов). Если значение первого в формировании растительности существенно, то роль второго, даже несмотря на некоторое численное преимущество, не так велика. Вследствие особенностей развития природного процесса потенциальные возможности псаммоэфемеретума оказались реализованными лишь в незначительной степени. Лесо-буговой мезогигрофильный комплекс включает в себя 33 вида. Он представляет собой гигрофильный вариант более обширного макрокомплекса, включающего в так называемый бетулярный ценоэлемент в понимании Ю. Д. Клеопова. Травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный комплекс насчитывает 28 видов. Хотя ареал этого комплекса охватывает более северные области, виды его в прошлом, в доагрикультурный период, и сейчас играют

значительную роль в структуре болотной растительности и заболоченных лесов. Более полного развития, чем альнетальный, он не получил. В состав подового мезогигрофильного комплекса, или подового эфемеретума, входит 28 видов. Комплекс сравнительно молодой, прогрессирующий, если не принимать во внимание антропогенный фактор. Песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс состоит из 32 видов. Антропогенный фактор стимулирует миграцию его элементов. К мелколиственному древесному мезогигрофильному комплексу относится 26 видов. Он представляет собой гигрофильный вариант обширного лесного мелколиственного комплекса и является прогрессирующим. Малочисленные комплексы: неморальный (8 видов), боровой (6 видов), таежный (8 видов), морских и слабосоленых вод (6 видов) — представлены фрагментарно.

## Глава 3

### СТРУКТУРА ГИГРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ

#### КОНЦЕПЦИЯ ВИДА

Исследование флоры Украины и сопредельных районов началось еще со времен Линнея. Известно, что некоторым растениям он дал видовое название «украинский». Позднее изучение флоры было продолжено русскими академическими экспедициями, которые вели исследования на огромной территории Российской империи, в том числе и нашей. Большой вклад в изучение флоры исследуемой территории внесла замечательная плеяда систематиков и флористов в лице А. Л. Анджейовского, В. С. Бессера, В. М. Черняева, И. И. Калениченко, косвенно И. Э. Жилибера — французского ботаника. Заслуга этих исследователей состоит в том, что они установили, в первом приближении, состав флоры юго-западной части России. С их идеями, а также идеями И. К. Пачоского, связана современная украинская флористика и систематика.

Понимание вида и характер критико-систематической работы у этих ученых, как отмечает М. В. Клоков [94], были несомненно ближе современным представлениям, чем у сменившего их поколения украинских флористов — Э. Б. Линдемана, И. Ф. Шмальгаузена и других. Представители этой флористической школы, по-видимому, совершенно не поняли ни их методики, ни результатов проделанной ими работы. Они в определенной степени затормозили развитие флористики и систематики.

Большая работа по критико-систематическому изучению флоры Украины проведена М. В. Клоковым и учеными — сторонниками его школ. Непосредственно М. В. Клоковым описано более 600 новых видов.

Однако не вся флора систематически проработана равномерно. Наибольший акцент сделан на степной, петрофильной и песчаной флоре. Интересующий нас экологический комплекс гигрофитов оказался слабо изученным. Тем не менее результаты обработки ряда родов, например, *Typha* L., *Polemonium* L., *Lythrum* L., *Trapa* L. и украинских осок несомненно интересны.

Для М. В. Клокова и его последователей характерен флорогенетический подход, нашедший отражение еще в трудах И. К. Пачоского и А. Н. Краснова. Постановка и решение вопросов флорогенеза Украины способствовали углублению представлений о виде (на этом мы остановимся более детально). С. И. Коржинским [106], Ветштейном [267], В. Л. Комаровым [98, 100] была выдвинута концепция географической расы — элементарной



единицы, реально существующей в природе. По Коржинскому, вид может состоять из одной или нескольких еще не вполне сформированных рас (подвидов). В. Л. Комаров отметил, что при флористических исследованиях основной единицей надо считать не отвлеченное типовое понятие «вид», а реальную «расу». Украинскую школу флористов и систематиков характеризует подход к виду как к географической расе. По Клокову [93], «Географическая раса возникает исторически, в процессе расообразования. Раз возникнув, она может, конечно, целиком или частично, в том же процессе, превратиться в новую расу, может исчезнуть с лица земли, не оставив потомства. она всегда историко-географична. Поэтому географическое распространение любой расы может и должно быть приурочено к естественным районам исторически возникающей зонально-региональной системы». Подобный расовый подход дает возможность рассмотреть действительный ход эволюции на уровне отдельных систематических категорий или флористических комплексов. В своей работе о происхождении и развитии болотной (или гигрофильной) флоры и растительности юго-запада Русской равнины мы принимаем концепцию географической расы, которая в руках ботаника-географа и флориста представляет собой ключ для анализа происхождения флоры и растительности.

В заключение стоит привести высказывание А. П. Ильинского [79]: «Я глубоко убежден, что история флоры Среднерусской равнины может быть написана только на основании изучения «мелких» видов. Н. И. Вавилов считал, что линнеевские виды (линнеоны) необходимо разбивать на подвиды и расы. Согласно данным этого автора, в ходе дальнейшего развития систематики произойдет расчленение линнеонов и увеличение числа более мелких таксонов, представляющих эти линнеоны в разных условиях.

## ОЦЕНКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

На рассматриваемой территории естественная гигрофильная флора включает в себя 590 видов, относящихся к 86 семействам и 227 родам (табл. 1). Семейства расположены в порядке уменьшения численности видов: покрытосемянные — 570 видов (97 %), сосудистые споровые — 18 видов (около 3 % всей флоры), голосемянные — 2 (менее 1 %), в том числе однодольные — 252 (43 %), двудольные — 318 видов (54 %).

Папоротники, хвощи, плауны и голосемянные насчитывают только 20 видов, однако около десятка из них выступают доминантами или субдоминантами. В Полесье на переходных мезотрофных и верховых олиготрофных болотах велика ландшафтно-образующая роль ценозов сосны. И все же доминирующее положение в сложении гигрофильной флоры и растительности занимают покрытосемянные.

Таблица 1

## Систематическая структура гигрофильной флоры

Семейство	Количество		Семейство	Количество	
	видов	родов		видов	родов
<i>Lycopodiaceae</i>	1	1	<i>Caryophyllaceae</i>	13	7
<i>Isoëtaceae</i>	1	1	<i>Scrophulariaceae</i>	13	6
<i>Equisetaceae</i>	6	1	<i>Lythraceae</i>	12	3
<i>Ophioglossaceae</i>	1	1	<i>Trapaceae</i>	10	1
<i>Onocleaceae</i>	1	1	<i>Rosaceae</i>	9	7
<i>Athyriaceae</i>	1	1	<i>Onagraceae</i>	8	2
<i>Aspidiaceae</i>	3	1	<i>Primulaceae</i>	7	4
<i>Thlypteridaceae</i>	2	1	<i>Boraginaceae</i>	6	3
<i>Marsiliaceae</i>	1	1	<i>Betulaceae</i>	5	2
<i>Salvinaceae</i>	1	1	<i>Ericaceae</i>	5	5
<i>Pinaceae</i>	2	1	<i>Vacciniaceae</i>	5	2
Однодольные			<i>Droseraceae</i>	4	2
<i>Cyperaceae</i>	98	47	<i>Nymphaeaceae</i>	4	2
<i>Poaceae</i>	46	19	<i>Callitrichaceae</i>	4	1
<i>Juncaceae</i>	20	1	<i>Gentianaceae</i>	4	3
<i>Orchidaceae</i>	20	11	<i>Rubiaceae</i>	4	1
<i>Potamogetonaceae</i>	18	1	<i>Lentibulariaceae</i>	4	2
<i>Typhaceae</i>	11	1	<i>Dipsacaceae</i>	3	3
<i>Alismataceae</i>	7	4	<i>Haloragaceae</i>	3	1
<i>Lemnaceae</i>	5	3	<i>Urticaceae</i>	3	1
<i>Sparganiaceae</i>	5	1	<i>Ceratophyllaceae</i>	3	1
<i>Iridaceae</i>	4	2	<i>Grossulariaceae</i>	3	2
<i>Hydrocharitaceae</i>	3	3	<i>Polygalaceae</i>	3	1
<i>Zannichelliaceae</i>	3	1	<i>Elatinaceae</i>	3	1
<i>Liliaceae</i>	2	2	<i>Violaceae</i>	3	1
<i>Juncaginaceae</i>	2	1	<i>Saxifragaceae</i>	2	2
<i>Zosteraceae</i>	2	1	<i>Geraniaceae</i>	2	1
<i>Ruppiaceae</i>	2	1	<i>Linaceae</i>	2	2
<i>Najadaceae</i>	2	1	<i>Euphorbiaceae</i>	2	1
<i>Araceae</i>	1	1	<i>Hypericaceae</i>	2	1
<i>Butomaceae</i>	1	1	<i>Frankeniaceae</i>	2	1
<i>Scheuchzeriaceae</i>	1	1	<i>Menyanthaceae</i>	2	2
Двудольные			<i>Apocynaceae</i>	2	1
<i>Asteraceae</i>	25	13	<i>Valerianaceae</i>	2	1
<i>Polygonaceae</i>	22	2	<i>Cannabaceae</i>	1	1
<i>Ranunculaceae</i>	21	6	<i>Molluginaceae</i>	1	1
<i>Salicaceae</i>	18	2	<i>Parnassiaceae</i>	1	1
<i>Brassicaceae</i>	16	6	<i>Fabaceae</i>	1	1
<i>Chenopodiaceae</i>	16	8	<i>Balsaminaceae</i>	1	1
<i>Apiaceae</i>	15	11	<i>Rhamnaceae</i>	1	1
<i>Lamiaceae</i>	13	5	<i>Hippuridaceae</i>	1	1
			<i>Limoniaceae</i>	1	1
			<i>Oleaceae</i>	1	1
			<i>Convolvulaceae</i>	1	1
			<i>Polemoniaceae</i>	1	1
			<i>Solanaceae</i>	1	1
			<i>Caprifoliaceae</i>	1	1

При анализе цветковых обращает на себя внимание высокое участие однодольных — 43 %, двудольных — 54 %. Для мировой флоры соотношение однодольных и двудольных составляет 18, 81,6 % (*Spargue* [49]). Высокий удельный вес однодольных в сложении рассматриваемой флоры характерен для гигрофильных комплексов любой ботанико-географической области. Роль однодольных еще более наглядна. Количество семейств однодольных почти в 3 раза, а родов — в 2 раза меньше, чем у двудольных. Однако численность видов однодольных меньше, чем двудольных всего на 8 %. Таким образом, гигрофильная линия развития более выражена у однодольных, что видно по численности гигрофильных видов отдельных семейств. Первое место среди них занимают *Cyperaceae*. Самый многочисленный в гигрофильной флоре род *Carex*, затем *Poaceae*. Количество гигрофильных родов у злаков больше, чем у осоковых. Семейства *Juncaceae*, *Orchidaceae*, *Potamogetonaceae*, *Typhaceae*, *Alismataceae* включают в себя по 7—20 видов. Общее число видов этих 7 семейств составляет 4/5 всего количества однодольных или несколько более 1/3 всего состава гигрофильной флоры рассматриваемой территории.

Несколько иная картина наблюдается у двудольных. Крупных семейств, аналогичных осоковым и злаковым, в этой группе нет. Однако количество семейств, где число видов 10 и более, значительно превосходит однодольные: *Asteraceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Salicaceae*, *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lythraceae*, *Trapaceae*. 3 семейства включают в себя по 7—9 видов: *Rosaceae*, *Onagraceae*, *Primulaceae*. Эти семейства составляют 2/3 всех двудольных, или несколько более 1/3 общего состава гигрофильной флоры. Остальные 40 семейств представлены 1—6 гигрофильными видами. У однодольных количество семейств, включающих в себя по 1—5 гигрофильных видов, достигает 13. При сравнении необходимо учитывать и степень адаптированности растений к водной среде. Мы имеем в виду экологические группы растений по отношению к влажности: гигрофиты, гигрогидрофиты, гидрофиты. У однодольных количество полностью гидрофильных семейств несколько больше, чем у двудольных (*Lemnaceae*, *Zosteraceae*, *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Zannichelliaceae*, *Najadaceae*, *Hydrocharitaceae*). Типичные воздушно-водные (гигрогидрофильные) семейства — *Typhaceae*, *Sparganiaceae*, *Alismataceae*, *Butomaceae*. Четко выражена гигрогидрофилия (наряду с мезофильной и ксерофильной линиями развития) у *Poaceae* и *Cyperaceae*. Остальные семейства однодольных (*Araçaeae*, *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Juncaginaceae*, *Orchidaceae*, *Juncaceae*) на исследуемой территории состоят преимущественно из гигрофитов (в узком смысле). У двудольных полностью гидрофильны только 3 семейства: *Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Trapaceae*. Семейства *Hippuridaceae*, *Haloragaceae*, *Elatinaceae*, *Callitrichaceae* представлены гидрофитами и гигрогидрофитами. В других флористических областях они включают в себя и мезофильные формы. Наиболее гидрофилизированные

двудольные (*Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Ranunculaceae* род *Batrachium*) филогенетически относятся к наиболее древним порядкам, которые имеют непосредственные связи с *Magnoliales*. Для подавляющего же большинства семейств двудольных (около 40) гигрофильная линия развития хотя и выражена, но не является основной. Для *Fabaceae*, *Geraniaceae*, *Lamiaceae* и ряда других семейств она только намечается. Нехарактерна гигрофильная линия развития для вторичных семейств, связанных с формированием флоры Древнего Средиземноморья [166].

Таким образом, систематический состав гигрофильной флоры исследуемой территории отражает основные особенности систематической структуры гигрофильных флор умеренных областей Голарктики. Соотношение однодольных и двудольных и ведущих семейств обеих групп четко показывает, что гигрофилия представляет собой одну из основных экологических линий развития у однодольных. У двудольных она выражена у филогенетически наиболее древних семейств, и для этой группы растений мало характерна. Филогенетически гигрофильная флора исследуемой территории в большинстве своем представлена семействами, родами и видами, занимающими изолированное положение в системе цветковых.

### ЭКОЛОГО-БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Гигрофильная флора исследуемой территории сложена видами, показывающими разную степень приспособленности к водной среде. Жизнь покрытосемянных и некоторых споровых сосудистых растений в водной среде или околотовных экотопах в эволюционном плане представляет собой вторичное явление. В ходе адаптационеза у растений выработались разные типы стратегий, нашедшие отражение в крайнем многообразии жизненных форм, что создает немалые трудности при попытках свести их в какую-либо систему. К настоящему времени предложено много схем классификаций жизненных форм водных и прибрежно-водных растений [17, 83, 169]. Гигрофиты в большинстве своем обладают широкими экологическими диапазонами и значительной степенью приспособляемости к водной среде, поэтому все предлагаемые классификации жизненных форм относительны. Почти каждый вид уникален. В самых детальных классификациях соответствующие ячейки бывают заполнены не более чем 1—2 видами [185]. Самый существенный признак гигрофитов — степень связанности их с водной средой, которая отличается высокой динамичностью и периодичностью, обусловленной сезонностью природных явлений. Эти особенности учитывает система Гейны [256], который выделяет гигрофиты, приуроченные к глубоководным, мелководным (литоральным), топяно-болотным (лимоznым) и наземным (терастральным) экотопам. Например, тростник относится к охто-гидрофитам, для которых характерна короткая гидрофаза, более

длительная литоральная и лимозная и короткая терастральная (наземная фаза). Несмотря на положительные моменты, система Гейны не лишена искусственности, что видно из приводимого примера с тростником.

В своей работе мы исходим из традиционного деления растений на основные экологические разности: ксерофиты, мезофиты, гигрофиты и промежуточные группы. В нашем случае экологический ряд начинается с мезогигрофитов (151 вид), за которыми следуют гигрофиты (253 вида), гигрогидрофиты (111) и гидрофиты (75).

Под мезогигрофитами подразумеваются виды, цено-экологически связанные с болотистыми лесами и лугами, а также с довольно широко распространенными на любой территории разнообразными сырыми и влажными постоянными или временными местообитаниями. Эта группа взята не в полном объеме, так как не все виды входят в рассматриваемые комплексы. Гигрофиты встречаются на низинных и верховых болотах, а так называемые гелофиты растут в условиях избыточного увлажнения. Необходимость болотных растений в избытке влаги наложила отпечаток на их внешние морфологические и особенно внутренние анатомические особенности. Внешние признаки — нежные широкие листья болотного разнотравья, сильно развитая корневая система, расположенная в самых верхних слоях торфяно-болотных почв. Главный корень рано отмирает и преимущественное развитие получают придаточные. Анатомические особенности сводятся к развитию аэренхимы в корнях, благодаря которой последние восполняют недостаток в кислороде. Однако некоторые гелофиты, прежде всего верховых болот, обладают и чертами ксерофитов. Гигрогидрофиты — виды, у которых нижняя часть вегетативной сферы находится в воде, а основная вегетирующая и вся генеративная — в воздушной. Гигрогидрофиты принимают основное участие в зарастании прибрежий различных водоемов с оптимальной глубиной 0,5—0,7 м. Гидрофиты — полностью погруженные в воду растения или с плавающими на поверхности воды листьями. Гидрофиты участвуют в зарастании и последующем заболачивании водоемов. Крайний предел существования прикрепленных форм обычно не превышает 2 м, хотя при высокой прозрачности граница распространения отодвигается ниже. Свободно плавающие формы распространяются по всей акватории и при благоприятных условиях обильно развиваются в затишных участках.

### АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Одним из методов ботанико-географических реконструкций является ареалогический анализ, т. е. анализ современного распространения растений, входящих в состав флоры той или иной территории. Ареалогический анализ дает возможность установить отношение флоры исследуемой территории к флорам окружающих территорий и тем самым получить материал для суждения о том,

под каким влиянием она развивалась, установить ее автохтонное ядро и общие элементы. Основы учения об ареалах изложены в работах Е. В. Вульфа [37, 38], А. И. Толмачева [217, 220], А. А. Гроссгейма [49], Мейзеля [263, 264]. Большое внимание этим вопросам в работах по флорогенезу Украины уделяли Ю. Д. Клеопов [87], А. С. Лазаренко [127, 128], А. Н. Окснер [147], М. Ф. Макаревич [135], Белоруссии Н. В. Козловская и В. И. Парфенов [96, 97, 149]. Ареалогический подход характерен для работ М. Г. Попова [164, 168].

Известно, что общепринятой системы ареалов, или, как ее называют некоторые исследователи, классификации, нет. Ареалы подавляющего большинства видов неповторимы. Поэтому каждый исследователь, исходя из своих целей и задач, особенностей флоры, вынужден разрабатывать собственную систему, используя подходы предшествовавших исследователей. В каждом случае любая предлагаемая система основывается на ботанико-географическом районировании [38, 109, 168, 214, 239, 252].

Прежде чем изложить собственные подходы к системе ареалов рассмотрим схемы авторов, представляющих для нас теоретический интерес.

Для нашей территории не потеряла значения работа Ю. Д. Клеопова [87], который предложил иерархическую классификацию географических элементов: тип геоэлемента, элемент и субэлемент. Высшая единица — тип геоэлемента — объединяет виды, ареалы которых в значительной части расположены в пределах какой-либо одной природной зоны. Например, виды, имеющие основное распространение в зоне хвойных лесов Голарктики, относятся к бореальному элементу. Субподчиненная единица — элемент — также выделялась на зонально-географической основе. В соответствии с этим бореальный тип геоэлемента был разделен на панбореальный (таежная зона Европы, Азии и Северной Америки) и палеобореальный (таежная зона Европы и Азии). В следующую единицу — субэлемент — вкладывалось историческое содержание. Так, панбореальный элемент по степени проникновения в Европу разделялся на следующие субэлементы: европейско-панбореальный распространен в большей части Европы, особенно в южных районах; центральноевропейско-панбореальный — в центральной и отчасти южной Европе, постепенно исчезает в северных районах; восточноевропейско-панбореальный в восточной Европе. При классификации Ю. Д. Клеопов придерживался миграционной гипотезы. На подобных позициях стояли Е. М. Лавренко, А. С. Лазаренко, А. Н. Окснер, Д. К. Зеров.

А. А. Гроссгеймом [49] была разработана система ареалов, основывающаяся на зонально-географическом районировании. Она отражала его представления об ареагенетической связи видов с крупными географическими зонами. Для флоры Кавказа им выделено 7 основных типов ареала: древний (третичный), лесной, бореальный, степной, ксерофильный, пустынный, кавказский, адвентивный.

А. С. Лазаренко [128] предложил систему ареалов, основанную на распространении мхов. Он исходил из положения, что современный ареал вида следует рассматривать как реальное отражение его истории и генезиса. По его мнению, вид распространяется в основном в пределах зоны, в которой он возник. Климатические связи в истории Земли являются в такой же степени причиной изменений в первоначальном зональном распределении вида. Принцип выделения им географических элементов исходит из учения В. В. Докучаева о зонах природы. Он рассматривает ареалы как реальности, существующие в пространстве и времени. Л. В. Бардунов [16] использовал подходы и принципы А. С. Лазаренко при ареалогическом анализе мхов Алтая и Саян, дополнив его деталями экологии и фитоценологии.

Система ареалов М. Ф. Макаревич [135] основывается на классификации географических элементов А. Н. Окснера [147]. М. Ф. Макаревич анализирует географические связи лишенофлоры Украинских Карпат. Она выделила 14 крупных единиц, которые назвала географическими элементами. Каждый элемент делится на типы ареала, а последние на группы распространения. Детально проанализированы виды с широкими ареалами — «космополиты», мультирегиональные, голарктические и другие, которые в флорогенетических исследованиях обычно подробно не рассматриваются.

М. Г. Попов [166—168] исходил из того, что географический анализ флоры должен основываться на определенном районировании. «Я держусь определенного мнения, что ареалы растений мы должны обозначать согласно природному районированию Земли. Всякий другой способ обозначения нужно считать ненаучным» [167]. Однако М. Г. Попов отмечал, что природное районирование Земли представляется трудной и пока неразрешимой до конца задачей. Достаточно указать на наличие у зоологов и ботаников собственных схем районирования. Существует ботанико-географическое районирование (геоботаническое) и флористическое, нередко различающиеся существенными деталями. Этот дуализм, как отмечал М. Г. Попов, должен быть устранен. Флористические типы и ценозы развивались в связи друг с другом, эволюция всего органического мира происходила в одних и тех же областях. Он приводит следующую соподчиненную систему единиц районирования, принятую для обозначения ареалов осок: зона (1), область (2), провинция (3), округ (4), участок (5), район (6) [167]. Эта система соответствует номенклатуре Браун-Бланке, но с добавлением зоны, которая является высшей категорией. Руководящей идеей ботанико-географического разделения Земли для М. Г. Попова [165] был зональный принцип, т. е. расчленение ее поверхности по соляным, теплосветовым зонам — явление, которое он считал основным для биогеографии.

Современные ареалы растений есть не только приспособления видов к существующим гидротермическим условиям нынешних зон, но и отражение их распространения в прошлом. В третичном

периоде гидротермические факторы в широтном направлении были распределены равномерно. Различия между зонами были выражены менее резко. Растительные и животные организмы занимали обширные территории. Необходимо иметь в виду также и то, что в формировании ареалов существенную роль играли биологические особенности видов, внутривидовые и межвидовые отношения. Изменение природных зон привело к перестройке комплексов флор и фаун.

Географическая зона — это воплощение факторов климатической поясности, корректируемых местными региональными особенностями. Однако существует крайность придавать зональности значение главенствующего фактора. Авторы обычно исходят из географической зональности. Однако нередко они вынуждены от этого принципа отходить, так как степень зависимости растений от природных условий, характеризующих ту или иную зону, неодинакова. Это обстоятельство, однако, не снимает закон зональности, обоснованный В. В. Докучаевым. Сила влияния зональных факторов на различные элементы структуры биосферы неодинакова и поэтому отдельные компоненты могут быть критериями разных уровней зависимости. Ботаники давно эмпирически подметили эту очевидную истину. На это, в частности, указывает такой бытующий термин, как «широкая географическая основа».

Определенные трудности при проведении ареалогического анализа гигрофитов связаны с их аazonальностью. В историческом аспекте понятие зональности и аazonальности теряет актуальность. Оно становится условным, если тот или иной вид мы будем рассматривать на всей территории ареала. Большинство видов (гигрофиты, гигрогидрофиты и др.); явно аazonальных, в природных условиях изучаемой территории при движении на север занимают зональные позиции. Исторически преходящий характер зональности — аazonальности был показан еще А. Н. Красновым [109], затем Д. И. Сакало [182] и Б. А. Юрцевым [244]. При крупных перестройках физико-географической среды неплакорные аazonальные группировки представляют собой «готовый» материал, который переходит на плакоры и создает новый тип растительности, экологически адаптированный к новым условиям. В этих условиях подобные группы видов, ранее занимавшие скромное положение ингредиентов, становятся господствующими, определяющими ландшафт целой зоны или нескольких смежных зон. Это их «золотой век», после которого при последующих перестройках общей картины физико-географических условий они уступают место другим.

Принимая во внимание явление зональности, необходимо учитывать индивидуальные особенности распространения отдельных видов. В ботанико-географических построениях это приводит к чередованию зонально-типологических и регионально-индивидуальных категорий. В этом состоит коллизия между географическим и ареалогическим анализом. Последователи первого при си-



стематизации материала исходят из географических зон, второго — из особенностей самих ареалов и их принадлежности к определению ландшафто-географическим областям (а также и зонам, если виды показывают приуроченность к последним). Сторонники первого направления, принимая принцип зональности, на самом деле нередко исходят из особенностей ареала.

В последние годы в СССР используются методы ареалогического анализа, называемые хорологическими, которые разработаны Мейзелем [264]. Однако, в отличие от рассмотренных выше подходов отечественных исследователей, они основываются не на историческом, а на казуальном, экологическом объяснении распространения растений. Вопросы истории флоры в круг рассматриваемых проблем не входят. В этом отношении исходные установки Мейзеля противоположны взглядам Хультена [257, 258].

Заключая обзор взглядов, можно прийти к выводу, что отсутствие единой системы ареалов объясняется неповторимостью, уникальностью распространения видов. При этом каждый исследователь исходит из специфики изучаемой флоры, поставленных задач, принципиальных установок на основные моменты развития растительного мира.

Основная (и может быть единственная!) цель ареалогического анализа заключается в том, чтобы дать в руки исследователя ключ для выяснения основных этапов истории флоры и растительности. Явления, изучаемые флористикой и систематикой (а также геоботаникой), историчны.

Наш подход к системе ареалов основывается на идеях флорогенетического районирования, заложенных в работах Энглера, М. Г. Попова, А. И. Толмачева, В. Л. Комарова. Особенности географического распространения видов мы увязываем с историей развития физико-географической среды. Группы видов, объединенные по признаку сходства ареалов, в большинстве представляют собой и генетические группы.

В предлагаемой нами системе ареалов основным понятием является тип ареала, который объединяет виды со сходными очертаниями границ распространения. Типы ареалов объединены в группы типов. Они включают в себя виды, которые ареагенетически связаны с ботанико-географическими областями.

Под ареалом, согласно А. И. Толмачеву [220], подразумевается часть земной поверхности, в пределах которой встречается данный вид или группа видов. Создание универсальной системы ареалов — дело безнадежное. Нашу систему ареалов (табл. 2) мы рассматриваем как средство для упорядочения сведений о географическом распространении видов, чтобы, отталкиваясь от нее, сделать выводы об основных путях и источниках формирования исследованной флоры.

**Арктическо-бореальная группа ареалов.** К арктическо-бореальным, или высокобореальным, относятся виды, которые характерны для северной окраины лесной зоны и южной части тундровой.

Таблица 2

**Классификация ареагенетических элементов гигрофильной флоры  
юго-запада Русской равнины**

Группа	Тип
Арктическо-бореальная	Циркумполярный Евразийский Европейский
Бореальная	Циркумбореальный Евразийский Европейский Европейско-сибирский Европейско-западносибирский
Голарктико-древнесредиземноморская	Голарктико-древнесредиземноморский Евразийско-древнесредиземноморский Голарктико-западно-древнесредиземно- морский Евразийско-западно-североамериканский
Европейско-древнесредиземноморская	Европейско-древнесредиземноморский Европейско-западно-средиземноморский Европейско-восточно-древнесредиземно- морский Среднеевропейско-западно-древнесреди- земноморский
Древнесредиземноморская	Древнесредиземноморский Западно-средиземноморский Восточно-древнесредиземноморский
Европейская	Европейский Восточно-европейский Среднеевропейский Западно-европейский Прибалтийско-полесский Полесско-кавказский дизъюнктивный
Атлантическая	Европейско-субатлантический Европейско-средиземноморско-атланти- ческий Циркуматлантический
Причерноморская	Причерноморский Бессарабский Днепровский Паннонско-понтический Понтичско-кавказский Приазовский
Понтичско-туранская	Понтичско-туранский
Мультирегиональная	Биполярный Космополитный (условно) Голарктико-палеотропический Европейско-древнесредиземноморско- австралийский

На этой территории они являются фитоценоотически активными, т. е. занимают плакорные позиции и по отношению к реликтовым выступают как «преуспевающие» [244].

Количество видов этой группы на исследуемой территории в составе гигрофильной флоры сравнительно небольшое — 24, т. е. около 4 %. Однако, несмотря на малочисленность, для рассматриваемого экологического комплекса флоры они представляют несомненный интерес. Почти все они приурочены к обширной Припятско-Полесской низменности, где встречаются на олиготрофных и мезотрофных болотах, а также в сосновых лесах на сырых песках и супесях. Все эти типы растительности азональные. Т. Л. Андриенко, Ю. Р. Шеляг-Сосонко [12] считают, что сосновые леса Украинского Полесья в своем распространении зависят от эдафических, а не от климатических условий. Аналогичная точка зрения высказана В. С. Гельтманом [40] для Белорусского Полесья. Зональными для Припятско-Полесской низменности являются дубово-грабовые широколиственные леса, связанные с лесовыми островами [120]. Наиболее многочисленна группа с циркумполярным распространением — 21 вид. Видов с евразийским и европейским распространением соответственно 2 и 1. Преобладание циркумполярных арктическо-бореальных видов не является неожиданным. В гипоарктической, как и вообще в арктической флоре, участие циркумполярных видов всегда велико [138, 217, 220, 244]. Это объясняется однородностью условий, а также небольшой протяженностью самой зоны, близко сдвинутой к Северному полярному кругу. Что касается непосредственно гигрофильных видов, распространенных на нашей территории, то почти все они отличаются высокой степенью эвритопности, что и дало им возможность в плиоцене вследствие прогрессирующей изоляции и охлаждения Полярного бассейна расселиться далеко на юг. На Украине по песчаным террасам рек некоторые виды дошли почти до побережий Черного и Азовского морей.

Примечателен систематический состав этой группы. Несколько менее половины относятся к группе верескоцветных — *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus quadripetalus*, *O. microcarpus*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, затем идут осоковые — *Carex chordorrhiza*, *C. dioica*, *C. pauciflora*, *C. vaginata*, *Eriophorum polystachyum*, *E. vaginatum* и остальные виды — *Equisetum variegatum*, *Drosera anglica*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Pinguicula vulgaris*, *Polygonum bistorta*, *Potamogeton alpinus*, *Salix lapponum*, *Saxifraga hirculus*, *Senecio congestus*, *Stellaria crassifolia*.

Характерная особенность видов этой группы состоит в том, что кроме равнин они распространены также в горах Европы. Так, в Украинских Карпатах встречается около 15 видов верескоцветных.

Все рассмотренные виды относятся к гигрофитам и мезогигрофитам. Гидрофиты представлены единственным *Potamogeton alpinus*. Довольно однородны они в филоценогенетическом отноше-

нии: 21 вид связан с травяно-моховым кустарничковым мезогигрофильным олигомезотрофным комплексом.

Арктическо-бореальные виды территории представляют собой разновозрастные, но, по-видимому, большей частью позднеплиоценовые или даже раннеплейстоценовые включения. По крайней мере, в начале четвертичного периода большинство их уже входило в состав флоры и растительности равнинной Украины и прилегающих территорий. Арктические виды на этой территории отсутствуют. Они не отмечены в ископаемом состоянии для плейстоценовых отложений. Нахождение их в Прикарпатье связано с переотложением материала из горных районов Карпат.

**Бореальная группа ареалов.** Эта группа включает в себя виды, ареагенетически связанные с зоной темнохвойных лесов Голарктики. Количество видов достигает 101, или 17 % всего состава гигрофильной флоры. Распространены они неравномерно. Около 15—20 видов встречаются преимущественно на Припятско-Полесской низменности и северной полосе Лесостепи и далее на юг почти не проникают — *Carex limosa*, *C. heleonastes*, *Betula humilis*, *Salix livida*, *Scheuchzeria palustris*, *Nymphaea candida*, *Trollius europaeus* и немногие другие зубореальные виды. Более многочисленна группа эврибореальных видов, встречающихся почти на всей территории, кроме крайнего юга. Дальнейшее продвижение их в эти районы сдерживается климатическими факторами.

Бореальные виды представлены следующими группами: циркумбореальные — 39 видов, евразийские — 21, европейско-сибирские — 20, европейско-западносибирские — 12, европейские — 9. Резко преобладают виды евразийского распространения, куда мы включаем также европейско-сибирские и европейско-западносибирские. Значительное их участие в сложении гигрофильной флоры указывает на решающую роль евразийско-бореального пояса растительности. К ним относятся *Carex acuta*, *C. appropinquata*, *C. omskiana*, *Padus avium*, *Rubus caesius*, *Salix caprea*, *Stachys palustris*, *Frangula alnus*, *Polemonium caeruleum*. Велика, хотя и уступает по численности, группа циркумбореальных видов — *Alopecurus aequalis*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *C. buxbaumii*, *Eriophorum gracile*, *Menyanthes trifoliata*, *Poa palustris*, *Utricularia minor*, *U. intermedia*. Эти и другие виды свидетельствуют о прежних связях Евразии с Северной Америкой, осуществлявшихся через Атлантический мост суши и Берингию. Немногочисленна группа европейских бореальных видов — *Carex paniculata*, *Eriophorum latifolium*, *Picea abies*, *Trollius europaeus* и другие. Значение европейского бореального центра в формировании гигрофильной флоры не было существенным. Еще А. И. Толмачев [218] отмечал отсутствие в составе «таежной флоры» элементов со специфическими европейскими связями.

Своеобразен систематический состав бореальных видов: 7 видов папоротников, хвощей и голосемянных, 24 — однодольных, 70 — двудольных. Следует отметить необычное соотношение последних двух групп, как 1:3, что вскрывает общую закономер-

ность количественного преобладания бореальных двудольных над однодольными.

Укажем еще одну специфическую особенность, подчеркивающую бореальный характер рассматриваемых видов. Это относительно большое количество папоротников, хвощей и голосемянных — 6 и древесно-кустарниковых форм — 15.

Экологический состав однороден. Большинство видов — типичные гигрофиты и мезогигрофиты. Видов, связанных с более гидрофильными экотопами, немного: *Rorippa amphibia*, *Nymphaea candida*, *Alopecurus aequalis*, *Bidens cernua*, *Caltha palustris*, *Polygonum amphibium*, *Utricularia minor*, *U. intermedia*.

Менее однородна эта группа видов в ценотическом отношении. Довольно большое число видов связано с болотами, например, осоковые — *Rhynchospora alba*, *Eriophorum latifolium*, *E. gracile*, *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. rostrata*, *C. heleonastes*, *C. appropinquata*, *C. omskiana*. Из других видов отметим *Thelypteris palustris*, *Scheuchzeria palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Drosera rotundifolia*, *Comarum palustre*, *Galium uliginosum*. Компоненты заболоченных лугов представляют широко распространенные *Deschampsia caespitosa*, *Poa palustris*, *Carex acuta*, *C. buxbaumii*, *Juncus compressus*, *Coronaria flos-cuculi*, *Veronica longifolia*, *Thalictrum flavum*, *Stachys palustris*, *Ranunculus flammula*.

Бореальные включения характерны для всех формаций лесных болот и заболоченных лесов. Для черноольшаников это *Viola palustris*, *V. epipsila*, *Salix cinerea*, *Glyceria plicata*, *Calestania palustris*, *Cardamine amara*, *Lycopus exaltatus*, *Angelica sylvestris* и другие. Во влажных хвойных лесах растут *Circaea alpina*, *Trollius europaeus*, *Picea abies*, *Rubus idaeus*, *Betula humilis*, *Equisetum sylvaticum*.

Рассмотренные гигрофильные (в широком смысле) виды экогенетически связаны с бореальной флорой. Ее становление обусловлено перестройкой и распадом общего строя арктотретичной флоры, происходившей вследствие прогрессирующего охлаждения Полярного бассейна. Этот процесс М. Г. Попов [168] объясняет смещением зон. Распадающаяся и отступающая к югу теплоумеренная арктотретичная флора надвигалась на более теплолюбивую с субтропическими включениями Полтавскую флору. Однако, как указывает П. И. Дорофеев [60], смещение зон к югу нельзя рассматривать как простое перемещение целых и неизменных по своему составу флор. Оно сопровождалось сложной перестройкой флоры даже в пределах узкой полосы внутри каждой зоны. Формирование бореальной флоры М. Г. Попов флорогенетически связывает с обособлением селективной группы видов, что имело место на периферии северной окраины отступающей к югу арктотретичной флоры. При этом он различал две полосы: более южную — пребореальную, мезотермную и более северную — бореальную, микротермную. В пребореальной полосе шло формирование буковых и дубовых (неморального облика) лесов; в бореальных — темнохвойных и мелколиственных, по нашим представлениям, —

также лесных и травяных болот. Последующая история бореальной флоры усложнена событиями плейстоцена, однако М. Г. Попов [167] считал, что таежная флора только частично четвертичная. Основной состав ее представляет собой порождение позднего неогена (плиоцена), сформировавшееся на территории, занятой современной Арктикой.

**Голарктико-древнесредиземноморская группа ареалов.** К этой группе относятся виды, приуроченные к Голарктике и Древнему Средиземноморью. Она наиболее многочисленна и включает в себя 140 видов, что составляет около 24 % всего состава исследуемой флоры.

Большая часть видов этой группы более или менее равномерно распространена по всей территории — *Equisetum palustre*, *Eleocharis palustris*, *E. acicularis*, *Scirpus lacustris*, *Carex acutiformis*, *C. pseudocyperus*, *C. vulpina*, *Sparganium emersum*, *S. minimum*, *Triglochin palustre*, *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Euphorbia palustris*, *Myriophyllum spicatum*, *Populus nigra*, *Mentha arvensis*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Epilobium palustre*, *Scrophularia umbrosa*, *Hippuris vulgaris*, *Veronica scutellata*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Inula britannica*. Часть видов, экогенетически связанных с влажными засоленными экотопами, тяготеет к южным районам — *Bolboschoenus maritimus*, *Zostera marina*, *Ruppia cirrhosa*, *Triglochin maritimum*, *Spergularia salina*, *Salicornia herbacea*. Там же часто встречаются *Salvinia natans*, *Carex secalina*, *C. atherodes*, *Eragrostis pilosa*, *E. minor*, *Scirpus tabernaemontani*, *Chenopodium glaucum*, *Atriplex hastata*. Преимущественно в лесных и лесостепных районах растут *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Calla palustris*, *Leersia oryzoides*, *Catabrosa aquatica*, *Juncus atratus*, *J. filiformis*, *Carex riparia*, *Myosoton aquaticum*, *Pedicularis sceptrum carolinum*, *Alnus glutinosa*, *Solanum dulcamara*, *Cardamine parviflora*, *Inula helenium*, *Parnassia palustris*. Подобное распределение видов объясняется наличием соответствующих экотопов, а также антропогенных факторов, приводящих к сокращению или уничтожению гигрофильных местообитаний.

Плаунов, хвощей и папоротников 8 видов, однодольных — 59, двудольных — 72. Бедно представлены злаки: 10 видов, осоковые — 17. В других более или менее многочисленных семействах количество голарктико-древнесредиземноморских видов также невелико: *Salicaceae* — 3 из 18, *Polygonaceae* — 4 из 22, *Chenopodiaceae* — 3 из 16, *Caryophyllaceae* — 3 из 13, *Ranunculaceae* — 3 из 21, *Apiaceae* — 3 из 18, *Asteraceae* — 5 из 25, *Orchidaceae* — 5 из 20, *Juncaceae* — 5 из 20. Исключение составляет *Potamogetonaceae*, где из 17 видов — 7 голарктико-древнесредиземноморских. В малочисленных семействах *Sparganiaceae*, *Zosteraceae*, *Ruppia-ceae*, *Juncaginaceae*, *Alismataceae*, *Urticaceae*, *Ceratophyllaceae* из 32 видов 15 оказываются с голарктико-древнесредиземноморскими связями. Из 36 видов семейств *Saxifragaceae*, *Grossulariaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Euphorbiaceae*, *Callitrichaceae*, *Elatinaceae*

ceae, Onagraceae, Primulaceae 17 также относятся к этой группе. Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae — сравнительно молодые семейства, поэтому сколько-нибудь значительного участия в них голарктико-древнесредиземноморских элементов ожидать не приходится. Активных ценообразователей среди них практически нет.

По отношению к степени обводнения довольно полно представлены все группы: мезогигрофитов — 25 видов, гигрофитов, гигрогидрофитов — по 25. Около 20 видов экогенетически связаны с континентальным или морским засолением. Незначительно участие древесно-кустарниковых форм (6), из которых наиболее примечательный *Humulus lupulus* — прямой потомок полидоминантных арктотретичных лесов, так как в результате континентализации климата в первую очередь выпадали именно эти жизненные формы.

Рассматриваемые виды объединяют флоры Голарктики и Древнего Средиземноморья. Связи эти с точки зрения современной ботанической географии не так уж значительны и касаются в основном гигрофильного эколого-флористического комплекса. Однако в миоцене они имели место и в мезофильных комплексах флоры.

Собственно голарктико-древнесредиземноморский тип ареала включает в себя виды, распространенные по всему Голарктису и Древнему Средиземноморью. Гигрофитов насчитывается 22 вида, гидрофитов — 17, мезогигрофитов и гигрогидрофитов — 10. Значительно участие гидрофитов — *Salvinia natans*, *Zostera marina*, *Potamogeton gramineus*, *P. obtusifolius*, *P. friesii*, *P. nodosus*, *P. praelongus*, *Hyriophyllum spicatum* и других. Несколько больше гигрофитов — *Equisetum palustre*, *Catabrosa aquatica*, *Ranunculus sceleratus*, *Euphorbia paustris*, *Lythrum salicaria*, *Veronica beccabunga* и другие.

Евразийско-древнесредиземноморский тип ареала как бы повторяет предыдущий. Из 54 видов гигрофитов 18, гидрофитов 15, мезогигрофитов 15 и гигрогидрофитов 16. Гидрофиты представлены *Sparganium microcarpum*, *Potamogeton compressus*, *Ruppia cirrposa*, *Ceratophyllum submersum*, *Nymphoides peltatum*, *Hydrocharis morsusraeanae*, *Elatine hydropiper* и другими, гигрофиты — *Scirpus radicans*, *Carex bohémica*, *Salix triandra*, *S. viminalis*, *Cardamine impatiens*, *Scutellaria galericulata*, *Pedicularis sceptrum carolinum* и другими.

Голарктико-западно-древнесредиземноморский тип ареала включает в себя 9 видов — *Equisetum telmateia*, *Glyceria maxima*, *Leersia oryzoides*, *Juncus alpinus*, *Sagittaria sagittifolia* и другие.

В евразийско-западно-древнесредиземноморский тип входит 15 видов, преимущественно гигрофитов — *Carex vesicaria*, *C. caespitosa*, *Alnus glutinosa*, *Sium latifolium* и другие. Гигрогидрофиты и гидрофиты представлены *Carex riparia*, *Batrachium rionii*, *B. foeniculaceum*, *Elatine hungarica*, *Oenanthe aquatica*.

Евразийско-западно-североамериканский тип ареала самый многочисленный (4 вида): *Hammarbia paludosa*, *Eleocharis acicularis*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Sanguisorba officinalis*.

**Европейско-древнесредиземноморская группа ареалов.** В нее входит 86 видов, или около 15 % всего состава исследуемой флоры, распространена в Европе и Древнем Средиземноморье. Эта группа более молодая, чем предыдущая, и имеет прямое или косвенное отношение к древнесредиземноморской флоре.

В южных районах встречаются преимущественно *Crypsis alopecuroides*, *Puccinellia distans*, *Carex pendula*, *C. hordeistrichos*, *C. extensa*, *Zostera nana*, некоторые *Chenopodiaceae* — *Halocnemum strobilaceum*, *Halimione pedunculata*, *Suaeda prostrata*, *Mollugo cerviana* и другие, в лесных и лесостепных районах — *Molinia caerulea*, *Scirpus sylvaticus*, *C. elongata*, *C. bryzoides*, *Circaea luteiana*, *Filipendula denudata*, *Valeriana exaltata*, *Fraxinus excelsior*. Значительная часть видов в зависимости от наличия соответствующих экотопов распространена почти по всей территории — *Apera spica-venti*, *Iris pseudacorus*, *Salix alba*, *S. purpurea*, *Nuphar luteum*, *Lythrum virgatum*, *Symphytum officinale*, *Blysmus compressus*, *Carex hirta*, *Hottonia palustris*, *Sparganium neglectum*, *Trapa natans*, *Stratiotes aloides*. Систематический состав следующий: плауны, хвощи, папоротники отсутствуют, *Cyperaceae* — 18 видов, *Poaceae* — 8, *Orchidaceae* — 3, *Caryophyllaceae* — 3, *Ranunculaceae* — 6, *Chenopodiaceae* — 7 и т. д. Соотношение однодольных к двудольным составляет 1 : 1,4. Значительно участие осоковых — около 1/5 всего состава группы, довольно скромная роль злаков. Достаточно много маревых. Более половины видов составляют мезогигрофиты, что подчеркивает древнесредиземноморские связи, для которых гидрофилия нехарактерна. Деревьев и кустарников 5 видов, многолетних травянистых 63, однолетних 19. Рассмотрим типы ареалов.

Европейско-древнесредиземноморский тип наиболее многочисленный (42 вида): *Apera spica-venti*, *Poa remota*, *Juncus tenageia*, *Carex acutiformis*, *C. banicea*, *C. elongata*, *Iris pseudacorus*, *Stratiotes aloides*, *Halocnemum strobilaceum*, *Suaeda prostrata*, *Lythrum virgatum* и другие. Часть видов отмечается в Туранской области: *Atriplex nitens*, *Chenopodium chenopodioides*, *Halimione pedunculata*, *Spergularia marginata*, *Limonium caspicum* и другие.

Европейско-западно-древнесредиземноморский тип включает в себя 21 вид: *Glyceria fluitans*, *Blysmus compressus*, *Carex hirta*, *C. pendula*, *C. distans*, *C. extensa*, *C. hartmannii*, *Zostera nana*, *Elatine alsinistrum*, *Centaureum pulchellum* и другие.

К европейско-восточно-древнесредиземноморскому типу относятся *Beckmannia eruciformis*, *Carex bryzoides*, *Filipendula denudata*, *Siella crecta*, *Hottonia palustris*, *Lythrum verticillatum*, *Fraxinus excelsior*, *Petasites hybridus*, *Taraxacum bessarabicum*.

Среднеевропейско-западно-древнесредиземноморский тип объединяет 13 видов: *Crypsis alopecuroides*, *Eleocharis carniolica*,



*Schoenus ferrugineus*, *Cerastium anomalum*, *Trapa natans*, *T. rossica*, *Valeriana exaltata* и другие.

Часть видов М. Г. Поповым [168] и другими исследователями отнесены к европейским (или паневропейским) бореальным. Микротермность (с признаками мезотермии) этих видов обусловила их распространение в более северные районы с преобладанием бореальных комплексов флоры. Следует отметить, что в ботанико-географической литературе средиземноморская флора неизменно связывается с ксерофильной линией развития, которая для этой территории и смежных с ней областей была ведущей. В экстразональных экотопах горных районов, в полупустынях, на побережьях морей параллельно протекал процесс гигрофилии. Конечно, для Средиземноморья ксерофилия и гигрофилия (иногда даже с чертами ксерофилии) по масштабам несопоставимы. В одном случае вырабатывались десятки и сотни видов одного рода, в другом — имеются лишь его немногие гигрофилизированные варианты, которые в силу своей аazonальной природы могли иррадиировать и севернее.

**Древнесредиземноморская группа типов ареала.** В группу входят виды Древнего Средиземноморья, в дальнейшем продвинувшиеся на восток и север. Она немногочисленна — 38 видов и составляет немногим более 6 % исследуемой флоры.

Выделение древнесредиземноморских видов покажется неожиданным, особенно в свете взглядов Г. Э. Гроссета [53], где он развивает точку зрения об отсутствии на Южном берегу Крыма средиземноморских элементов, объясняя их современное распространение заносом и оперируя при этом ксерофитами, например, *Cercis*. Между тем, А. Н. Краснова [112] выделяет в Северном Приазовье 136 таких видов, что составляет 13,2 % флоры этого района. В сложении гигрофильной флоры юго-запада Русской равнины соотношение этих элементов иное.

Большая часть видов, например, *Scirpus littoralis*, *S. mucronatus*, *Cyperus glomeratus*, *C. glaber*, *Juncellus serotinus*, *Dichostylis micheliana*, *Typha laxmannii*, *T. minima*, *Zannichellia pedunculata*, *Z. major*, *Cladium mariscus*, *Frankenia pulverulenta*, *Damasonium alisma*, *Lythrum intermedium*, *L. thymifolia* и ряд других распространены преимущественно в южных районах Украины и Молдавии. Немногие встречаются почти на всей территории — *Sparganium polyedrum*, *Linum catharticum*, *Veronica anagalloides*, *Lindernia pyxidaria*, *Potamogeton trichoides*.

Преобладают однодольные — 26 видов, в основном за счет осоковых: *Scirpus*, *Cyperus*, *Juncellus*, *Bolboschoenus*, *Mariscus* и другие, характерных для современного Средиземноморья. Большинство их экогенетически связано с литоралями бассейна Тетиса. Двудольных по сравнению с однодольными сравнительно немного — 12 видов. Среди тех и других преобладают гигрофиты и экологически близкие мезогигрофиты и гигрогидрофиты. Гидрофитов 3 вида. Половина рассматриваемых видов относится к однолетним или двулетним формам. Это подчеркивают ареагенетиче-

ские связи с Древним Средиземноморьем, которые, однако, не всегда четко проявляются и часто маскируются последующими расселениями.

Древнесредиземноморский тип ареала включает в себя 25 видов: *Juncus sphaerocarpus*, *Scirpus setaceus*, *Eleocharis uniglumis*, *Juncellus serotinus*, *J. pannonicus*, *Typha laxmannii*, *Caldesia parnassifolia*, *Polygonum dumetorum*, *Lythrum intermedium*, *Lydernia procumbens* и другие. К западно-древнесредиземноморскому типу ареала относятся 10 видов: *Cyperus glaber*, *Mariscus hamulosus*, *Cladium mariscus*, *Damasotum alisma* и другие, к восточно-древнесредиземноморскому — 3: *Eleocharis sareptana*, *Typha minima*, *Sagittaria trifolia*.

**Европейская группа типов ареала.** Виды этой группы распространены в Европе, кроме самых южных и северных районов. Их количество достигает 61.

Большинство видов связано с лесными и лесостепными районами Украины, южной Белоруссии и отчасти Молдовы. Отдельные элементы по долинам рек заходят в степную зону. Экологически преобладают мезогигрофиты. Древесно-кустарниковых форм — 4, из травянистых — 17 видов однодольных и 40 — двудольных. Соотношение двух последних групп такое же, как и у бореальных видов.

Европейский (паневропейский) тип ареала включает в себя 11 видов: *Typha angustifolia*, *Alnus incana*, *Nymphaea alba*, *Senecio tataricus*, *Sonchus paluster* и другие, восточноевропейский — 15: *Agrostis stolonizans*, *Eleocharis carinata*, *Carex hylaea*, *Thalictrum lucidum*, *Batrachium carinatum*, *Cirsium rivulare* и другие. Такое небольшое число объясняется географическим положением территории. Поэтому здесь значительное участие должна принимать группа среднеевропейских видов, число которых составляет 24. В основном они встречаются в Средней Европе и несколько заходят за ее восточные границы. Близкую аналогию в распространении среднеевропейских гигрофильных видов на исследуемой территории можно провести в отношении некоторых так называемых центральноевропейских видов, проанализированных Ю. Р. Шеляг-Сосонко и Я. П. Дидуком [233]. В гигрофильной флоре они представлены *Glyceria nemoralis*, *Carex elata*, *Tofieldia calyculata*, *Glaudiolus imbricatus*, *Urtica kioviensis*, *Polygonum nodosum*, *Nymphaea minoriflora*, *Batrachium gilibertii*, *Euphorbia lucida*, *Glechoma hirsuta*, *Valeriana simplicifolia*, *Potamogeton acutifolius* и другие. Очевидно, проникновению на нашу территорию этих видов способствовали несколько более тесные связи с флорами Средней и Центральной Европы, чем Восточной Европы. Западно-европейский тип ареала включает в себя *Agrostis volhynensis*, *Dactylorhiza maculata*, *Hypericum humifusum*, *Oenanthe silaifolia*, *Swertia perennis*, прибалтийско-полесский: *Calamagrostis vilnensis*, *Polygala decipiens*, полесско-кавказский: *Rhododendron luteum*.

**Атлантическая группа типов ареала.** Включает в себя 36 видов. Их ареалы охватывают атлантическое побережье Европы.

Эти виды не являются истинно атлантическими, скорее всего, они субатлантические, или псевдоатлантические. Настоящих атлантических сравнительно немного.

Более половины из них — гигрофиты, много и мезогигрофитов, гидрофитов — 5. Систематический состав: осока — 5 видов, орхидные — 6, ситниковые — 8, однодольные — 24, двудольные — 10, папоротникообразные — 2. Большинство видов распространено в лесных районах.

Европейский субатлантический тип ареала представлен *Dactylorhiza traunsteineri*, *Juncus squarrosus*, *J. inflexus*, *Hydrocotyle vulgaris*. Сюда же можно условно отнести *Osmunda regalis*, недавно обнаруженный в южных районах Белоруссии. Европейско-средиземноморско-атлантический включает в себя 13 видов: *Juncus capitatus*, *J. bulbosus*, *J. maritimus*, *J. conglomeratus*, *Typha angustifolia*, *Orchis palustris*, *O. coriophora*. Циркуматлантический (амфиатлантический) тип ареала наиболее многочисленный — 19 видов: *Ophioglossum vulgatum*, *Dryopteris cristata*, *Liparis loeselii*, *Juncus gerardii*.

Виды приатлантических районов Европы и Северной Америки связаны с разными флористическими комплексами, в частности, с пустошным лесолуговым мезогигрофильным и приморских маршей. Редукция их произошла в плиоцене. В историческое время на них повлияла хозяйственная деятельность. Во флоре Европы и Северной Америки атлантический элемент представлен преимущественно арктическими и субарктическими видами.

**Причерноморская группа типов ареала.** Насчитывает 34 вида, которые приурочены к южным районам исследуемой территории. Экологически преобладают мезогигрофиты: 13 видов, гигрофитов, гигрогидрофитов и гидрофитов отмечается соответственно 8, 5 и 8 видов. Некоторые из них связаны с засоленными гигрофильными экотопами. Однодольных — 15 видов. Из двудольных значительно участие видов рода *Trapa* — 6.

Причерноморский тип ареала наиболее многочисленный, включает в себя 21 вид: *Apera maritima*, *Agrostis maeotica*, *Puccinellia brachylepis*, *Juncus fominii*, *Ceratophyllum maeoticum*, *Trapa fleroxii*, *T. maeotica*, *T. macrorhiza*, *T. pseudocolchica*, *Apocynum rusanovii* и другие, бессарабский представлен 2 видами: *Lythrum melanospermum*, *Trapa danubialis*, днепровский — 6: *Apera longiseta*, *Trapa borysthena*, *T. ucrainica*, *Agrostis pseudoalba*, *Orchis nervulosa*, *Betula borysthena*. Изолированное местонахождение последнего у г. Саратова следует рассматривать как результат последующего расширения ареала. Паннонско-понтический тип ареала у *Glyceria arundinacea*, понтическо-кавказский — у *Typha grossheimii*, *T. zerovii*, *Apocynum sarmatiense*, приазовский — у *Lythrum hybridum*.

Рассмотренные виды представляют собой, по М. В. Клокову, гигрофильный вариант причерноморского эндемизма. Эндемизм прибрежно-водной и болотной флоры раскрыт еще далеко не полностью.

Основной экологической линией развития растительности Причерноморья безусловно была ксерофильная, которая происходила на фоне аридизации и похолодания климата. Ведущая роль в формировании эндемических видов, по крайней мере в плиоцене, принадлежала флористическим комплексам кальцепетрофитона и степпофитона. Гигрофильная линия развития по темпам и масштабам была несопоставима с ксерофильной.

**Понтическо-туранская группа типов ареала.** Включает в себя 21 вид и представлена одним типом ареала: собственно понтическо-туранским. Виды распространены в степных и южных лесостепных районах. В систематическом отношении довольно много однодольных (9 видов), что составляет характерную особенность гидрофильных флор, тяготеющих к редуцированным бассейнам древнего Тетиса. Из двудольных — 5 видов маревых. Экологически преобладают гигрофиты и мезогигрофиты: *Puccinellia jominii*, *Eleocharis mitracarpa*, *E. klingeii*, *E. oxylepis*, *Halimione verrucifera*, *Ofaiston monandrum* и другие. Гигрогидрофитов 2 вида: *Typha pontica*, *T. caspica*. Гидрофиты представлены единственным: *Potamogeton sarmaticus*. Большинство видов этой группы ареала приурочено к засоленным почвам.

Понтическо-туранские виды ареагенетически связаны с литоралями и эстуариями усыхающего Тетиса, что в последующем и обусловило их дизъюнкцию.

**Мультирегиональная группа типов ареала.** В нее входит 39 видов, т. е. около 7 % состава флоры. Большинство их более или менее равномерно распределено по всей территории, за исключением немногих видов: *Marsilea quadrifolia*, *Najas major*, *N. marina*, *Ruppia maritima*, тяготеющих к степным районам. Однодольных 27 видов, двудольных — 11, водных папоротников — 1. Экологически группа неоднородна. Примерно половину видов составляют гигрофиты и мезогигрофиты. К гидрофитам и мезогидрофитам относятся представители семейств *Lemnaceae*, некоторые *Najadaceae*, *Potamogetonaceae* и другие. Эта группа представлена 5 типами ареала.

Биполярный тип включает в себя 5 видов: *Poa annua*, *Myosurus minimus*, *Batrachium trichophyllum*, *Carex cinerea*, *Bidens tripartita*.

Условно космополитный тип объединяет наибольшее количество видов — 21. Подобные ареалы имеют *Phragmites australis*, *Juncus effusus*, *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. natans*, *Ruppia maritima*, *Lythrum hyssopifolia*, *Limosella aquatica*, *Lemna gibba*. В этой группе выделяются виды, отсутствующие в Австралии: *Callitriche stagnalis*, *Myriophyllum verticillatum*, *Wallisneria spiralis*, и некоторые другие.

Голарктико-палеотропический тип включает в себя 11 видов, из которых только 2 гигрофиты, остальные гидрофиты: *Marsilea quadrifolia*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrrhiza*, *Wolffia arrhiza*, *Potamogeton crispus*, *Zannichellia palustris*, *Aldrovanda vesiculosa* и другие.

Европейско-древнесредиземноморскоавстралийский тип ареала включает в себя 3 вида: *Veronica serpyllifolia*, *Eupatorium cannabinum*, *Gnaphalium luteo-album*, указывающие на давние связи Евразоамерики и Австралии. Для вероник это было показано Р. А. Еленевским [67].

Мультирегиональные виды иногда условно называются космополитными. Настоящих космополитов в природе не встречается.

Таблица 3  
Географический спектр гигрофильной флоры юго-запада Русской равнины

Группа видов	Количество видов
Европейско-азиатская арктическо-бореальная	40
Европейско-азиатская бореальная	21
Европейско-сибирская бореальная	20
Европейско-западносибирская бореальная	12
Европейско-азиатскозападно-древнесредиземноморская	15
Европейско-азиатско-древнесредиземноморская	54
Европейско-древнесредиземноморская	42
Европейско-восточно-древнесредиземноморская	10
Древнесредиземноморская	38
Итого	252

Их не может и быть. Даже количество видов, ареалы которых охватывают примерно четверть континентов, ничтожно по сравнению с общим числом видов, населяющих планету. Виды с обширными ареалами так же естественны, как и с ограниченными.

В гигрофильной флоре преобладают виды с широкими ареалами (табл. 3). Количество европейско-азиатскосевероамериканских видов составляет 131 (20 %), в их числе арктическо-бореальных циркумполярных — 21, циркумбореальных — 39, голарктико-древнесредиземноморских — 58, голарктико-западнодревнесредиземноморских — 9, европейско-азиатскосевероамериканских — 4.

Таким образом, общее количество европейско-азиатскоамериканских и европейско-азиатских видов достигает 345, что составляет 60 % всего состава исследуемой флоры. Есть еще мультирегиональные и циркуматлантические виды (соответственно 39 и 36). Тогда количество широкоареальных видов достигает 420, или 70 % гигрофильной флоры. Количество европейских видов, включая и эндемические, составляет 150, или 30 %.

Иное соотношение ареальных групп проявляется при сравнении с региональными флорами, например, в составе флоры Северного Приазовья отмечено 1046 видов [112]. Из них европейско-азиатскосевероамериканских 72 вида, европейско-азиатских 319 и мультирегиональных 24, что составляет около 40 % всей флоры. По данным В. И. Парфенова [149], число видов ареальных групп

во флоре Белорусского Полесья достигает 743 (57 % всего состава). Аналогичные данные для Украинского Полесья отсутствуют. Однако для Полесского государственного заповедника, расположенного на севере Житомирской области, количество подобных видов составляет около 380 (63 %) [11]. Несколько повышенное участие видов групп во флоре заповедника объясняется почвенно-геоморфологическими особенностями, благоприятствовавшими развитию болотных комплексов растительности. Для Волыно-Подольской возвышенности Б. В. Заверуха [70] приводит примерно 900 видов, т. е. немногим менее половины всего состава естественной флоры.

Как видно, в сложении гигрофильной флоры любой территории наибольшее участие принимают широкоареальные виды.

Ареалы растений не являются застывшими. Они находятся в непрерывном развитии. По Е. В. Вульффу [37], зрелый возраст ареала соответствует наибольшей его территории. Факты постепенного сокращения и локализации ареалов отдельных видов и родов дает палеоботаника. Обширные ареалы большинства гигрофильных видов обусловлены разными причинами. Это прежде всего объясняется древностью гигрофильной флоры, особенностью среды обитания, способствующих расселению болотных и водных видов на большие расстояния. Необходимо отметить, что ареалы ряда гигрофильных видов с огромными по площади дизъюнкциями — европейско-азиатско-североамериканскими и европейско-восточносевероамериканскими (амфиатлантическими) представляют собой современную модель механизма сокращения ареалов, что уже имело место у ряда древесно-кустарниковых форм, вымерших к концу плиоцена в Евразии. Сокращение ареалов гигрофильных форм затянулось в силу специфических «консервирующих» условий водной среды.

Это положение требует разъяснения. На протяжении миоцен-плиоцена происходило неуклонное изменение природной обстановки в сторону континентализации и бореализации климата, что привело к выпадению термофильных древесно-кустарниковых форм, процесс адаптации которых не успевал за ходом перестройки физико-географической среды. Травянистые формы оказались более лабильными и на протяжении миоцен-плиоцена дали от 3 до 5 поколений видов, образующих эволюционные ряды [60].

## Глава 4

### ФЛОРОЦЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

В исторической географии растений основной эволюирующей единицей принимается вид, географическая раса. М. В. Клоков [90] ввел понятие совидия (*syneidon*), т. е. естественного объединения таких рас. Вид как элементарная эволюирующая единица флорогенетики дает основную исходную первичную информацию для последующих суждений об этапах и закономерностях развития растительности в целом. Эволюируя как целостность, вид развивается в определенных пространственно-временных соотношениях, под которыми подразумевается прежде всего изменяющаяся физико-географическая обстановка и та внутренняя среда, которая создается самими растениями, адаптированными к определенным экологическим условиям.

Систематика, флористика, фитоценология и палеоботаника накопили обширную и разностороннюю информацию, которая может быть использована при флороценогенетическом анализе. Это в значительной мере облегчает работу исследователя, но одновременно создает дополнительные трудности при систематизации материала и его интерпретации.

В этом разделе рассмотрено положение видов в системе родов, ареалов и связи с исходными протокомплексами и палеокомплексами. Приведены данные по ценологии и экологии, указана принадлежность к флороценогенетическим комплексам и экогенетические связи, если последние удастся выявить. Показаны интересные нас моменты истории видов.

#### *Lycopodiaceae Beauv. ex Mirb.*

*Lycopodiella inundata* (L.) Holub. Встречается в Полесье в травяно-моховых группировках, иногда на песчаных отмелях и песчаных грунтовых обнажениях. По долинам больших рек заходит в степную зону. Прежде встречался на крайнем юге Украины на аренах Днепра. Ареал голарктико-древнесредиземноморский с обширными дизъюнкциями в Азии и Северной Америке. Входит в травяно-моховой флороценогенетический комплекс, где представляет древний автохтонный элемент. Экогенетически, по-видимому, был приурочен к какому-то исчезнувшему типу олиготрофных субстратов. Вид с четкими палеотропическими связями.

Входит в круг родственных форм, распространенных в тропиках и околотропических районах.

### *Isoëtaceae Dumort.*

*Isoëtes lacustris* L. Встречается очень редко в Полесье в чистых мезо-олиготрофных озерах на песчаных грунтах. Исходный ареал, по-видимому, голарктико-среднесредиземноморский, позднее сокращенный до североатлантического. Компонент не сформировавшегося олиготрофного гидрофильного палеокомплекса. В конце плиоцена был поглощен пресноводным комплексом, где однако занимает специфические экониши.

### *Equisetaceae Rich. ex DC.*

В составе рассматриваемой флоры представлено 6 видов.

*Equisetum palustre* L. Широко распространен по всей территории. Доходит до Азовского и Черного морей. Встречается в составе разнообразных группировок, чаще на травяных, травяно-моховых болотах, по берегам рек и озер. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья.

*Equisetum fluviatile* L. Встречается почти по всей территории; к югу становится редким. Входит в состав открытых травяных группировок, по берегам рек и озер, на болотах, плавнях. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, где представляет древний автохтонный элемент.

*Equisetum sylvaticum* L. Часто встречается в Полесье и Лесостепи во влажных лесах, иногда в черноольшаниках. Ареал циркумбореальный с широкой иррадиацией к югу. Входит в гидрофильный вариант таежного комплекса и, по-видимому, поглощается альнетальным комплексом. Экогенетически связан с выклинивающимися водами.

*Equisetum pratense* L. Растет в тенистых лиственных лесах, на влажных лугах, в поймах рек и вообще на сырых местах. Ареал циркумбореальный. Связан с песчаным мезогигрофильным комплексом.

*Equisetum telmateia* Ehrh. Очень редкий вид, распространен в Полесье, Лесостепи и Молдове. Встречается на влажных местах в составе разных группировок, нередко вторичных. Флороценогенетически довольно загадочное растение, особенно если учесть обширные дизъюнкции в Евразии и Северной Америке. Представляет древний элемент долинного палеокомплекса, ассимилированный позднее альнетальным комплексом, где однако продолжает оставаться в реликтовом состоянии. Экогенетически связан с выклинивающимися водами.



*Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr. Относится к подроду *Hippochaete*. Встречается в изолированных местонахождениях в лесостепной зоне в окрестностях городов Винницы и Киева на увлажненных местах, орошаемых родниковыми водами, к которым приурочен особый геоморфологический тип болот, так называемых висячих, с маломощным слоем сильно минерализованного торфа. Эти местообитания следует считать первичными, с которыми вид связан экогенетически. Ареал сплошного распространения охватывает северные бореальные приполярные районы Европы, Азии и Северной Америки. Входит в состав травяно-мохово-кустарничкового олигомезотрофного комплекса, который для нашей территории представляет новообразование.

### *Ophioglossaceae (R. Br.) Agardh*

*Ophioglossum vulgatum* L. Растет в основном в Полесье. К югу становится редким. Предпочитает влажные и мокрые лесные луга, окраины торфяных болот, заросли кустарников. Ареал амфиатлантический, вторичный. Относится к мезогигрофильному лесолуговому комплексу, где представляет автохтонный элемент. Вид с довольно четкими тропическими или, по крайней мере, субтропическими связями. Экогенетически связан с «выпотами» или выходами грунтовых вод выше зоны растекания.

### *Onocleaceae Pichi Sermolli*

*Matteuceia struthiopteris* (L.) Tod. Встречается крайне редко в основном в черноольшаниках. Ареал голарктико-древнесредиземноморский с обширными дизъюнкциями в Восточной Сибири. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами.

### *Athyriaceae Alst.*

*Athyrium filix-femina* (L.) Roth. Довольно обычный компонент влажных лесов, чаще лиственных. Растет также иногда на послелесных лугах и в редколесьях. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в альнетальный комплекс.

### *Aspidiaceae Mett. ex Frank.*

*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs. Часто встречается в сырых лиственных и хвойных лесах, особенно в Полесье. По характеру распространения бореальный вид с довольно широким проникновением к югу, что, очевидно, произошло в плейстоцене.

Входит в состав гигрофильного варианта борового флороценогенетического комплекса, что, впрочем, маскируется индифферентностью. В составе исследуемой флоры представляет плейстоценовое включение.

*Dryopteris cristata* (L.) A. Gray. Растет в разных типах влажных лесов, среди кустарников. Встречается редко, в основном в Западном Полесье. Ареал циркуматлантический, охватывающий районы Субсредиземноморья. Представляет элемент какого-то разрушенного палеокомплекса. В плиоцене был ассимилирован альнетальным комплексом.

*Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell. Распространен преимущественно в Западном Полесье и Волынской Лесостепи, где приурочен преимущественно к черноольшаникам. Ареал циркумбореальный, с широкой иррадиацией к югу. Входит в гигрофильный вариант таежного комплекса, который для нашей территории представляет новообразование в связи с инвазией бореальных видов в плиоцен-плейстоцене.

### *Thelypteridaceae Pichi Sermolli*

*Thelypteris palustris* Schott. Растет на всей территории на евтрофных травяных и травяно-моховых болотах, на крайнем юге в плавнях. Ареал голарктический. Элемент гигрофильного высокоотравья.

*Oreopteris limbosperma* (All.) Holub. Очень редкий папоротник, ранее встречающийся в тенистых влажных лесах Западного Полесья Украины. Отличается чрезвычайно нежными вайями и по внешнему облику едва ли не самый архаичный из всех наших папоротников. Ареал голарктико-древнесредиземноморский разорванный. Представляет элемент теневых долинных лесов галерейного облика, с которыми и была связана анцестральная форма ольхи черной и близких к ней видов. В плиоцене в связи с распадением долинного палеокомплекса был ассимилирован альнетальным комплексом. Очевидно, в конце плиоцена — начале плейстоцена этот вид параллельно стал адаптироваться к теневому фагетальному комплексу.

### *Marsileaceae Mirb.*

*Marsilea quadrifolia* L. Встречается в низовьях рек в стоячих неглубоких водоемах бассейна рек Днестра, Дуная, Ю. Буга, на Шацких озерах. Ареал голарктико-палеотропический, охватывающий в основном субтропические и тропические районы. Представляет несколько бореализированный вид на ясной палеотропической основе. Входит в пресноводный комплекс.

### *Salviniaceae Dumort.*

*Salvinia natans* (L.) All. Распространен в пойменных водоемах низовьев крупных рек, а также р. Припяти и немногих других. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

### *Pinaceae Lindl.*

Бореализированное, распространенное в северном полушарии семейство. Экологическая эволюция шла в направлении ксерофилии. Гигрофильная линия едва намечается.

*Picea abies* (L.) Karst. Растет в Полесье обычно на обводненных текущими и выклинивающимися водами местах, но застойности избегает. Ареал европейский бореальный. Входит в гигрофильный вариант таежного флороценогенетического комплекса.

*Pinus sylvestris* L. Растет на всей территории, за исключением южной полосы степи. В Молдове не встречается. Евразийский бореальный вид. Входит в гигрофильный вариант гетерогенного борového флороценогенетического комплекса, который для Полесья представляет автохтонное образование. Экогенетически связан с песками.

### *Poaceae Barnhart*

Самое крупное семейство мировой флоры, включающее в себя до 700 родов и около 10 тыс. видов. В нашей гигрофильной флоре по количеству видов занимает второе место после осоковых.

*Leersia oryzoides* (L.) Sw. Повсеместно растет на евтрофных болотах в лесных и лесостепных районах, где нередко выступает доминантом. В степной зоне встречается реже. Ареал голарктико-западнодревнесредиземноморский. Характерный элемент гигрофильного высокотравья, причем наиболее древнего его ядра. Вид с четкими тропическими связями.

*Trisetum sibiricum* Rupr. Изредка встречается в лесных и лесостепных районах в сырых лесах всех типов, на влажных лугах и в зарослях кустарников. Ареал голарктико-древнесредиземноморский, однако с разрывами и отдельными эксклавами. Элемент гигрофильного высокотравья, которым однако ассимилирован не полностью. Через анцестральную форму был связан с каким-то разрушенным специфическим комплексом.

*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. Растет на всей территории, за исключением полосы засушливых степей. Ареал циркумбореальный. Занесен в Новую Зеландию. Элемент лесолугового мезогигрофильного комплекса, где представляет недавнее включение в связи с плиоцен-плейстоценовым похолоданием.

*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur. Спорадически встречается на всей территории в сырых лесах и на заболоченных лугах. Бо-

реально-арктический горно-равнинный вид с разорванным ареалом. Входит в состав травяно-мохово-кустарничкового олиго-мезотрофного комплекса, который для исследуемой территории представляет плиоцен-плейстоценовое включение.

Род *Calamagrostis* Adans в гигрофильной флоре представлен 4 видами. Сам род включает в себя до 150 видов, распространенных в умеренных областях обоих полушарий, в тропиках — в горах.

*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey et Schreb. Растет на травяно-моховых болотах, реже на сырых лугах, чаще в Полесье; становится редким в лесостепной зоне. Вид с циркумбореальным ареалом. Ассимилирован травяно-моховым комплексом.

*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth. Растет на травяных болотах, нередко сильно обводненных, в сырых лесах, часто в черноольшаниках. Европейско-западносибирский бореальный вид. Связан с лесным мелколиственным мезогигрофильным комплексом.

*Calamagrostis vilnensis* Bess. Приводится по гербарному образцу, хранящемуся в Институте ботаники АН УССР в Киеве (KW). Собран в окрестностях г. Ковеля в Западном Полесье. Очевидно, прибалтийско-полесский эндем. Предположительно может быть отнесен к альнетальному комплексу. Близок к европейско-субсредиземноморскому *C. villosa* (Chaix) J. F. Gmel., с которым нередко отождествляется. По-видимому, *C. vilnensis*, не имеющий стойких признаков, представляет еще не оформившуюся географическую расу в связи с незакончившимся процессом становления прибалтийско-полесской флоры.

*Calamagrostis pseudophragmites* (Hall. f.) Koel. Редкий вид, отмеченный для Молдовы. На Украине встречается в Прикарпатье в верховьях Днестра. Растет на сырых галечниковых песках. Евразийско-древнесредиземноморский вид. Входит в песчаный мезогигрофильный комплекс. Ранее, очевидно, входил в саванноидный палеокомплекс. Экогенетически связан с аллювием рек.

*Apera* Adans. Род с несколькими видами, распространенными в Старом Свете. Рассматриваемые виды через анцестральную форму были связаны с саванноидным палеокомплексом, будучи приуроченными к подвижным песчаным субстратам постоянных или временных водотоков. Экологическая и систематическая дифференциация, еще продолжающаяся, по-видимому, началась в конце плиоцена.

*Apera spica-venti* (L.) Beauv. Широко распространен по всей территории. Часто встречается на сырых песчаных почвах, с которыми связан экогенетически. Европейско-древнесредиземноморский вид. Входит в песчаный мезогигрофильный комплекс.

*Apera longiseta* Klok. Эндем бассейна Нижнего Днепра. Растет на песках. Связан с лесным мелколиственным мезогигрофильным комплексом.

*Apera maritima* Klok. Эндем юга Украины, низовий Волги и Дона, где приурочен к влажным пескам. Входит в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс.

*Agrostis L.* Включает в себя до 150 видов, распространенных в умеренных областях обоих полушарий. Основная линия экологической эволюции — мезогигрофильная. У нас 7 видов, относящихся к нескольким морфологически и экологически слабо обособленным секциям. Н. Н. Цвелев [225] указывает на межсекционную и межродовую гибридизацию.

Род *Agrostis L.* Представляет собой бореализированное образование арктотретичной флоры. Систематическая и экологическая дифференциация, очевидно, происходила в каких-то местных интразональных условиях. Охлаждение Полярного бассейна и бореализация климата привели к экспансии, прежде всего, в Южное полушарие. Возможным путем расселения служили горные системы. Параллельно с расселением происходило видообразование. Относительно молодыми с недостаточно выработанными признаками являются *A. maeotica*, *A. zerovii*, *A. pseudoalba*; *A. canina* — старый вид с распадающимся ареалом, который указывает на прошлые связи Европы и Северной Америки через атлантический мост суши.

*Agrostis alba L.* Растет на сырых лугах, травяных болотах, в заболоченных ивняках почти по всей территории, за исключением юга засушливой степи. Ареал средневропейский. Типичный элемент мезогигрофильного лесолугового комплекса.

*Agrostis maeotica Klok.* Растет на засоленных влажных приморских песках по побережьям Черного и Азовского морей. Литоральный эндем. Входит в галомезогигрофильный литоральный комплекс.

*Agrostis stolonizans Bess.* Обычен в Полесье и Лесостепи на травяных болотах и по их окраинам, на сырых лугах, по берегам водоемов. Восточноевропейский вид. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Agrostis zerovii Klok.* Часто встречается на болотах и заболоченных лугах. Систематически близок к предыдущему виду. Причерноморский эндем с широким распространением в северные районы. Элемент гигрофильного высокотравья.

*Agrostis pseudoalba Klok.* Растет на заболоченных лугах на Левобережье Украины. С большой долей вероятности М. В. Клоков (1950) относит его к днепровским долинным эндемам. Элемент псаммоэфемеретума.

*Agrostis canina L.* Распространен по всей территории, кроме засушливых степей. Часто растет на травяных болотах и заболоченных лугах. Ареал циркуматлантический (включая гренландский архипелаг). Входит в гигрофильное высокотравье.

*Agrostis gigantea Roth.* Растет на всей территории во влажных лесах. Среднеевропейский вид. Предположительно, элемент лесолугового мезогигрофильного комплекса.

### Триба *Phalaridinae*

*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. Растет почти по всей территории, довольно обычен в Полесье и Лесостепи, где встречается на сильно обводненных травяных болотах. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, с которым связан преемственно. Монотипность рода, изолированное положение в системе, ареал указывают, что это остаток более многочисленного рода, принимавшего в миоцен-плиоцене значительное участие в сложении прибрежно-водной растительности евразеоамериканского континента.

### Триба *Phleaeae* Dum.

*Beckmannia eruciformis* (L.) Host. Относится к древнему угасающему роду, представленному в мировой флоре несколькими видами. Растет повсеместно на мокрых лугах, по обводненным окраинам болот. Активный вид. Ареал европейско-восточнодревнесредиземноморский. Экогенетически связан с мочажинами. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

Род *Alopecurus* L. в гигрофильной флоре представлен 3 видами. В мировой флоре он сравнительно многочислен, включает в себя свыше 50 видов, распространенных в умеренных областях обоих полушарий. Экологическая дифференциация шла по линии приспособления к разной степени увлажнения. Является производным интразональных включений арктотретичной флоры, хотя какая-то часть форм, очевидно, входила непосредственно в состав зональных группировок. Разрушение арктотретичной флоры привело к географической и экологической дифференциации и вспышке видообразовательных процессов.

*Alopecurus arundinaceus* Poir. Встречается по всей территории, но активность проявляет в Лесостепи на влажных засоленных лугах и юге Причерноморья по заболоченным лиманам и балкам, впадающим в море. Ареал евразийско-древнесредиземноморский с изолированными местонахождениями в азиатской части. Экогенетически связан с какими-то специфическими субстратами внутриматерикового засоления. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Alopecurus aequalis* Sobol. Довольно активный вид в Полесье и Лесостепи; нередко доминирует на заливаемых местах. В Степи почти отсутствует. Ареал циркумбореальный. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. Экогенетически связан с мочажинами. Представляет плиоцен-плейстоценовое включение.

*Alopecurus geniculatus* L. Распространен в основном в Полесье и Лесостепи, где местами доминирует. В Степи растет только в северных районах. Встречается на заливаемых лугах, мелководьях рек и озер, чрезмерно увлажненных болотах. Ареал циркуматлантический (в широком смысле). Элемент гигрофильного высокотравья. Экогенетически связан с мочажинами.

### Триба *Scolochloae* Tzvel.

В составе флоры представлена монотипным родом *Scolochloa* Link.

*Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. Встречается в Полесье и Лесостепи и редко в Степи на сильно обводненных местах, чаще в травянистых группировках. Ареал голарктико-древнесредиземноморский, разорванный, с большими дизъюнкциями и многочисленными локалитетами. Представляет элемент древнего автохтонного ядра гидрофильного высокотравья, с которым преемственно связан через исходный палеокомплекс. Экогенетически мочажинный вид.

### Триба *Poeae* R. Br.

Представлена родами *Poa* L., *Catabrosa* Beauv.

Род *Poa* L. включает в себя около 300 видов, свойственных умеренным областям обоих полушарий. В составе нашей гидрофильной флоры 4 вида.

*Poa palustris* L. Широко распространен на евтрофных и мезотрофных болотах и заболоченных лугах, реже в сырых и заболоченных лесах. Вид активный, особенно в Полесье и Лесостепи. К югу становится редким. Ареал циркумбореальный. Элемент гидрофильного высокотравья, где представляет недавнее включение.

*Poa volhynensis* Klok. Растет в сырых сосновых лесах. По-видимому, полесский эндем. К гидрофильному варианту борового флорогенетического комплекса отнесен предположительно.

*Poa remota* Forsell. Растет в основном в Полесье, реже в Лесостепи, где приурочен к влажным листовым лесам, берегам лесных рек. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в лесной мелколиственный мезогидрофильный комплекс. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами.

*Poa annua* L. Встречается на всей территории по влажным местам, берегам водоемов. Широкому распространению благоприятствует жизненная форма однолетника. Относится к группе видов с биполярным ареалом. Входит в песчаный мезогидрофильный комплекс.

*Catabrosa aquatica* (L.) Beauv. Растет в Полесье и Лесостепи, реже в Степи. Само название «поручейница» указывает на приуроченность к ручьям и маленьким рекам. Встречается также на топях. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Экогенетически связан с мочажинами. Входит в древнее ядро гидрофильного высокотравья, с которым через исходный палеокомплекс связан преемственно.

Род *Puccinellia* Parl., включающий в мировой флоре до 120 видов, свойственных умеренным областям и высокогорьям тропиков, в составе нашей флоры представлен 5 видами. Систематически украинские бескильницы рассмотрены М. В. Клоковым [91] обработки которого мы и придерживаемся. Род с четкими палео-

тропическими связями. Становление его, по-видимому, связано с побережьями регрессирующего Тетиса. Однако исходные формы экогенетически были связаны с экотопами внутриматерикового засоления. Этот материал, поступая на побережье Тетиса с обилием разнообразных экониш, их лабильностью, проходил затем соответствующую экологическую и систематическую переработку. Редукция Тетиса и континентализация климата направили этот процесс по линии освоения новых экониш, не обязательно связанных с литоралями, и выработки определенных черт ксерофилий, однако на гигрофильной основе.

*Puccinellia bilykiana* Klok. Растет на влажных засоленных почвах в южной полосе Лесостепи и в Степи. Украинский степной эндем. Входит в состав подового мезогигрофильного комплекса, который косвенно связан с саванноидным палеокомплексом.

*Puccinellia brachylepis* Klok. Растет на влажных солончаках и солончаковатых лугах в приморской полосе Черного и Азовского морей, зал. Сиваш. Украинский литоральный эндем. Входит в состав песчаного приморского галомезогигрофильного комплекса.

*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. Растет на влажных слабозасоленных почвах в составе лугово-болотной растительности по всей территории, чаще в Степи и южной полосе Лесостепи. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в состав подового эфомеретума.

*Puccinella syvaschica* Bilyk. Растет на мокрых солончаках в зал. Сиваш. Украинский литоральный эндем. Входит в комплекс песчаного приморского галомезогигрофильного комплекса.

*Puccinella fominii* Bilyk. Растет на влажных солончаках в Степи. Понтическо-туранский вид. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

### Триба *Meliciae* Endl.

Включает в себя гигрофильный род *Glyceria* R. Br., объединяющий до 50 видов, распространенных в умеренно-теплых и около-тропических областях обоих полушарий, в тропиках — в горах. Для рода четко выражена гигрофильная линия развития.

Род *Glyceria* R. Br. В составе гигрофильной флоры, судя по распространению и систематическим связям видов, древний. Экогенетически исходные палеогеновые формы были связаны с прибрежно-водными экотопами гидрографической сети субтропических областей. Дальнейшая эволюция определялась несколькими факторами, из которых, на наш взгляд, решающими были аридизация климата в южных областях и континентализация в северных, перестройка гидрографической сети в связи с редукцией Тетиса. Это привело к расчленению видов на ряд близкородственных, сокращению и разрывам ареалов, ассимиляции видов ранее нехарактерными комплексами лесной растительности. Все это совершалось при сохранении существующих экогенетических связей, консервации которых способствовала водная среда. Наибольший



ареал среди рассмотренных видов имеет *G. maxima*, относящийся к секции *Hydropoa*. Несмотря на бореализированные черты, которые этот вид приобрел в плиоцен-плейстоцене, к нынешним физико-географическим условиям он адаптирован слабо. Вид, безусловно, древний, на что указывает внутривидовая дифференциация и неодинаковый набор хромосом на протяжении ареала. Близкий вид, относящийся к этой же секции *G. arundinacea*, имеет ареал, вытянутый в широтном направлении и замещает предыдущий. Несколько иная картина наблюдается у остальных видов, которые относятся к секции *Glyceria*. Они имеют субсредиземноморские и даже древнесредиземноморские связи. По сравнению с видами секции *Hydropoa* они обладают более высокой жизненной стратегией, что более характерно для *G. nemoralis*.

*Glyceria fluitans* (L.) R. Br. Растет на всей территории по влажным берегам рек и озер, чаще на травяных болотах. Вид с европейско-древнесредиземноморским типом ареала. Элемент гидрофильного высокотравья, с которым через соответствующий палеокомплекс связан исходно.

*Glyceria plicata* (Fries) Fries. Встречается на всей территории в ольшаниках, по облесенным берегам рек и озер, топям. Европейско-западносибирский бореальный вид с широким распространением к югу. Входит в альнетальный комплекс.

*Glyceria arundinacea* Kunth. Растет на всей территории, чаще в южных районах вдоль рек и ручьев, на травяных болотах, по берегам прудов. Ареал паннонско-понтический. Элемент гидрофильного высокотравья.

*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. Встречается на всей территории в аналогичных условиях, что и предыдущий вид, нередко доминирует. Ареал голарктико-западно-древнесредиземноморский. Элемент гидрофильного высокотравья. Более бореализированный, чем предыдущий. Очевидно, входил в прерийный палеокомплекс.

*Glyceria nemoralis* (Uechtr.) Uechtr. et Koern. Растет в Полесье, реже в Лесостепи, преимущественно во влажных типах черноольшаников. Ареал среднеевропейский. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс, где представляет собой относительно недавнее включение. В плиоцене был связан с каким-то древним гидрофильным вариантом неморального палеокомплекса. Ассимилируется также фагетальным комплексом, где, очевидно, со временем может обособиться в особый хронотип.

Род *Molinia* Schrank. Входит в монотипную трибу. Род олиготипный. В нашей гидрофильной флоре 2 вида. Род древний, на палеотропической, или во всяком случае субтропической, основе. События плиоцен-плейстоцена привели к выпадению большинства видов; сохранились немногие бореализированные формы, которые адаптировались к изменившейся природной обстановке.

*Molinia coerulea* (L.) Moench. Растет в Полесье и реже в Лесостепи в составе разнообразных гидрофильных группировок. Активный вид. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит

в лесной мелколиственный мезогигрофильный комплекс. Этот и следующий вид относятся к секции *Molinia*.

*Molinia euxina* Pobd. Причерноморский эндем, описанный с о-ва Джарылгач в Черном море, где растет на влажных морских лугах. Элемент песчаного приморского комплекса.

#### Триба *Arundineae* Dum.

В гигрофильной флоре представлена олиготипным родом *Phragmites* Adans.

*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Встречается на всей территории, обычно в составе травянистых группировок с разной степенью обводнения. Оптимума развития достигает на мелководьях озер и водохранилищ, в дельтах рек. Очень активный вид с почти космополитным ареалом. Элемент древнего реликтового ядра гидрофильного высокотравья.

#### Триба *Cynodonteae* Dum.

Представлена родами *Eragrostis* Wolf, *Crypsis* Ait.

Род *Eragrostis* — тропический и субтропический по происхождению, включающий в себя до 350 видов.

*Eragrostis pilosa* (L.) Beauv. Распространен в основном в Степи на влажных засоренных песках, галечниках, иногда на рисовых полях. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Входит в комплекс псаммоэфмеретума. Исходно связан с саванноидным палеокомплексом.

*Eragrostis minor* Host. Встречается несколько шире предыдущего, чаще в Степи на сырых местах, у воды. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Элемент псаммоэфмеретума.

Род *Crypsis* — древнесредиземноморский по происхождению, насчитывает до 15 видов. Большинство видов этого и предыдущего родов — мезофилы и ксерофилы. Гигрофильная линия едва намечается. Подобный ход экологической эволюции объясняется общим ксерофильным характером древнесредиземноморской и субсредиземноморской флоры.

*Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad. Распространен в основном в Причерноморье, где приурочен к влажным местам с разной степенью засоления. Часто встречается по днищам подов. Заходит в Полесье. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Элемент подового эфмеретума, с которым связан через саванноидный палеокомплекс.

*Crypsis schoenoides* (L.) Lam. Встречается преимущественно на сырых засоленных почвах в Степи и южной полосе Лесостепи, реже в Полесье. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в подовый эфмеретум.

*Crypsis aculeata* (L.) Ait. Растет на сырых засоленных лугах и по окраинам болот преимущественно в степных районах. Ареал древнесредиземноморский. Входит в подовый эфмеретум.

## *Orchidaceae Juss.*

Обширное семейство, включающее в себя до 700 родов от 20 до 30 тыс. видов, распространенных преимущественно в дождевых тропических лесах обоих полушарий. Небольшое количество видов растет в умеренных областях. Систематика орхидных разработана слабо. Филогенетические линии внутри родов почти не изучены. Большинство видов флоры европейской части СССР относится к подсемейству *Orchidoideae*. Последнее — самое многочисленное и специализированное. К нему относятся и гигрофильные виды исследуемой территории.

Все рассмотренные нами орхидные фитоценоотически представляют собой индифферентные или малоактивные виды. В процессе модернизации флоры в конце плиоцена и разрушения палеокомплексов, с которыми какая-то часть видов была, очевидно, связана также и экогенетически, началась их ассимиляция неокомплексами. Этап вхождения и адаптации еще далек до завершения, так как между исходными палеокомплексами и нынешними, в состав которых рассмотренные виды входят, прямой преемственной связи нет. Они потеряли специфические экотопы, которые создавались также и самим строем растительности. Несмотря на имевшую место в прошлом переработку части форм в направлении бореализации и мезофитизации, эта экологическая линия развития была выражена слабо. Орхидные довольно быстро реагируют на любые воздействия хозяйственной деятельности в природных экосистемах. Видимо, не случайно большинство видов этого семейства внесены в «Красные книги».

Одной линией развития семейства была эпифитная. Она проходила в областях тропических дождевых лесов. Некоторые наземные формы следует рассматривать как производные, выработанные в горных системах тропиков. Сравнивая эпифитные орхидные с наземными, нельзя не обратить внимание на широкие желобчатые листовые пластинки последних, что можно объяснить приспособлением к улавливанию влаги. Горные орхидные тропических областей послужили материалом при выработке бореализированных форм. Настоящих гигрофильных форм бореальных орхидных мало. По-видимому, первичные орхидные северных умеренных флор представляли собой психрофилизированные формы.

### Триба *Malaxideae Lindl.*

К этой трибе относятся роды *Hammarbya* O. Kuntze, *Malaxis* Soland. ex Sw., *Liparis* Rich., *Corallorhiza* Chatel.

*Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze. Довольно редкий вид, встречающийся на сильно обводненных травяно-моховых низинных и переходных болотах, преимущественно в Полесье, реже в Лесостепи. Ареал голарктико-древнесредиземноморский, однако с большими разрывами и эксклавами. Экогенетически связан с мочажинами. Входит в травяно-моховый флорценогенетический комплекс.

*Malaxis monophyllos* (L.) Sw. Изредка встречается в Полесье и в Лесостепи на сырых полянах во влажных типах лесов и на сырых лугах. Ареал циркумбореальный с широкой иррадиацией к югу. Относится к лесолуговому мезогигрофильному комплексу.

*Liparis loeselii* (L.) Rich. Очень редкий вид, встречающийся в Полесье и еще реже в Лесостепи. Растет на травяно-моховых евтрофных и переходных болотах. Вид с циркуматлантическим (в широком понимании) ареалом, который, однако, несплошной. Экогенетически связан с мезотрофными мочажинами. Элемент травяно-мохового мезогигрофильного комплекса.

*Corallorhiza trifida* Chatel. Встречается в Полесье и Лесостепи во влажных типах лесов. Редкий вид с циркумбореальным ареалом. Входит в лесолуговой мезогигрофильный флороценотический комплекс, для которого является новообразованием в связи с бореализацией флоры в плиоцен-плейстоцене.

#### Триба *Neottieae* Lindl.

Представлена родами *Listera* R. Br., *Epipactis* Zinn.

*Listera ovata* (L.) R. Br. Обычен по всей территории, но чаще в Полесье и северной полосе Лесостепи, где встречается во влажных лиственных лесах. Малоактивный вид. Ареал циркумбореальный. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс, в котором представляет плиоцен-плейстоценовое включение.

*Epipactis palustris* (L.) Crantz. Довольно обычный вид в Полесье и Лесостепи на болотах и сырых лугах. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Экогенетически связан с мочажинами. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

Роды *Herminium* Guett., *Platanthera* Rich., *Orchis* L., *Dactylorhiza* Neeski относятся к трибе *Orchideae*.

*Herminium monorchis* (L.) R. Br. Растет в Полесье и Лесостепи на сырых и торфянистых лугах, обводненных окраинах болот. Редкий вид с европейско-западнодревнесредиземноморским ареалом. Входит в лесолуговой мезогигрофильный флороценотический комплекс.

*Platanthera bifolia* (L.) Rich. Встречается во влажных лесах и в редколесьях почти по всей территории, за исключением крайнего засушливого юга. Вид с евразийско-западнодревнесредиземноморским ареалом. Элемент лесолугового мезогигрофильного комплекса. Исходным палеокомплексом следует считать прерийный, характерный северным районам Европы в плиоцене.

Род *Orchis* L. насчитывающий до 85 видов и распространенный в Северном полушарии, в нашей гигрофильной флоре представлен 6 видами.

*Orchis palustris* Jacq. Растет в левобережной Лесостепи и Степи в составе травянистых группировок на влажных засоленных почвах. Г. И. Билык [24] рассматривает его в качестве компонента галофильной растительности Украины. Ареал европейско-

средиземноморско-атлантический. Относится к песчаному приморскому галомезогигрофильному комплексу.

*Orchis picta* Loisel. Распространен на крайнем юге исследуемой территории (Черноморский заповедник) на влажных лугах с засоленными почвами. Вид со средневропейско-западно-древнесредиземноморским ареалом. Относится к песчаному приморскому галомезогигрофильному комплексу.

*Orchis militaris* L. Рассеянно встречается на всей территории в сырых лесах и среди кустарников, по окраинам болот. Ареал евразийско-древнесредиземноморский, разорванный. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс. Ранее был компонентом прерийного палеокомплекса.

*Orchis coriophora* L. Растет в Полесье и Лесостепи на заболоченных лугах и на влажных местах в зарослях кустарников. Ареал европейско-средиземноморско-атлантический. Связан с лесолуговым мезогигрофильным комплексом.

*Orchis nervulosa* Sakalo. Днепровский эндем. Приурочен к влажным пескам в пойме Днепра. Относится к комплексу псаммоэфмеретума. Вид сформировался в специфических аллювиальных условиях днепровской поймы.

*Orchis fragrans* Pollini. Встречается только во влажных травянистых местах в Степи в заповеднике «Каменные могилы». Ареал европейско-средиземноморско-атлантический. Относится к лесолуговому мезогигрофильному комплексу.

Род *Dactylorhiza* Nevski. Бореальный, включающий в себя до 30 видов, распространенных в умеренных областях Северного полушария.

*Dactylorhiza majalis* (Reichb. f.) P. F. Hunt et Summerhayes. Растет на влажных лугах в Полесье. Ареал европейско-средиземноморско-атлантический. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс. В плиоцене компонент какого-то разрушенного палеокомплекса, по-видимому, исходно связанного с горными системами.

*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó. Распространен в западных районах Полесья и в Лесостепи на влажных лесных полянах, сырых лужайках, среди зарослей кустарников, на травяно-моховых болотах, в сильно разреженных лесах. Ареал западноевропейский. Элемент травяно-мохового мезогигрофильного комплекса, которым был ассимилирован при распаде какого-то деривата пустошей в плиоцен-плейстоцене.

*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó. Встречается в Полесье и северной полосе Лесостепи на влажных лугах, травяно-моховых болотах, в сырых разреженных лесах. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Элемент травяно-мохового мезогигрофильного комплекса.

*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó. Растет в Полесье и северных районах Лесостепи на травяно-моховых болотах, сырых замоховых лугах, в зарослях кустарников. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Относится к травяно-моховому мезогигрофиль-

ному комплексу. Ранее входил, очевидно, в прерийный палеокомплекс.

*Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó. Изредка встречается в Украинском Полесье и в Лесостепи на сфагновых и травяно-гипновых болотах. Ареал европейско-субатлантический. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс. В плиоцен-плейстоцене был, видимо, связан с гигрофильным вариантом палеокомплекса, физиономически близкого к пустошам.

*Traunsteinera globosa* (L.) Reichb. Прежде отмечался на влажных лугах в окрестностях городов Ковеля и Винницы. Ареал европейско-западно-древнесредиземноморский. Горно-равнинный вид. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс. В плиоцене был, очевидно, компонентом прерийного палеокомплекса.

### *Juncaceae* Juss.

В составе рассматриваемой гигрофильной флоры семейство представлено родом *Juncus* L., включающим в себя 21 вид. Сам род довольно многочислен, включает в себя более 250 видов, распространенных в умеренных областях обоих полушарий, в тропиках — в горах. Наши виды — гигрофиты или мезогигрофиты. Экологический оптимум последних сдвинут в сторону гигрофилии. Все виды экогенетически связаны с песчаными подвижными субстратами и большинство из них и по настоящее время сохраняет удивительную приуроченность к исходным экотопам.

Своеобразна экология и фитоценология видов рода *Juncus*, большинство которых связаны с песчаными субстратами и пионерными группировками. Экологический диапазон их достаточно широк, однако это несколько не заслоняет прежние экогенетические связи, которые выступают достаточно четко. Особенностью рассмотренных видов являются ареалы, в общем более узкие, чем следовало бы ожидать. Прямо или косвенно они указывают на связи с ранее существовавшими бассейнами и мостами суши, прежде всего атлантическим, который соединял нынешнюю Европу с атлантической Северной Америкой. Виды *J. fominii*, *J. tyraicus*, очевидно, дериваты литоральной флоры Тетиса. В целом род представляет собой пример специализированной в экологическом и фитоценологическом отношении систематической группы.

*Juncus capitatus* Weig. Растет на влажных песках, иногда сорничает. Вид с европейско-средиземноморско-атлантическим ареалом. Как заносной встречается на юге Африки, в Южной Америке и на некоторых островах Южного полушария. Элемент псаммо-эфмеретума мезогигрофильного комплекса.

*Juncus tenageia* Ehrh. ex L. f. Рассеян по всей территории в поймах больших и средних рек на сырых аллювиальных песках. Вид с европейско-древнесредиземноморским ареалом. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Juncus sphaerocarpus* Nees. Отмечен на юге степной зоны по увлажненным днищам подов. Ареал древнесредиземноморский с широким распространением к северу. Относится к подовому эфемеретуму, которым был ассимилирован при разрушении саванноидного палеокомплекса.

*Juncus bufonius* L. Встречается на всей территории на влажных песчаных местах, преимущественно на отмелях рек и озер. Вид с циркумбореальным ареалом и широким распространением к югу. Элемент псаммоэфемеретума. В плиоцене, очевидно, был связан с гигрофильным вариантом прерийного палеокомплекса.

*Juncus ranarius* Song. et Perr. ex Billot. Обычен по всей территории на влажных местах с песчаными и супесчаными почвами. Ареал европейско-азиатско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Juncus nasthanthus* V Krecz et Gontsch. Растет на всей территории на влажных песчаных местах. Ареал европейско-азиатско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс псаммоэфемеретума.

Секция *Compressi* (Boiss.) Rouy

*Juncus compressus* Jacq. Встречается на всей территории, преимущественно на травяных болотах и заболоченных лугах. Европейско-западносибирский бореальный вид, входящий в комплекс гигрофильного высокотравья, где представляет, очевидно, плиоцен-плейстоценовое включение.

*Juncus gerardii* Loisel. Чаше встречается в Степи и Лесостеи, на влажных местах со слегка засоленными почвами. Заходит также в Южное Полесье. Циркуматлантический вид с широким распространением к востоку. Связан с комплексом псаммоэфемеретума.

*Juncus fominii* Zoz. Найден на влажных солончаках по берегам Азовского моря и на Сивашах. Причерноморский эндем, связанный с литоральным солончатководным комплексом.

*Juncus squarrosus* L. Растет в Полесье, преимущественно в западных районах, в верещатниках, реже на влажных и заболоченных лугах, окраинам болот. Ареал европейский субатлантический. Предположительно может быть отнесен к травяно-моховому комплексу, где однако занимает специфические экониши. Прежде был связан с приатлантическим вариантом палеокомплекса пустошей.

*Juncus bulbosus* L. Сравнительно редкий вид, встречающийся в Полесье в составе влажных травянистых группировок. Ареал европейско-средиземноморско-атлантический. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Juncus geniculatus* Schrank. Распространен на всей территории, кроме северных районов, на влажных песках и травяных болотах. Голарктико-западнодревнесредиземноморский вид. Элемент гигрофильного высокотравья, которым, очевидно, был ассимилирован в плиоцене при распадении саванноидного палеокомплекса.

*Juncus articulatus* L. Встречается на всей территории. Довольно активный вид, распространен в разных ценозах, но чаще на торфянистых лугах и травяных болотах. Ареал циркуматлантический. Элемент псаммоэфмеретума.

*Juncus atratus* Krock. Растет в основном в Полесье и Лесостепи, где чаще встречается в поймах рек на местах с песчаными и супесчаными почвами. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс псаммоэфмеретума.

*Juncus maritimus* Lam. Довольно активный вид на литоралиях Азовского и Черного морей, зал. Сиваш. Ареал европейско-средиземноморско-атлантический. Входит в гидрофильный приморский флороценогенетический комплекс.

*Juncus tyraicus* Pacz. Причерноморский эндем, отмечен на песчаных островах в дельте Днестра, где приурочен к сырым песчаным местам. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Juncus inflexus* L. Встречается преимущественно в западных районах Полесья и Лесостепи на сырых лугах, по окраинам болот, берегам. Европейско-субатлантический вид, входящий в комплекс гидрофильного высокотравья.

*Juncus effusus* L. Распространен на всей территории, особенно в Полесье и Лесостепи, где отличается большой активностью. Участвует в сложении разнообразных группировок, чаще травянистых. Вид с почти космополитным ареалом. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. Преемственно, очевидно, связан с прерийным палеокомплексом.

*Juncus conglomeratus* L. Распространение и экология, как у предыдущего вида. Ареал европейско-средиземноморско-атлантический. Связан с гидрофильным высокотравьем.

*Juncus filiformis* L. Не очень распространенный вид, встречающийся в Полесье преимущественно на влажных песках. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Элемент псаммоэфмеретума.

### *Cyperaceae* Juss.

Самое большое «проявляющее» семейство гидрофильной флоры Голарктики. При этом соотношение количества видов, входящих в те или другие роды, для разных районов оказывается различным. Так, в субтропических районах возрастает количество видов *Bolboschoenus*, *Scirpus*, *Schoenus* и др. Одновременно уменьшается количество видов рода *Carex*. С этой точки зрения *Cyperaceae* представляет собой своеобразный объект для ботанико-географических наблюдений, где происходит более или менее равномерное «перекачивание» видов и форм из одних родов в другие в пределах одного семейства.

Семейство включает в себя 95 родов и около 4 тыс. видов, многие из которых связаны с водной и прибрежно-водной средой.



По А. Л. Тахтаджяну [213], осоковые представляют собой слепую ветвь эволюции.

Род *Scirpus* L. В составе мировой флоры включает в себя около 300 видов, распространенных в обоих полушариях, но главным образом в Голарктике. У нас 10 видов.

Почти все рассмотренные виды этого рода прямо или косвенно связаны с Древним Средиземноморьем, морские и речные литорали которого служили колыбелью многих современных форм. Аридизация климата и редукция Тетиса обусловили развитие некоторых черт ксерофилии (например, наличие воскового налета на листьях) и появление однолетников. Водная среда способствовала консервации ряда архаичных признаков.

*Scirpus radicans* Schkuhr. Часто встречается в Полесье по сильно обводненным окраинам болот и на заболоченных лугах. Малоактивный вид. Ареал европейско-азиатско-древнесредиземноморский на голарктической основе с большими разрывами и эксклавами, т. е. сокращающийся. Элемент гигрофильного высокотравья.

*Scirpus sylvaticus* L. Растет на всей территории, чаще в Полесье и Лесостепи в составе разных группировок. Больше приурочен к лесным болотам. Активный вид. Ареал европейско-древнесредиземноморский с эксклавами в Сибири, т. е., как и у предыдущего вида, сокращающийся. Разрывы в распространении обоих видов приходится на резко континентальные области. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс, с которым связан преемственно.

*Scirpus littoralis* Schrad. Встречается в Килийской дельте Дуная и в окрестностях Одессы, где растет на мелководьях солоноватоводных водоемов. Древнесредиземноморский вид с широким распространением в околотропические районы. Входит в гидрофильный приморский комплекс. Экогенетически связан с литоралями Тетиса и, очевидно, представляет собой дериват разрушенного исходного палеокомплекса, включавшего в себя большое количество субтропических и даже тропических форм.

*Scirpus lacustris* L. Широко распространенный, фитоценоотически активный вид. Растет на мелководьях озер, по берегам рек, болотистым топям. Ареал европейско-азиатско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Типичный представитель гидрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене входил в состав близкого палеокомплекса, который, очевидно, характеризовался большим количеством субтропических включений.

*Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel. Растет на всей территории, но чаще в степных и лесостепных районах на мелководьях, вдоль берегов, на местах с избыточным содержанием солей. Ареал голарктико-западнодревнесредиземноморский. Экогенетически связан со специфическими почвогрунтами, для которых было характерно слабое внутриматериковое засоление. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене был

компонентом болотной растительности субтропического облика в дельтовых участках рек.

*Scirpus triqueter* L. Встречается в немногих местах в Западной Лесостепи и в Степи по илистым берегам, на мелководьях. Ареал древнесредиземноморский. Входит в комплекс гидрофильного высокоотравья. В миоцен-плиоцене, видимо, представлял собой компонент саванноидного палеокомплекса.

*Scirpus mucronatus* L. Приурочен к заболоченным местам среди понижений на аренах в низовьях Днепра. Ареал древнесредиземноморский, хотя по новейшим данным встречается также в Австралии, что можно объяснить проникновением через ранее существовавший мост суши или заносом. Элемент гидрофильного высокоотравья. Систематически близок к предыдущему валу. Анцестральная форма, по-видимому, экогенетически связана с аллювием рек древней гидрографической сети.

*Scirpus supinus* L. Распространен в степных районах Украины и в Молдове по берегам рек и ручьев. В более северных районах становится редким видом. Ареал древнесредиземноморский с широкой иррадиацией на север, чему способствовала жизненная форма однолетника. Входит в комплекс псаммоэфемеретума. В миоцен-плиоцене — элемент саванноидного палеокомплекса.

*Scirpus melanospermus* C. A. Mey. Растет в долинах Днепра, Северского Донца, Оскола. Редкое растение, приуроченное к влажным заиленным пескам. Понтическо-туранский вид, входящий в комплекс псаммоэфемеретума. Систематически близок к предыдущему виду и является результатом морфологической и экологической дифференциации, которая происходила на аллювиях древних рек Понто-Каспийского бассейна.

*Scirpus setaceus* L. Маленький однолетник, изредка встречающийся на Украине на сырых песчаных берегах. Ареал древнесредиземноморский. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид. В миоцен-плиоцене, видимо, был связан с гидрофильным вариантом саванноидного палеокомплекса.

Род *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla. Включает в себя до 10 видов, распространенных в теплоумеренных областях обоих полушарий. Род древний, угасающий, где видообразовательные процессы выражены слабо.

*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla. Обычный вид в лесостепных и особенно в степных районах Украины и Молдовы, где приурочен к засоленным иловато-песчаным почвам. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в гидрофильный приморский комплекс, с которым связан преемственно.

*Bolboschoenus planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor. Часто растет на минеральных болотах и заболоченных местах в подах степной зоны Украины. Ареал восточно-древнесредиземноморский. Входит в комплекс подового эфемеретума. В миоцен-плиоцене — элемент саванноидного палеокомплекса.

Род *Holoschoenus* Link. Олиготипный род, виды которого распространены преимущественно в Северном полушарии. Как и

предыдущий, древний, угасающий. Сохранению немногих видов способствовала гигрофильная среда.

*Holoschoenus vulgaris* Link. Растет на засоленных почвах в основном в степных районах Украины и Молдовы, реже в Лесостепи и Полесье. Ареал западно-древнесредиземноморский. Входит в половый эфемеретум. В миоцен-плиоцене был связан с саванноидным палеокомплексом.

Род *Blysmus* Panz. Олиготипный, с несколькими видами, распространенными в Северном полушарии.

*Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link. Отмечен на торфянистых лугах и по окраинам болот, на всей территории, чаще в Полесье. К югу становится редким. Европейско-западнодревнесредиземноморский вид, входящий в комплекс псаммоэфемеретума. Экогенетически связан с влажными песками и илами.

Род *Eriophorum* L. Включает в себя 20 видов, распространенных в холодных и теплоумеренных областях Северного полушария. Несколько особенностей отличает его от большинства других родов семейства. Прежде всего, он представляет собой глубоко бореализированное образование арктотретичной флоры. Экологическая и систематическая дифференциация рода проходила в горных интразональных условиях. Анцестральные криофильные формы были связаны с мочажинами разной степени трофности. При этом формообразовательный процесс охватывал обширные территории Азии и Северной Америки, которые соединялись через Берингийский мост суши, включая и нынешнюю Юго-Восточную Азию, где сохранились самые архаичные формы. Распад термофильных зональных комплексов арктотретичной флоры вследствие прогрессирующего охлаждения Полярного бассейна обусловил экспансию криофильно-гидрофильных по своей природе видов пушиц на обширные равнины Евразии и Северной Америки. Этому в немалой степени, кроме причин климатического порядка, способствовал новый тип почвообразования в болотных условиях, благоприятствовавший проявлению преадаптационных возможностей видов этого рода.

*Eriophorum gracile* Koch. Встречается чаще в Полесье и реже в Лесостепи на травяно-моховых переходных и низинных болотах, иногда на сильно заболоченных лугах. Бореальный вид, входящий в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

*Eriophorum latifolium* Hoppe. Распространен в Полесье и реже в Лесостепи на осоково-гипновых и сфагновых низинных и переходных болотах и редко — в лесостепных районах. В Молдове отмечен в Кодрах на заболоченных лугах. Бореальный европейский вид, входящий в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

*Eriophorum polystachyon* L. Растет на переходных болотах в Полесье и реже в Лесостепи. Арктическо-бореальный циркумполярный вид, входящий в олигомезотрофный травяно-мохово-кустарничковый комплекс.

*Eriophorum vaginatum* L. Еще более олиготрофный вид, приуроченный в Полесье и северной Лесостепи почти исключительно к переходным и олиготрофным сфагновым болотам. Ареал арктическо-бореальный циркумполярный. Входит в олигомезотрофный травяно-мохово-кустарничковый комплекс.

Род *Eleocharis* A. Br. Включает в себя до 200 видов, распространенных в обоих полушариях. Основная экологическая линия развития — гигрофильная. Род палеотропический. Формирование и систематическая дифференциация связаны с литоралями палеоген-неогеновой гидрографической сети. Каждый раз очередная перестройка последней сопровождалась вспышкой видообразовательных процессов. Можно полагать, что палеоген-неогеновые формы были более высокорослые. Диминизация произошла в плиоцен-плейстоцене и затронула в основном более или менее бореализированных представителей. Однако какая-то часть форм в областях с аридными или близкими к ним условиями исходно представляла собой невысокие растения, на гигрофильную природу которых накладывались черты ксерофилии.

*Eleocharis quinqueflora* (Hartm.) O. Schwarz. Редкий вид, sporadически встречающийся почти на всей территории. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Eleocharis czernjaevii* Zoz. Близкий к предыдущему вид, описанный из Левобережной Лесостепи Украины. Ареал неясный, предположительно восточно-европейский эндем. Элемент гигрофильного высокотравья.

*Eleocharis parvula* (Roem. et Schult.) Bluff, Nees et Schauer. Растет на влажных солончаках в полосе литорали по берегам Черного и Азовского морей, зал. Сиваш. Ареал условно космополитный (плюрирегиональный). Входит в приморский гидрофильный комплекс. Очевидно, древний вид, экогенетически связанный с побережьями Тетиса. Дифференцирован на подвиды. У нас встречается *E. parvula* subsp. *oppermannii* Zoz, описанный из окрестностей г. Николаева.

*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. Широко распространен на всей территории, чаще по берегам рек и ручьев, прудов и водохранилищ. Ареал вида примечательный — евразийско-североамериканский на голарктико-древнесредиземноморской основе, несомненно, вторичный, сокращающийся. Входит в комплекс псаммоэфемеретума.

*Eleocharis carniolica* Koch. Редкое растение, отмеченное в Житомирской области, где встречается на заболоченных лугах. Среднеевропейско-западноевропейский вид, входящий в лесолуговой мезогигрофильный комплекс.

*Eleocharis ovata* (Roth) Roem. et Schult. Часто встречается в Украинском Полесье, реже в Лесостепи. Растет на влажных песчаных местах. Вид с разорванным голарктико-древнесредиземноморским ареалом. Входит в комплекс псаммоэфемеретума.

*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. Отмечен на всей территории на влажных местах, чаще по берегам рек и других водоемов в составе разных травянистых группировок. Активный вид. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в гидрофильное высокотравье, с которым связан преемственно через исходный палеокомплекс.

*Eleocharis oxystachys* Sakalo ex M. Pop. По экологии и фитоценологии близок к предыдущему. Днепровский эндем, входящий в гидрофильное высокотравье.

*Eleocharis mitracarpa* Steud. Растет в понижениях на аренах нижнего Днестра от г. Запорожья до г. Херсона. Понтическо-туранский вид, связанный с комплексом гидрофильного высокотравья.

*Eleocharis carinata* Sakalo. Рассеян по всей территории на травянисто-моховых болотах и заболоченных лугах. Ареал предположительно восточноевропейский. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья.

*Eleocharis uniglumis* (Link) Schult. Растет на влажных солончаковых или слегка засоленных лугах всей территории. Ареал древнесредиземноморский. Входит в комплекс подового эфемеретума. В миоцен-плиocene был связан с гидрофильным вариантом саванноидного палеокомплекса.

*Eleocharis sareptana* Zinserl. Редкое растение, отмеченное на влажных солончаковых лугах в Харьковской и Сумской областях. Европейско-восточно-древнесредиземноморский вид, входящий в комплекс подового эфемеретума. Экогенетически связан с экотопами внутриматерикового засоления.

*Eleocharis zinserlingii* Zoz. Встречается в пойме Хорола (Левобережная Лесостепь Украины). В. И. Кречетович [115] отмечает, что данный вид экологически связан с крайним типом засоления — мокрыми хлоридно-сульфатными солончаками. Очевидно, эндем бассейна Днестра. По-видимому, связан с подовым эфемеретумом.

*Eleocharis klingeи* (Meinsh.) B. Fedtsch. Растет на слегка солончаковых влажных лугах в пойме Уда в Полтавской области. Понтическо-туранский вид, входящий в подовый эфемеретум.

*Eleocharis scythica* Zinserl. Встречается рассеянно в Степи и Лесостепи в подах, по берегам рек и прудов на слегка засоленных почвах. Ареал понтическо-туранский. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Eleocharis oxylepis* (Meinsh.) B. Fedtsch. Очень редкий вид в Степи, где приурочен к влажным солонцам и солончакам на болотистых лугах и по берегам рек и ручьев разных водоемов. Ареал понтическо-туранский. Входит в подовый эфемеретум.

*Eleocharis macrocarpa* Zoz. Растет в степных подах в заповеднике «Аскания-Нова» на юге Украины. Очевидно, приазовско-донецкий эндем. Элемент подового эфемеретума.

Род *Fimbristylis* Vahl. Преимущественно тропический и около-тропический, включающий в себя до 300 видов, в основном гигрофильных.

*Fimbristylis dichotoma* (L.) Vahl. Невысокий однолетник, растущий на влажных нижнеднепровских песках. Вид с условно космополитным ареалом. Входит в комплекс псаммоэфемеретума, с которым связан преемственно.

Род *Cyperus* L. Включает в себя до 300 видов, распространенных в тропических и околотропических областях обоих полушарий, экогенетически связанных с влажными песками.

*Cyperus glomeratus* L. Растет в Молдове и степной Украине по берегам рек. Ареал древнесредиземноморский, очевидно, усложненный последующим расселением. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, с которым связан преемственно.

*Cyperus glabra* L. Редкий вид, встречающийся на песчаных и заиленных берегах пойменных водоемов Днепра, Днестра и Северского Донца. Ареал западнодревнесредиземноморский с распространением в тропическую Африку. Входит в комплекс псаммоэфемеретума. Ранее, очевидно, был связан с гигрофильным вариантом саванноидного палеокомплекса.

*Cyperus fuscus* L. Самый распространенный на всей территории вид, растущий по влажным берегам рек и прудов. Ареал голарктический на древнесредиземноморской основе. Входит в комплекс псаммоэфемеретума. В миоцен-плиocene на территории нынешнего Причерноморья был, по-видимому, элементом саванноидного палеокомплекса.

Род *Juncellus* (Grieseb.) Clarke. Включает в себя до 10 видов, распространенных по всему земному шару.

*Juncellus serotinus* (Rottb.) Clarke. Встречается в плавнях Днепра, где растет по заболоченным местам. Ареал древнесредиземноморский. Входит в гигрофильное высокотравье, с которым через исходный палеокомплекс, по-видимому, связан преемственно.

*Juncellus pannonicus* (Jacq.) Clarke. Обычен в приморской полосе, где растет на влажных часто засоленных местах преимущественно с песчаными почвами. Ареал древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

Род *Pycneus* Beauv. Тропический по распространению, включающий в себя до 70 видов.

*Pycneus flavescens* (L.) Reichb. Растет спорадически по всей территории по пониженным местам с песчаными почвами. Ареал условно космополитный, что связано с жизненной формой однолетника и экогенетическими связями с песчаными субстратами. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Dichostylis micheliana* (L.) Nees. Распространен на влажных песках и илах в поймах Днепра, Десны и немногих других рек. Ареал древнесредиземноморский с широким распространением в северные районы. Входит в комплекс псаммоэфемеретума, с которым, по-видимому, связан преемственно.

Род *Mariscus* Vahl. Включает в себя около 200 видов с тропическим и околотропическим распространением.

*Mariscus hamulosus* (Bieb.) Egor. Встречается почти на всей территории на влажных песках. Ареал западно-древнесредиземноморский с последующим распространением в северные области. Входит в комплекс псаммоэфемеретума. Систематическое положение, как и предыдущего вида, не совсем ясное [66].

Род *Cladium* R. Br. Включает в себя до 10 видов, распространенных по всему земному шару.

*Cladium mariscus* (L.) Pohl. Редко встречается на обводненных местах литоральной полосы Черного и Азовского морей в составе галофильных болот. Приводится для Волынской и Западной Лесостепи, Малого Полесья, где приурочен к сильно минерализованным («алкалитрофным») участкам болотных массивов, исчезает вследствие их осушения. Ареал западно-древнесредиземноморский. Входит в состав приморского гидрофильного флороценогенетического комплекса и может служить своеобразной эмблемой последнего.

Этот вид, как и род в целом, экогенетически связан с литоралью Тетиса. Проникновение и расселение во внутриконтинентальные районы связано с наличием особых фациальных условий, адекватных или близких приморским гидроэкотопам.

Род *Schoenus* L. Довольно обширный, включающий в себя до 100 видов, распространенных в теплоумеренных областях, но больше в Австралии.

*Schoenus nigricans* L. Распространен на сырых лужайках с засоленными почвами в Молдове и юге Украины. Встречается чаще по литоралиям морей и в поймах рек. Иногда доминирует. Вид с условно космополитным ареалом. Входит в приморский гидрофильный комплекс.

*Schoenus ferrugineus* L. Растет на торфяных евтрофных болотах в составе травянистых и травяно-моховых группировок в Украинском полесье и северной полосе Лесостепи. Горно-равнинный среднеевропейско-западноевропейский вид, входящий в травяно-моховой мезогигрофильный флороценогенетический комплекс.

Род *Rhynchospora* Vahl. Многочисленный, до 200 видов, род распространен преимущественно в тропических и субтропических областях Нового Света.

*Rhynchospora alba* (L.) Vahl. Обычен в Полесье. Вид широкой экологии. Растет на болотах всех типов питания [90]. Экогенетически, однако, связан с олигомезотрофными субстратами. Ареал циркумбореальный. Входит в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный флороценогенетический комплекс. Типичный бореальный вид, сохраняющий связи с палеотропической флорой, на что указывают некоторые анатомические признаки [28].

Род *Carex* L. Самый большой род в семействе. Включает в себя около 1500 видов, распространенных преимущественно в умеренных и холодных областях обоих полушарий. В составе рассмат-

риваемого нами экологического комплекса отмечено около 40 видов. В ходе экологической эволюции виды рода адаптировались к широкому спектру факторов среды и ценотической обстановки. Нельзя не обратить внимание на экологическую специализацию отдельных секций рода по отношению к влажности.

*Carex pauciflora* Lightf. Редко встречается в Полесье на глубоководных верховых и переходных травяно-сфагновых болотах.

Ареал арктическо-бореальный. Входит в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный флороценогенетический комплекс.

#### Секция *Carex*

*Carex hirta* L. Обычен по всей территории в составе травянистых группировок на влажных лугах, по берегам рек и озер, окраинам болот и на подсушенных участках торфяников. Изредка встречается на сухих песках. Экогенетически связан с влажными песками и супесями. Ареал европейско-западнодревнесредиземноморский. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс. В миоцен-плиocene был, очевидно, связан с прерийным палеокомплексом, где был элементом пионерных группировок галерейных лесов.

*Carex atherodes* Spreng. Изредка встречается в степных и лесостепных районах на влажных лугах, около ключей с высокой минерализацией, с которыми, видимо, связан экогенетически. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в гигрофильное высокотравье, которым еще окончательно не ассимилирован.

#### Секция *Paludosae* Fries ex Kük.

Одна из относительно богатых по числу гигрофильных видов, которые примечательны ареагенетическими и флороценогенетическими связями.

*Carex riparia* Curt. Встречается почти на всей территории, кроме крайнего юга степной зоны. Отмечен в составе различных группировок. Часто растет в черноольховых лесах, где нередко доминирует в травяном покрове. Ареал евразийско-западнодревнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в состав альнетального флороценогенетического комплекса, с которым через гигрофильный вариант третичных долинных лесов связан преемственно.

*Carex melanostachya* Bieb. ex Willd. Встречается почти исключительно в степной зоне и южной полосе Лесостепи по подам и западинкам, заболоченным пойменным лугам, где нередко доминирует. Предпочитает слегка засоленные почвы. Понтическо-туранский вид, входящий в комплекс подового эфемеретума. В миоцен-плиocene был, очевидно, компонентом гигрофильного варианта саванноидного палеокомплекса.



*Carex acutiformis Ehrh.* Встречается на всей территории, чаще в Полесье и Лесостепи. Большинство местонахождений связаны с черноольшаниками. Растет также на открытых травяных болотах, возникших на месте сведенных лесов. Активный вид. Ареал в общем европейско-древнесредиземноморский, усложненный новейшим расселением в более северные и восточные районы Евразии. В миоцене — несомненный элемент третичных долинных лесов, после редукции которых был ассимилирован альнетальным комплексом.

*Carex lasiocarpa Ehrh.* Растет в Полесье и несколько реже в Лесостепи на травяно-гипновых и травяно-сфагновых болотах, иногда в заболоченных лесах. Заходит в степные районы. Активный вид. Ареал циркумбореальный. Связан с травяно-моховым мезогигрофильным комплексом.

Секция *Pseudocypereae Tuckerm. ex Kük.*

*Carex pseudocyperus L.* Очень оригинальная осока. Встречается на всей территории, чаще в Полесье и Лесостепи, в черноольшаниках и на послелесных травяных болотах. Ареал голарктико-древнесредиземноморский, сильно разорванный и совпадает с ареалом анцестральной формы ольхи систематического рода *Glutinosae*. Входит в альнетальный комплекс, в наиболее древнее ядро видов.

Секция *Vesicariae Fries. ex Rouy*

Довольно многочисленная, экологически разнородная секция.

*Carex rostrata Skokes.* Встречается в основном в Полесье и Лесостепи на травяно-моховых мезотрофных и евтрофных болотах, иногда на лесных. Ареал циркумбореальный, с широким распространением к югу. Отдельные местонахождения отмечены на Кавказе. Входит в травяно-моховой комплекс.

*Carex vesicaria L.* Встречается в Полесье и Лесостепи, реже в степных районах. Растет на черноольховых болотах, послелесных заболоченных лугах. Ареал евразийско-западно-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в альнетальный комплекс. Вид несколько бореализирован. По-видимому, прежде был связан с каким-то разрушенным лесолуговым гигрофильным палеокомплексом.

Секция *Maximae (Aschers.) Kük.*

*Carex pendula Huds.* Отмечен в Молдове в лесных районах, где растет на влажных местах и в тенистых ущельях. Ареал европейско-западнодревнесредиземноморский. Входит в гигрофильный вариант неморального макрокомплекса. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами. Вид явно реликтовый, непосредственно связанный с полтавской флорой.

*Carex vaginata Tausch.* Изредка встречается в Полесье в составе разных группировок. Фитоценотически в общем индифферентный вид, несколько тяготеющий к сырым ельникам. Ареал

арктическо-бореальный циркумполярный. Предположительно может быть отнесен к травяно-мохово-кустарничковому олигомезотрофному комплексу. Представляет собой, по-видимому, позднелиценное или даже плейстоценное включение.

*Carex panicea* L. Растет в Полесье по окраинам болот и на слегка подсушенных участках торфяников, заболоченных лугах. Довольно обычен в северной полосе Лесостепи; к югу становится редким. Активный вид с европейско-древнесредиземноморским ареалом. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс; в плейцене, по-видимому, был компонентом прерийного палеокомплекса. Поглощается травяно-моховым комплексом.

Секция *Secalinae* (O. Lang.) Kük.

Довольно своеобразная по экологии и фитоценологии секция, виды которой экогенетически связаны с различными экотопами внутриматерикового засоления.

*Carex hordeistichos* Vill. Редкий в Лесостепи и Степи вид, приуроченный к «висячим» родниковым болотам с высокой минерализацией вод. Ареал европейско-западно-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, в котором однако занимает особые экологические позиции.

*Carex secalina* Wohl. Редкий степной и лесостепной вид, растущий на влажных слегка засоленных лугах, у берегов и вдоль родников на Правобережье Украины. Ареал европейско-азиатско-древнесредиземноморский на гларктической основе. Предположительно может быть отнесен к комплексу подового эфемеретума.

Секция *Distanthes* (O. Lang.) Rouy

*Carex distans* L. Отмечен на всей территории, преимущественно в степных районах и в Лесостепи Украины на влажных засоленных лугах. Ареал европейско-западнодревнесредиземноморский. Входит в подовый эфемеретум.

*Carex diluta* Bieb. Встречается преимущественно в степных и лесостепных районах на влажных засоленных лугах. Понтическо-туранский вид, входящий в подовый эфемеретум. Исходным палеокомплексом двух рассмотренных видов, скорее всего, может быть саванноидный.

*Carex extensa* Good. Довольно обычный, хотя и нечасто встречающийся вид. По побережьям Черного и Азовского морей, растет на влажных песках. Отмечен также в Молдове. Ареал очень своеобразный, в общем европейско-западнодревнесредиземноморский, однако приуроченный почти исключительно к литоралим морских бассейнов. Входит в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс.

Секция *Flavae* (Carey) Christ

*Carex hostiana* DC. Несколько изолированных местонахождений на Правобережье Украины в Волынской Лесостепи и в Укра-

инском Полесье, где растет на травяно-моховых болотах. Одно из обнаруженных нами совместно с Е. М. Брадис — Ивачковское болото южнее г. Ровно по типу питания, согласно классификации Д. К. Зерова [71], может быть отнесено к алкалитрофным. Ю. Е. Алексеев [5], проанализировавший распространение этого вида на нашей территории, считает его амфиатлантическим. Экогенетически связан с карбонатным засолением. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, где занимает специфические экониши.

*Carex flava* L. Встречается преимущественно в Полесье и в северной полосе Лесостепи, где растет на болотах и торфянистых лугах. Активный вид. Ареал циркуматлантический (в широком понимании). Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс. В плиocene был, очевидно, связан с гигрофильным вариантом прерийного палеокомплекса.

*Carex serotina* Merat. Довольно обычный вид в Полесье и Лесостепи, где растет на травяных болотах, реже на влажных песках. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В плиocene — элемент прерийного палеокомплекса.

Секция *Limosae* Tuckerm. ex Kük.

*Carex limosa* L. Вид широкой по трофности экологии, встречающийся на всех типах болот, преимущественно на травяных и травяно-моховых. Предпочитает глубоководные избыточно увлажненные болота в Полесье и северной Лесостепи. Ареал циркумбореальный. Входит в травяно-мохово-кустарничковый олиго-мезотрофный комплекс.

Секция *Atratae* Fries ex Pax.

Включает в себя горно-равнинные, преимущественно гигрофильные по экологии виды.

*Carex hartmanii* Cajand. Редкий вид в Полесье и Лесостепи, растет на заболоченных лугах и в зарослях кустарников. Ареал европейско-западно-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. Очевидно, был связан с гигрофильным вариантом прерийного палеокомплекса.

*Carex buxbaumii* Wahl. Очень редок в Полесье на заболоченных лугах и подсушенных участках болот. Ареал циркумбореальный. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья и представляет собой позднеплиоценовое или плейстоценовое включение.

Секция *Acutae* (Carey) Christ

Довольно многочисленная гигрофильная секция, широко представленная в нашей флоре.

*Carex acuta* L. Встречается почти на всей территории, чаще в Полесье и Лесостепи на заболоченных лугах и травяных боло-

тах, по берегам рек. Нередко доминирует. Евразийский бореальный вид, входящий в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Carex nigra* (L.) Reichard. Распространен в Полесье и Лесостепи. Активный вид на сырых лугах, окраинах болот и подсушенных участках торфяников. Ареал условно циркуматлантический. Входит в мезогигрофильный лесолуговой комплекс.

*Carex juncella* (Fries) Th. Fries. Встречается в Полесье на травяно-моховых и травяных болотах. Ареал среднеевропейский. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

*Carex buekii* Wimm. Редкий вид, известный из немногих местонахождений Украины. Растет на травяных болотах с высокой минерализацией торфа. Ареал европейско-западнодревнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Carex elata* All. Растет в Полесье и Лесостепи на травяно-моховых болотах. Среднеевропейский вид, входящий в травяно-моховой мезогигрофильный флороценогенетический комплекс.

*Carex omskiana* Meinsch. Крупная осока, распространена в Полесье и Лесостепи на переходных и низинных травяно-моховых и травяных болотах. Нередко доминирует. Европейско-сибирский бореальный вид, входящий в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

*Carex caespitosa* L. Встречается в Полесье и Лесостепи на травяных и травяно-моховых болотах, в редколесьях и черноольшаниках. Активный вид с евразийско-западно-древнесредиземноморским ареалом на голарктической основе. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс. Исходно связан с каким-то полностью разрушенным палеокомплексом гигрофильного облика.

#### Секция *Paniculatae* (Carey) Christ

*Carex paniculata* L. Распространен в Полесье и Лесостепи на травяно-моховых болотах евтрофного питания. Ареал европейский бореальный. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс. Экогенетически связан с «висячими» родниковыми болотами. Эти связи, впрочем, лучше просматриваются в более северных районах, например, в Швеции, где вид на склоновых болотах часто образует огромные живописные кочки.

*Carex appropinquata* Schum. Довольно активный вид, распространенный в Полесье и Лесостепи на черноольховых болотах и послелесных заболоченных лугах. Реже растет на травяных евтрофных болотах. Ареал евразийский бореальный. Ассимилирован альнетальным комплексом. Экогенетически связан с текущими и выклинивающимися водами. Эта осока встречается на Кавказе, что М. Г. Попов [168] связывает с плейстоценом.

*Carex diandra* Schrank. Растет в Полесье и несколько реже в Лесостепи на осоково-гипновых и травяных болотах, где иногда доминирует. Заходит в степную зону. Ареал голарктико-палеотропический. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

Секция *Vulpinae* (Carey) Christ

*Carex vulpina* L. Встречается почти на всей территории, однако активность проявляет в Полесье и северной полосе Лесостепи, где растет на травяных болотах и заболоченных лугах. Ареал европейско-древнесредиземноморский с широким распространением на северо-восток. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Carex otrubae* Podp. Отмечен в степных районах на влажных слегка засоленных местах в составе травянистых ценозов. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

Секция *Hollarhenae* (Doll) Pax

*Carex disticha* Huds. Распространен на всей территории, чаще в Полесье и северной полосе Лесостепи, где приурочен к заболоченным лугам. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В плиocene был компонентом гигрофильного варианта прерийного палеокомплекса.

Секция *Vigneae*

*Carex brizoides* L. Довольно примечательная осока, ограниченная в распространении на нашей территории Правобережьем Днепра, где растет во влажных лиственных лесах, преимущественно в Полесье. Активный вид со средневропейским ареалом. Входит в альнетальный комплекс, хотя, очевидно, экогенетически связан с сырыми неаллювиальными песками. В плиocene входил в прерийный или какой-то физиономически близкий, полностью разрушенный палеокомплекс.

Секция *Divisae* Christ et Kük.

*Carex divisa* Huds. Распространение ограничивается приморской полосой Черного моря и зал. Сиваш, где он растет на влажных засоленных местах. Входит в приморский гидрофильный комплекс, анцестральная форма, скорее всего, связана с побережьями Тетиса. Специфическая экогенетическая природа вида — морские литорали обеспечили широкое, почти космополитное распространение.

*Carex chordorrhiza* Ehrh. Встречается на переходных и низинных травяно-моховых болотах Полесья и северной полосы Лесостепи. Арктическо-бореальный вид, входящий в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный комплекс. В составе флоры представляет собой сравнительно недавнее позднеплиоценовое или даже раннеплейстоценовое включение.

Секция *Remotae* (Aschers.) Clarke

*Carex remota* L. Растет в тенистых лесах на влажной богатой почве близ родников и выклинивающихся вод в Полесье и Лесостепи.

степи. Ареал средневропейский с широкой иррадиацией к востоку и югу. Входит в альнетальный комплекс.

Секция *Cyperoideae*

*Carex bohemica* Schreb. Очень редкая примечательная осока, встречающаяся по песчаным и иловатым берегам в пойме Днестра. Реликтовый евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Элемент псаммофитизма. Очевидно, входил в какой-то разрушенный, скорее псаммофильный палеокомплекс.

Секция *Stellulatae* (Carey) Christ

*Carex echinata* Murr. Встречается в Полесье и прилегающей полосе Лесостепи. Растет на торфянистых и заболоченных лугах, по окраинам травяно-моховых болот, в редколесьях. Циркуматлантический (в широком смысле) вид, входящий в лесолуговой мезогигрофильный комплекс.

Секция *Dioicae* (Tuckerm.) Pax

*Carex dioica* L. Распространен в Полесье и северной Лесостепи. Растет на переходных и низинных осоково-гипновом болотах. Из-за осушения болот редкое сейчас растение. Арктическо-бореальный вид, входящий в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный комплекс.

*Carex davalliana* Smith. Редкий вид на болотах Украинского Полесья и Волынской Лесостепи. Растет на низинных травяно-моховых сильно минерализованных болотах. Ареал европейско-средиземноморско-атлантический. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

Секция *Canescentes* (Fries) Christ.

Гигрофильная, представленная на исследуемой территории несколькими видами.

*Carex elongata* L. Распространение ограничивается почти исключительно Полесьем и Лесостепью, где растет в черноольховых болотистых лесах, реже на послелесных болотах, где нередко доминирует. Один из немногих видов, сохраняющий высокую «верность» черноольшаникам. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в альнетальный комплекс. В миоцен-плиоцене был связан с влажным вариантом долинных третичных лесов, простирающихся до Тихого океана.

*Carex hylaea* V Krecz. Встречается в Полесье и Лесостепи во влажных типах лиственных лесов, преимущественно в черноольшаниках. Ареал восточно-европейский. Входит в альнетальный комплекс. Связан с восточноевропейской флорой и для комплекса является новообразованием.

*Carex cinerea* Poll. Растет в Полесье и северной полосе Лесостепи в заболоченных лесах и на сырых лугах. Ареал условно биполярный, однако первоначально очевидно циркумбореальный с последующим плиоцен-плейстоценовым расселением. Входит в мезо-

гигрофильный лесолуговой комплекс, с которым связан через прерийный палеокомплекс.

*Carex heleonastes* Ehrh. Очень редкий вид, встречающийся на переходных и низинных травяно-моховых болотах Правобережного Полесья. Ареал циркумбореальный. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный флорогенетический комплекс.

### *Araceae* Juss.

Довольно многочисленное семейство, включающее в себя 110 родов и до 2 тыс. видов, преимущественно распространенных в тропических и субтропических районах.

*Calla palustris* L. Встречается в Полесье и Лесостепи и редко в Степи, преимущественно на лесных евтрофных болотах по элементам внутриболотной гидрографической сети. Нередко доминирует, хотя в отдельных районах численность вида из-за осушительных мелиораций и заготовок снижена. Ареал голарктико-древнесредиземноморский, очень разорванный, что указывает на его древность. Входит в альнетальный комплекс. В миоцене входил в состав заболоченных долинных лесов. Экогенетически связан с мочажинами.

### *Lemnaceae* S. F. Gray

Небольшое гигрофильное семейство, включающее в себя 6 родов и около 25 видов. Как отмечает А. Л. Тахтаджян [213], в результате далеко зашедшей гидрофильной эволюции его представители достигли крайней степени упрощения и морфологически полностью деградировали. Цветение наблюдается крайне редко. Это настоящие пигмеи в царстве цветковых. В нашей флоре 5 видов, относящихся к сборному пресноводному гидрофильному флорогенетическому комплексу.

Энглер [253], а затем современные авторы [213] филогенетически выводят рясковые из ароидных. Связующим звеном между ними может быть род *Pistia* L., иногда выделяемый в отдельное семейство.

Б. А. Быков связывал с эпифитными формами влажных тропических лесов происхождение рясковых. Отсюда один шаг до освоения непосредственно водной среды. Обусловлено это было самим развитием физико-географических условий, «давлением» жизни и несомненно биологическими особенностями первичных форм рясковых. Действительно, в природе часты случаи, когда типичные гигрофиты переходят в водную среду [223]. Исходя из первичной жизненной формы аэрогидрофитов, с экологической точки зрения, водная поверхность для рясок в известных пределах может считаться адекватной. Переход из одной среды в другую достигается за счет преадаптационных возможностей видов,

которые реализуются в ходе перестройки физико-географической среды.

С. И. Ростовцев [179] предполагает, что они остановились в эмбриональном развитии, т. е. здесь мы имеем дело с явлением неотении, которая совершалась в определенных экологических каналах.

Род *Lemna* L. *Lemna gibba* L. Встречается спорадически на всей территории в водоемах разных типов. И. К. Пачоский [155] находил ее на солонцеватых болотах в Херсонской области. Ареал почти космополитный.

*Lemna minor* L. Широко распространен по всей исследуемой территории. В водоемах часто сплошь покрывает водную поверхность. Ареал этого вида и всех остальных рассматриваемого семейства — голарктико-палеотропический.

*Lemna trisulca* L. В отличие от предыдущих видов, погруженное в воду растение; часто развивается в массе, образуя подобие подводных «лугов». Встречается в водоемах почти всех типов.

Род *Spirodela* Schleid. *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. Встречается на всей территории в стоячих и слабо проточных водоемах.

Род *Wolffia* Horkel et Schleid. До 15 видов рода распространены в тропических и околотропических районах.

*Wolffia arrhiza* (L.) Wimm. Довольно редкое растение в водоемах Лесостепи. Самый бореализированный представитель рода.

### *Liliaceae* Juss.

Обширное семейство, включающее в себя 170 родов и более 2,5 тыс. видов, распространенных преимущественно в умеренных и субтропических областях. Хотя семейство и обладает разнообразием форм, приспособленных к жизни в самых различных условиях среды, гигрофильная линия выражена слабо.

*Tofieldia calyculata* (L.) Wahl. Редкое растение, распространенное в полесских районах Украины и Белоруссии на увлажненных местах в составе травянистых группировок. Среднеевропейский вид, входящий в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс. Представляет собой сравнительно недавнее позднеплиоценовое включение.

*Veratrum lobelianum* Bernh. Встречается в основном в Полесье и северной полосе Лесостепи. Растет в составе разнообразных травянистых группировок на влажных и заболоченных местах, иногда в редколесьях. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, где представляет один из характерных компонентов.



### *Iridaceae Juss.*

Включает в себя 70 родов и до 1500 видов с наибольшим систематическим разнообразием в Африке. Гигрофильная линия выражена слабо.

Род *Iris L. Iris pseudacorus L.* Встречается на всей территории, чаще в Полесье и Лесостепи. По долинам рек заходит в степные районы. Растет на лесных болотах, где приурочен к элементам внутренней гидрографической сети. Распространен также и на послелесных травяных болотах, в поймах малых рек. Нередко доминирует, образуя во время цветения красочный аспект. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в альнетальный комплекс, где образует характерную синузию крупнотравья, по-видимому, унаследованную от влажных долинных третичных лесов.

*Iris sibirica L.* Растет в Полесье и в Лесостепи на влажных лугах и в зарослях кустарников. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс. В плиоцене — элемент влажного варианта прерийного палеокомплекса.

Род *Gladiolus L. Gladiolus imbricatus L.* Встречается почти на всей территории на влажных и заболоченных лугах. Средне-европейский вид, входящий в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Gladiolus palustris Gaudin.* Редкий вид, отмечавшийся на болотистых лугах в Новгород-Северском районе Черниговской области. Исходный ареал предположительно атлантический, позднее сокращенный до центральноевропейского. С долей вероятности может быть отнесен к комплексу гигрофильного высокотравья. В плиоцене этот и предыдущий виды очевидно были связаны с гигрофильным вариантом прерийного палеокомплекса:

### *Typhaceae Juss.*

Небольшое, филогенетически обособленное гигрофильное семейство, с единственным родом *Typha L.* Экогенетически виды связаны с побережьями рек и озер и различными внутренними пресноводными водоемами с разной степенью минерализации. Другие местообитания — ручьи и солоноватоводные водоемы, временные водотоки в горах, следует рассматривать как вторичные, обусловленные процессом экологической иррадиации вследствие развития физико-географической среды. Рогозы — мощные, в большинстве высокие травы, с сильно развитой корневой системой, образующей собственный подземный слой. Род на четкой палеотропической основе. Виды рода *Typha L.* распространены в основном в умеренных и околоэкваториальных областях Голарктики. Род насчитывает несколько десятков видов. В составе на-

шей флоры отмечено 10 видов, которые относятся к флороцено-генетическому комплексу гидрофильного высокотравья.

Современных систематических обработок рода нет. Работы Кронфельда [260] и Гребнера [255] в значительной мере устарели, хотя и не потеряли своего значения. Обработка Т. Г. Леоновой [130] касается только рогозов европейской части СССР. Следует отметить, что она не признала видов, описанных Е. Г. Победимовой [160, 161], а также В. М. Клоковым и А. Н. Красновой [95].

Гидрофильный род *Typha* имеет довольно четкие тропические корни и известен из мела. Тогда же началась и экологическая экспансия рода, когда его представители освоили широкий набор экотопов на литоралях пресноводных и солоноватоводных континентальных водоемов. По А. Н. Красновой [111], эволюционно более продвинутой в роде может быть секция *Typha*, оформившаяся, очевидно, на границе палеогена в связи с перестройкой общего систематического состава флоры Северного полушария. Секция эта была менее термофильной и более адаптированной к начавшемуся процессу бореализации и континентализации природных условий вследствие изоляции Полярного бассейна. Секция *Bracteolatae Graebner* более архаичная и термофильная.

#### Секция *Typha*

*Typha latifolia* L. Растет на всей территории. Очень активный вид. Ареал почти космополитный.

*Typha sibirica Krasnova*. Встречается на Левобережье Украины по заболоченным берегам рек. Ареал евразийско-древнесредиземноморский.

*Typha laxmannii Lepech*. Редкий вид в степной зоне. Растет в полосе контакта пресных и соленых вод в дельте Днепра, на что указывалось еще И. К. Пачоским [155]. Часто образует густые заросли. Ареал в основном древнесредиземноморский с последующими иррадиациями.

*Typha zerovii Klok. fil. et Krasnova*. Растет на юго-западе степной зоны в Одесской и Николаевской областях и в Молдове. Ареал западно-причерноморский.

*Typha caspica Pobed*. Единственное местонахождение на нашей территории — у с. Амвросиевка Донецкой области в пойме Деркула. Ареал понтическо-туранский. Явно реликтовый вид, связывающий нашу флору с древней редуцированной гидрофильной флорой северного побережья Тетиса.

#### Секция *Bracteolatae Graebn.*

*Typha angustifolia* L. Высокое растение, широко распространенное в водоемах по всей территории. Активный вид. Ареал европейский.

*Typha foveolata Pobed*. Распространен в степных и лесостепных районах по берегам рек и лиманов. Причерноморско-каспийский вид. Реликт понтическо-туранской гидрофильной флоры.

*Typha pontica* Klok. fil. et Krasnova. Отмечен на засоленных берегах лиманов по побережьям Черного и Азовского морей. Восточно-причерноморско-каспийский вид, непосредственно связанный с понтическо-туранской флорой.

*Typha australis* Schum. et Thonn. Растет на всей территории в водоемах разных типов. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

*Typha grossheimii* Pobed. Встречается в Килийской дельте Дуная. Восточно-причерноморско-каспийский вид. Экогенетически связан с сильно минерализованными внутриконтинентальными водоемами.

*Typha minima* Funk. Растет в Килийской дельте Дуная. Восточно-древнесредиземноморский вид, заходящий в Каспийскую область.

### *Sparganiaceae Rudolphi*

Небольшое гигрофильное семейство, включающее в себя до 20 видов, распространенных в обоих полушариях, но главным образом в Северном. Более бореализованное семейство, чем предыдущее, связанное с ним также филогенетически. По-видимому, современные *Sparganiaceae* исходно представляют собой неотенические формы *Typhaceae*. Неотения была, очевидно, обусловлена освоением новых зон жизни. Исходные формы существующих под родов были связаны с разными палеокомплексами, в которых происходил флороценогенетический отбор. Виды подрода *Xanthosparganium* показывают более широкую экологическую дифференциацию. По сравнению с рогозовыми, *Sparganiaceae*, несмотря на палеогеновый возраст, еще не исчерпали возможностей морфологической и экологической дифференциации. Этим они отличаются от более древнего, но узко специализированного семейства *Typhaceae*.

*Sparganium erectum* L. Рассеян по всей территории. Растет по берегам рек и ручьев на сильно обводненных болотах. Евразийско-древнесредиземноморский вид. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья.

*Sparganium microcarpum* (Neum.) Gelak. Морфологически близок к предыдущему. Довольно редкое растение в Украинском Полесье, встречающееся около воды. Евразийский горно-равнинный вид на голарктической основе. Входит в гидрофильное высокотравье, с которым связан преемственно. Более бореализован, чем предыдущий вид.

*Sparganium neglectum* Beeby. Вид, близкий к *S. erectum*. Растет преимущественно в Лесостепи и Украинском Полесье по заболоченным берегам, иногда заходит в воду. Среднеевропейско-западнодревнесредиземноморский вид, тяготеющий к океаническим областям. Входит в гидрофильное высокотравье, с которым связан исходно.

*Sparganium emersum* Rehm. Растет на всей территории. Входит в состав разнообразных группировок, чаще встречается на мелководьях. Встречается форма с плавающими листьями. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья.

*Sparganium minimum* Wallr. Распространен почти на всей территории, кроме полосы южных засушливых степей. Растет в обводненных мочажинах на болотах, особенно лесных. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в альнетальный комплекс, где по-видимому, представляет собой древний автохтонный элемент.

### *Zosteraceae Dumort.*

Полностью гидрофильное семейство, виды которого отмечены в прибрежных водах морей обоих полушарий.

*Zostera noltii* Hornem. Изредка встречается на мелководьях Азовского и Черного морей. Европейско-средиземноморский вид, входящий в комплекс морских и слабосоленых вод.

*Zostera marina* L. Широко распространен в Черном и Азовском морях. В зал. Сиваш нередко образует подводные луга. Голарктико-древнесредиземноморский вид, входящий в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

### *Potamogetonaceae Dumort.*

Гидрофильное семейство со злаковидными листьями и сильно редуцированными цветками, выходящими на поверхность воды. Многие виды перезимовывают при помощи почек, опускающихся на дно. Специфическая водная среда обусловила редукцию генеративных органов. В семействе два рода. Самым многочисленным является род *Potamogeton* L., включающий в себя до 100 видов, которые распространены в пресных водоемах обоих полушарий, за исключением арктических районов. У нас встречается 18 видов этого рода, входящих в пресноводный флорценогенетический комплекс. Систематика отечественных видов рдестов была дана С. В. Юзепчуком [243]. Обзор наших видов приводим по системе, принятой в работе [140]. Обработка рода для данного издания, выполненная А. А. Мяметс, носит инвентаризационный характер.

Анализ экологии и фитоценологии рдестов дает обильный материал для суждений о возможных путях экологической эволюции рода. Формы, близкие к рдестам, известны еще с верхнего мела. По-видимому, они были связаны с временными или постоянными лужами или даже сырыми почвами. Первичные формы рдестов представляли собой амфибийные растения. Последующая экологическая эволюция состояла (в связи с «давлением жизни») в постепенном освоении водной среды. Известную роль также

сыграла эволюция физико-географических условий — неоднократные перестройки гидрографической сети и эволюция климата в сторону его континентализации и бореализации. Определенное значение имели широкие преадаптационные возможности видов. Каждый вид экогенетически связан с определенным типом микро-ниш, для большинства которых трудно найти современные аналоги. Для рдестов, существующих в настоящее время, озера, реки и другие водоемы представляют интегрированную систему местобитаний, чрезвычайно динамичную в пространстве и во времени.

#### Секция *Potamogeton*

*Potamogeton natans* L. Растет на всей территории в водоемах разных типов и иногда образует ценозы. К югу становится редким. Ареал почти космополитный. Очень изменчивый в зависимости от экологических условий вид. Часто гибридизирует. Экогенетически связан с мочажинами, на что указывают некоторые черты современной экологии.

*Potamogeton nodosus* Poir. Изредка встречается на всей территории в реках и озерах. Голарктико-древнесредиземноморский вид. Экогенетически, очевидно, связан с ручьями и текучими водами.

*Potamogeton lucens* L. Встречается в пойменных водоемах на всей территории, к югу становится редким. Иногда доминирует. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Необходимо отметить, что сплошное распространение вид имеет только в Европе, в остальных районах характеризуется многочисленными разрывами. Экогенетически связан с евтрофными заболачивающимися водоемами.

*Potamogeton gramineus* L. Растет в стоячих и слабо проточных водоемах почти на всей территории. Иногда доминирует. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Показывает широкую амплитуду в отношении минерального состава вод, встречаясь также и в солоноватоводных водоемах. Удивительным образом сохраняет связи с мочажинами и растет на сильно обводненных участках болот. Полиморфный и экологически пластичный вид.

*Potamogeton sarmaticus* Mäemets. Растет в стоячих сильно минерализованных водоемах в степных районах. Понтийско-туранский вид, несколько распространившийся на северо-восток. Экогенетически связан с солоноватыми водами.

*Potamogeton alpinus* Balb. Встречается чаще в Полесье в водоемах разных типов. Арктическо-бореальный вид, irradiировавшийся на нашу территорию в плейстоцене вместе с группой других бореальных видов. Отличается широкой экологией. Экогенетически связан с мочажинами.

*Potamogeton praelongus* Wulf. Встречается на всей территории, в озерах и поймах некоторых рек. Ареал голарктико-древнесредиземноморский с широким распространением в северных районах.

*Potamogeton perfoliatus* L. Широко распространен в озерах и

прибрежьях рек и пойменных водоемов на всей территории, где нередко доминирует на участках со значительным течением. Плюризональный, почти космополитный вид.

Секция *Graminifolii* Fries

*Potamogeton compressus* L. Встречается на всей территории. Растет на неглубоких местах в водоемах с незначительным течением. Ареал евразийско-древнесредиземноморский, захватывающий бореальные и арктическо-бореальные районы. Экогенетически связан с мочажинами.

*Potamogeton acutifolius* Link. Встречается спорадически и не во всех районах. Растет в стоячих и слабо проточных водоемах. Вид со средневропейским ареалом.

*Potamogeton trichoides* Schum. et Schlecht. Отмечен почти на всей территории в водоемах со стоячей водой и медленно текущих речках. Ареал западно-древнесредиземноморский с широким распространением к северу.

*Potamogeton rutilus* Wolfg. Довольно редкий вид, встречающийся в водоемах лесостепной зоны. Ареал средневропейский.

*Potamogeton friesii* Rupr. Растет преимущественно в лесостепных и степных районах на мелководьях больших озер и стариц, а также на участках рек с медленным течением. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Экогенетически связан с каким-то специфическим типом мочажин.

*Potamogeton pusillus* L. Встречается на всей территории. Приурочен к водоемам разных типов, в том числе и солоноватым. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

*Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch. Распространен почти на всей территории. Растет в озерах и медленно текущих реках. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Экогенетически связан с каким-то специфическим типом мочажин.

*Potamogeton berchtoldi* Fieb. На нашей территории встречается в небольших слабо проточных или стоячих водоемах, обычно до глубины 1 м. Иногда доминирует. Ареал почти космополитный, хотя, как отмечает А. А. Мяэметс [140], нуждается в уточнении. Отличается полиморфизмом.

Секция *Batrachoseris* Irmisch

*Potamogeton crispus* L. Растет в реках, озерах, водохранилищах. Иногда встречается в солоноватоводных водоемах. Ареал голарктико-палеотропический, приближающийся к биполярному.

*Potamogeton pectinatus* L. Встречается в водоемах разных типов чаще на глубине 0,5—1,0 м, иногда переходит на более глубокие места. Растет в солоноватоводных водоемах, где выдерживает волнобой. Часто доминирует. Ареал почти космополитный. Очень полиморфный вид, систематически еще слабо изученный. Очевидно, образцы с других материков представляют собой близкородственные виды.

### *Ruppiaceae Hutch.*

Небольшое гидрофильное семейство с одним родом и несколькими видами. Систематически сближается с *Potamogetonaceae*, отличаясь морфологической и экологической специализацией. Виды семейства обитают в солоноватоводных водоемах обоих полушарий. Анцестральные формы наших видов были связаны с внутриконтинентальными водоемами, характеризовавшимися повышенной концентрацией солей. Последующая экологическая эволюция привела к отбору форм, приспособленных к условиям солёности прибрежных участков морей.

*Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande*. Растет в прибрежье Черного моря. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс морских и слабосоленых вод.

*Ruppia maritima L.* Распространен на мелководьях Черного и Азовского морей, а также в водоемах около г. Славянска Донецкой области. Ареал почти космополитный. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

### *Zannichelliaceae Dumort.*

Считается, как и предыдущее семейство, производным *Potamogetonaceae* [213]. Включает в себя три рода с 12 видами, распространенными в пресных и солоноватоводных водоемах обоих полушарий. Цанникелии — многолетние, погруженные в воду растения с ползучими корневищами, укрепляющимися на дне неглубоких водоемов. Систематические отношения внутри рода исследованы слабо. Три наших вида представляют, очевидно, в той или иной степени разошедшиеся формы, из которых два последних ареагенетически связаны с побережьями древнего Тетиса. Впоследствии с редукцией этого бассейна они приспособились к условиям морских и внутриконтинентальных сильно минерализованных водоемов Древнего Средиземноморья. Само семейство несомненно древнее, на четкой палеотропической основе.

*Zannichellia palustris L.* Встречается в водоемах разных типов по всей территории. Ареал голарктико-палеотропический. Входит в пресноводный флорогенетический комплекс.

*Zannichellia pedunculata Reichenb.* Растет в солоноватоводных водоемах Черного и Азовского морей, а также Донецкой Лесостепи, что следует рассматривать как реликтовое явление в связи с нахождением здесь других галофильных видов [24]. Ареал древнесредиземноморский. Входит в комплекс морских и слабосоленых вод.

*Zannichellia major Boenn. ex Reichenb.* Отмечен в прибрежных водах Черного и Азовского морей, зал. Сиваш. Ареал в основе древнесредиземноморский с широкой иррадиацией в восточные районы. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

### *Najadaceae Juss.*

Небольшое гидрофильное семейство, включающее в себя 2 рода и около 50 видов, распространенных преимущественно в тропических и теплоумеренных областях. Рассматриваемые виды с четкими тропическими или палеотропическими связями.

*Najas marina* L. Встречается в реках рассеянно по всей территории. Ареал условно биполярный, позднее очевидно «размытый» вследствие расселений в плиоцен-плейстоцене. Входит в пресноводный флороценогенетический комплекс.

*Najas major* All. Растет почти на всей территории в разных водоемах, на юге нередко засоленных. Ареал голарктико-палеотропический. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. Встречается в водоемах почти на всей территории, чаще в Лесостепи и Степи. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Входит в пресноводный флороценогенетический комплекс, где приурочен однако к специфическим эконизам.

### *Juncaginaceae L. C. Rich.*

По А. Л. Тахтаджяну [213], представляет собой довольно примитивное семейство. Включает в себя до 20 видов, относящихся к нескольким родам. Наиболее многочислен род *Triglochin* L. Первичные экогенетические связи рассматриваемых видов, безусловно, сохраняет триостренник морской. Второй вид представляет собой более бореализированную и экологически менее специализированную форму.

*Triglochin maritimum* L. Встречается преимущественно в степных и реже лесостепных и лесных районах на влажных засоленных лугах. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Относится к гидрофильному приморскому комплексу, с которым связан преемственно.

*Triglochin palustre* L. Растет на всей территории в составе влажных травянистых группировок. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Относится к комплексу подового эфемеретума. Нынешнее широкое распространение вида, преимущественно в группировках лугового типа, можно объяснить широкими преадаптационными возможностями.

### *Scheuchzeriaceae Rudolphi*

*Scheuchzeria palustris* L. Растет на сфагновых болотах в Полесье. Прежде встречался на торфяниках северной полосы Лесостепи. Ареал циркумбореальный. Входит в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный комплекс, представляющий у нас новообразование в связи с продвижением на юг в плиоцен-плейстоцене группы бореальных видов.



### *Alismataceae Vent.*

Это семейство и следующее входят в порядок *Alismales*. Включает в себя до 80 видов, относящихся к 13—14 родам, связанным с гидрофильными экотопами. Наибольшее разнообразие характерно для тропических и субтропических районов Нового Света. В составе нашей флоры 4 рода и 7 видов.

Род *Alisma* L. Преимущественно голарктический, включающий в себя 10—12 видов. Флорогенетически связан с арктотретичной флорой. Его представители входили в состав высокотравных группировок заболоченных долинных лесов, где на открытых местах могли образовывать самостоятельную синузию. К изменившимся природным условиям в конце плиоцена-плейстоцене наиболее адаптировались формы открытых местообитаний, которые в дальнейшем широко расселились в Северном полушарии.

*Alisma arcuatum* Michx. Изредка встречается в Белорусском Полесье по илистым берегам. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья.

*Alisma plantago-aquatica* L. Растет по всей территории по берегам рек и озер, иногда обильно развивается в лужах. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. Экогенетически связан с мочажинами.

*Alisma lanceolatum* With. Рассеян по всей территории на обводненных участках болот, зарастающих протоках рек. Ареал европейско-западнодревнесредиземноморский, сокращающийся. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья.

*Alisma loeselii* Gorski. Встречается рассеянно на всей территории по топким берегам рек и озер. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья.

*Caldesia parnassifolia* (Bassi) Parl. Встречается по берегам рек и озер преимущественно в Полесье и Лесостепи Украины. Первичный ареал древнесредиземноморский, позднее сокращенный до центрально-европейского. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене, очевидно, был компонентом гидрофильной фации саванноидного палеокомплекса. Вид с четкими палеотропическими связями.

Род *Damasonium* Mill. Включает в себя 5 видов, с преимущественным распространением в Южной Европе и Северной Африке. Нынешние виды представляют, очевидно, переработанные *in situ* более гидрофильные формы, позднее адаптированные к периодической смене влажности субстрата.

*Damasonium alisma* Mill. Единственное достоверное местонахождение, подтвержденное нашими гербарными сборами 1982 г.— Большой Чапельский под в заповедной степи «Аскания-Нова» в Херсонской области. Растения росли на топких заболоченных местах. Местонахождения в дельтовой части р. Молочной у с. Мордвиновки Запорожской области новейшими сборами не подтверждены. Ареал западнодревнесредиземноморский. Ори-

гинальное по внешнему облику растение, входящее в комплекс подового эфемеретума, может служить своеобразным символом последнего. В миоцен-плиоцене, несомненно, представлял собой элемент гигрофильного варианта саванноидного палеокомплекса.

*Luronium natans* (L.) Raf. Прежде встречался в верховьях р. Бык в Молдове. Растение с плавающими или стелющимися по влажному субстрату стеблем. Ареал западноевропейский. Предположительно может быть отнесен к пресноводному флорогенетическому комплексу. Единственный представитель рода.

Род *Sagittaria* L. Голарктический по распространению, включает в себя до 30—35 видов. Род на палеотропической основе. Наши виды представляют бореализированные формы.

*Sagittaria sagittifolia* L. Растет на всей территории по берегам рек и прудов, обводненным участкам болот. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, с которым связан преемственно. Часть популяций поглощается пресноводным комплексом.

*Sagittaria trifolia* L. Отмечен на мелководьях лиманов между городами Одессой и Херсоном. Ареал западно-древнесредиземноморский с иррадиацией в околотропические и тропические районы. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья.

### *Butomaceae* L. C. Rich.

А. Л. Тахтаджян считает его самым примитивным семейством порядка *Alismales*. Включает в себя монотипный род *Butomus* L.

*Butomus umbellatus* L. Растет повсеместно на мелководьях озер и прудов, по берегам рек, в остаточных водоемах. Первичный ареал древнесредиземноморский, позднее расширенный. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, с которым через исходный палеокомплекс связан преемственно.

### *Hydrocharitaceae* Juss.

Единственное семейство порядка *Hydrocharitales* [213]. Включает в себя 14—15 родов и до 100 видов, распространенных в водоемах обоих полушарий. Роды *Hydrocharis*, *Stratiotes*, связанные, очевидно, с арктической флорой, в миоцен-плиоцене, несомненно, были представлены большим количеством форм. Бореализация и континентализация климата в высоких широтах привели к обеднению видового состава.

*Hydrocharis morsus-ranae* L. Растет на всей территории в стоячих и медленно текущих водоемах. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в пресноводный комплекс.

*Stratiotes aloides* L. Растет в стоячих или слабо проточных водоемах, чаще в старицах, на всей исследуемой территории. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в пресноводный комплекс.

*Wallisneria spiralis* L. Встречается в водоемах системы Днепра, Буга и Днестра в степной зоне и южной полосе Лесостепи, на Украине и в Молдове. Ареал почти космополитный. Входит в пресноводный флорогенетический комплекс.

### *Salicaceae* Mirb.

Арктотретичное семейство, для которого в общем характерна гигрофильная, с чертами криофилии, линия развития. Включает в себя три рода и около 400 видов, распространенных преимущественно в Северном полушарии. В составе исследуемой флоры представлено родами *Salix* (15 видов) и *Populus* (3 вида).

Достоверные ископаемые остатки ивовых известны с мел-палеогена. Экологическая эволюция семейства шла преимущественно в направлении освоения пионерных аллювиальных гигроэкозотопов. Это обстоятельство и обеспечило его широкую экспансию во все флористические области на самом раннем этапе геологической истории цветковых. Экогенетические связи семейства — древние. Очевидно, в своем становлении семейство связано с горными условиями, что способствовало выработке широкого спектра форм. Наиболее пластичным оказался род *Salix*, распространенный по всему земному шару, за исключением Австралии, пустынных и полупустынных районов. Ивы растут даже в области тропического дождевого леса в бассейне Амазонки, а также в Андах. Однако наибольшее систематическое и экологическое разнообразие этот род имеет в Голарктике, особенно в Евразии, где его представители показывают высокую степень активности.

Род мог возникнуть в теплоумеренном поясе или в субтропиках [190]. Последующее развитие шло в сторону адаптации к умеренному, а затем холодному климату. На это указывает то обстоятельство, что настоящих тропических видов ив не более десятка. Ивы входили в состав гигрофильных фракций миоцен-плиоценовой растительности. При этом большинство их, очевидно, занимали скромные позиции ингредиентов. Начавшееся похолодание в высоких широтах, освобождение экониш привели к расширению фитоценологических позиций видов и продвижению на юг некоторых бореальных форм.

Род *Salix* L. Систематический и географический обзор отечественных ив приведен в сводке А. К. Скворцова [190], которой мы и придерживаемся.

*Salix triandra* L. Относится к секции *Amygdalinae*. Растет на всей территории по берегам рек, озер и водохранилищ, преимущественно в лесостепной и лесной зонах, нередко на закустаренных торфянистых лугах и болотах. Ареал евразийско-древнесред-

диземноморский на голарктической основе. Входит в древесный мелколиственный мезогигрофильный флороценогенетический комплекс.

*S. alba* L. Относится к секции *Salix*. Растет на всей территории вдоль берегов рек и в пойменных лесах, где образует формацию *Saliceta albae*. Разводится на плотинах в поймах малых рек. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в древесный мелколиственный комплекс.

*Salix pentandra* L. Входит в секцию *Pentandrae*. Встречается на всей территории на евтрофных лесных болотах, по берегам рек и ручьев. Экогенетически связан с выклинивающимися и текучими водами. Ареал евразийский бореальный. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс и представляет собой относительно недавнее включение.

*Salix myrtilloides* L. Распространение ограничивается Полесьем и прилегающими лесостепными районами, где он растет на глубоководных евтрофных и переходных болотах. Редкий вид. Ареал евразийский бореальный. Ассимилирован травяно-мохово-кустарничковым олигомезотрофным комплексом.

*Salix myrsinifolia* Salisb. Довольно редкий вид в Полесье и северной полосе Лесостепи, где растет по окраинам болот. Ареал европейско-сибирский бореальный. Предположительно может быть отнесен к древесному мелколиственному мезогигрофильному комплексу.

*Salix caprea* L. Этот и следующие 3 вида относятся к секции *Vetrix*. Встречается во влажных лесах и на вырубках по всей территории. В южных районах встречается реже. Евразийский бореальный вид, входящий в альнетальный флороценогенетический комплекс. Экогенетически, по-видимому, связан с «выпотами», свойственными склоновым экспозициям. Очевидно, этим обстоятельством и объясняются широкие преадаптационные возможности вида.

*Salix cinerea* L. Растет на всей территории, по берегам ручьев и небольших рек, на влажных заболоченных лугах, часто на подсушенных болотах, где образует заросли. Европейско-западносибирский бореальный вид, входящий в альнетальный комплекс. В миоцен-плиocene в более высоких широтах был связан с долинным комплексом, дериватом которого может быть современная урема.

*Salix aurita* L. Растет на всей территории на влажных местах среди кустарников, а также на разнообразных увлажненных вторичных местообитаниях. Вид с европейским ареалом. Входит в древесный мелколиственный мезогигрофильный комплекс.

*Salix starkeana* Willd. Редкий вид, встречающийся в окрестностях городов Киева, Харькова, Бердичева и в Белорусском Полесье. Экология и фитоценология на нашей территории изучены слабо. Ареал европейско-западносибирский бореальный. Предположительно может быть отнесен к древесному мелколиственному мезогигрофильному комплексу.

*Salix lapponum* L. Растет на болотах, заболоченных лугах в Полесье, реже в Лесостепи. Ареал европейский бореально-арктический. Входит в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный флороценогенетический комплекс, с которым, по-видимому, связан исходно.

*Salix viminalis* L. Относится к секции *Vimen*. Распространен на всей территории вдоль рек, чаще на аллювиальных наносах. Обычен в поймах больших и средних рек — Днепра, Десны, Сулы, Припяти и других. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в мелколиственный комплекс. В миоцен-плиоцене входил в прерийный палеокомплекс. Наш вид, как и все виды секции, экогенетически связан с аллювиальными песками.

*Salix acutifolia* Willd. Входит в секцию *Daphnella*. Растет почти на всей территории по берегам рек на аллювиальных наносах, а также на материковых песках. Ареал евразийский бореальный. Поглощен мелколиственным комплексом.

*Salix rosmarinifolia* L. Обычен в евтрофных и переходных болотах в Полесье и реже в Лесостепи. Встречается также на песках в долинах рек, по которым доходит до юга степной зоны. Ареал евразийский бореальный. Входит в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный комплекс. Экогенетически связан с влажными мезотрофными песками, современным аналогом которых могут быть мезоолиготрофные торфяники.

*Salix purpurea* L. Этот и следующий виды входят в секцию *Helix*. Красивый декоративный кустарник с тонкими гибкими ветвями. Встречается на всей территории на болотах и по берегам рек и ручьев. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в мелколиственный комплекс. В миоцен-плиоцене был связан с гигрофильным вариантом долинного палеокомплекса.

*Salix vinogradovii* Skvorts. По А. К. Скворцову [190], этот вид заходит в крайние юго-восточные степные и лесостепные районы Украины, где растет на влажных местах в долинах рек и в балках. Ареал понтийско-туранский (сарматский, по Скворцову [190]). Предположительно может быть отнесен к мелколиственному комплексу. В миоцен-плиоцене — элемент саванноидного палеокомплекса.

Род *Populus* L. Включает в себя до 35—40 видов, приуроченных преимущественно к горам теплоумеренных областей. Немногие встречаются на равнинах бореальных областей. Рассмотренные виды представляют собой наиболее холодолюбивые формы.

*Populus alba* L. Относится к секции *Populus*. Широко распространен на всей территории, особенно в поймах рек, где нередко выступает доминантом. Ареал европейско-древнесредиземноморский с широким проникновением в северные области. Этот вид и остальные входят в лесной мелколиственный мезогигрофильный флороценогенетический комплекс. Экогенетически показывает довольно четкую приуроченность к пойменным аллювиальным экотопам.

*Populus tremula* L. Относится к секции *Trepidae* Dode. Растет на всей территории во влажных лесах, по окраинам лесных болот. Активный вид. Ареал евразийский бореальный с широким распространением в южные районы, что, очевидно, произошло в плиоцен-плейстоцене. Экогенетически связан с какими-то специфическими влажными экотопами.

*Populus nigra* L. Относится к секции *Aigeiros* Dyby. Распространен на всей территории. Часто встречается в пойменных лесах. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Экогенетически связан с речным аллювием.

### *Betulaceae* S. F. Gray

При трактовке в узком понимании семейство включает в себя 4 рода и до 150 видов, распространенных преимущественно в Голарктике. Экологическая эволюция семейства шла по линии мезофилии и гигрофилии. В составе нашей флоры 5 видов, относящихся к 2 родам. Семейство — древнее, восходящее к мел-палеогену. Его формирование, очевидно, происходило в горных районах. Первичные формы могли быть экогенетически связаны с влажными пионерными экотопами. Из рассмотренных родов наиболее архаичный род *Alnus*. На это указывает слабая выраженность видообразовательных процессов, современные ареалы видов и некоторые экологические и биологические особенности, свидетельствующие об их связях, по крайней мере, с субтропической флорой. Ольхи в большинстве экогенетически связаны с текучими и выклинивающимися водами — самым распространенным и, пожалуй, первичным типом гигрофильных местообитаний. В этом плане березы представляют собой эволюционно более продвинутый род. Систематическая и экологическая дифференциация березовых происходила на фоне распада арктотретичной флоры. Всем своим строем они оказались приспособленными к изменяющейся природной обстановке и в настоящее время нередко определяют облик растительности в высоких широтах.

Род *Betula* L. *Betula pubescens* Ehrh. Растет в болотах в Полесье и северной полосе Лесостепи, где нередко доминирует. Южнее встречается реже. Европейско-сибирский бореальный вид, экогенетически связанный с мезотрофно-олиготрофными переувлажненными субстратами. Входит в мелколистственный флороценогенетический комплекс. Первично был связан с мелколистственными ценозами бореальной зоны. На нашей территории представляет собой включение, очевидно, с конца плиоцена.

*Betula borysthena* Klok. Близкий к предыдущему вид. Приурочен к понижениям среди песков в низовьях Днепра и Ю. Буга. Входит в мелколистственный комплекс, где с немногими другими видами составляет автохтонное ядро. Экогенетически связан с какими-то влажными экотопами. Современная экология березы

днепровской, очевидно, соответствует только части ее экологического ареала.

*Betula humilis* Schrank. Встречается на травяных и травяно-моховых болотах Полесско-Припятской низменности и северной полосы Лесостепи. Обильно разрастается на подсушенных участках болот. Европейско-сибирский бореальный вид, входящий в таежный флороценогенетический комплекс, который для нашей флоры представляет собой плиоцен-плейстоценовое включение.

Род *Alnus* Mill. *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Обычен на всей территории на лесных евтрофных болотах, в поймах заболоченных рек, вдоль ручьев. Активный вид, особенно в Полесье, где часто образует большие по площади монодоминантные ценозы. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс. В миоцен-плиоцене был элементом гигрофильного варианта долинного палеокомплекса. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами. Анцестральная форма имела обширный евразоамериканский ареал [226]. Из нее впоследствии вычленились виды, объединенные в настоящее время в секцию *Glutinosaе* Czerep., куда входит и наш вид. Между видами секции огромные гиатусы, что говорит о древности исходной формы.

*Alnus incana* (L.) Willd. Встречается спорадически. В пределах территории находится к югу от границы сплошного распространения [40]. Европейский бореальный вид, входящий в мелколистственный древесный комплекс. Проникновение к югу связано с холодными периодами плейстоцена. Более широкое расселение ограничивалось биологическими особенностями вида и конкуренцией ольхи черной.

### *Cannabaceae* Endl.

Малочисленное голарктическое семейство с 2 родами и несколькими видами.

*Humulus lupulus* L. Растет на всей территории во влажных лиственных лесах, чаще всего в пойменных и приручьевых типах. Обычен в черноольшаниках. Ареал голарктико-западно-древнесредиземноморский. Входит в древнюю группу видов альнетального флороценогенетического комплекса. Единственная лиана в составе гигрофильной растительности.

### *Urticaceae* Juss.

Довольно обширное семейство, включающее в себя до 45 родов и более 700 видов, распространенных в основном в тропиках. В умеренных широтах представлены немногие бореализированные виды.

Род *Urtica* L. Насчитывает до 50 видов и является наиболее бореализованным в семействе, хотя прежние тропические связи прослеживаются довольно четко. Его формирование было связано с динамичными гигрофильными субстратами, богатыми органическими веществами.

*Urtica dioica* L. Распространен на всей территории. Первичные местообитания — сырые заболоченные леса в поймах рек и балках, вдоль ручьев с богатыми почвами. Вследствие хозяйственной деятельности и избирательности к нарушенным местообитаниям давно стал сорным. По-видимому, представляет собой агрегацию нескольких видов. Ареал голарктико-древнесредиземноморский, оформившийся в плейстоцене. Поглощается альнетальным комплексом.

*Urtica galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz. Растет во влажных и заболоченных лиственных лесах в Полесье и Лесостепи. Иногда сорничает. Экологически близок к предыдущему виду. Часто растет с ним вместе и, очевидно, гибридизирует. Эндем европейской части СССР. Входит в альнетальный комплекс.

*Urtica kioviensis* Rogov. Встречается спорадически в основном на Правобережье Днепра на очень обводненных местах [41]. Вид со среднеевропейским ареалом, очень разорванным, что указывает на реликтовый характер. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене был, по-видимому, компонентом травянистой гидрофильной фракции саванноидного палеокомплекса.

### *Polygonaceae* Juss.

Преимущественно голарктическое семейство, включающее в себя до 30 родов и более 800 видов. Основная экологическая линия развития мезофильно-ксерофильная. Гигрофильная выражена слабо. Критико-систематический обзор семейства для нашей территории сделан М. В. Клоковым, обработки которого мы и придерживаемся. В составе рассматриваемой флоры отмечено 2 рода и 22 вида.

Род *Rumex* L. Голарктический по распространению, включает в себя до 100 видов. Экогенетически большинство их связано с интразональными, очевидно, горными экотопами арктотретичной флоры. Последующая систематическая и экологическая дифференциация проходила на равнинах Евразии и Северной Америки в условиях бореализации и континентализации климата.

*Rumex acetosa* L. Встречается на влажных местах на всей территории в составе разных ценозов, но предпочитает травянистые. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, с которым, очевидно, связан преимущественно.

*Rumex crispus* L. Сильно варьирующий вид, распространенный на всей территории по влажным местам, преимущественно



в составе травянистых ценозов. Ареал циркумбореальный. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, где представляет собой недавнее, очевидно, плейстоценовое включение. Последующая экспансия произошла в голоцене, причем в значительной мере с помощью человека [168].

*Rumex hydrolapathum* Huds. Растет на всей территории по берегам рек и ручьев, на болотах в составе травянистых группировок. Вид с европейским ареалом. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами. В плиоцене, очевидно, был компонентом саванноидного палеокомплекса.

*Rumex confertus* Willd. Встречается на всей территории в составе разных группировок, нередко, как сорный. Ареал европейско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс. В миоцен-плиоцене был, по-видимому, связан с прерийным палеокомплексом.

*Rumex aquaticus* L. Рассеян по всей территории на влажных местах в составе травянистых группировок. Вид с евразийским ареалом. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. На нашей территории, очевидно, представляет собой плиоцен-плейстоценовое включение.

*Rumex conglomeratus* Murr. Распространен на правобережье Днепра и в Молдове на влажных местах, по берегам рек и озер, на болотах и заболоченных лугах, преимущественно в составе травянистых группировок. На юге Белоруссии, очевидно, отсутствует. Ареал западно-древнесредиземноморский. Н. В. Козловская, В. И. Парфенов [97] относят его к средиземноморским видам. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В плиоцене, скорее всего, был связан с гигрофильной фракцией саванноидного палеокомплекса.

*Rumex obtusifolius* L. Растет почти на всей территории по сырым лесам, на опушках и среди кустарников. В степных районах редок. Европейско-средиземноморско-атлантический вид, входящий в альнетальный флорценогенетический комплекс. В миоцен-плиоцене, очевидно, был связан с прерийным палеокомплексом.

*Rumex ucrainicus* Fisch. ex Spreng. Встречается почти на всей территории, преимущественно в поймах рек бассейна Днепра на влажных слегка засоленных песках. Отмечен также по днищам степных подов. Европейско-древнесредиземноморский вид, входящий в комплекс подового эфемеретума. В плиоцене был, очевидно, связан с саванноидным палеокомплексом.

*Rumex maritimus* L. Распространен на всей территории на влажных местах с повышенной концентрацией солей в основном в составе травянистых группировок. Иногда сорничает. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в комплекс псаммоэфемеретума.

*Rumex palustris* Smith. Растет на влажных песках в Молдове и степной зоне Украины. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в комплекс псаммоэфемеретума.

Род *Polygonum L.* Голарктический по распространению, насчитывающий до 200 видов. По экогенетическим связям они во многом аналогичны ситниковым.

Секция *Persicaria Meisn.*

*Polygonum amphibium L.* Встречается на всей территории. В степных районах редок. Растет в неглубоких водоемах (*f. aquatica Leyss*) и по их берегам (*f. terrestre Leyss*). Иногда появляется в посевах на низких заболоченных местах. Часто доминирует. Ареал бореальный циркумполярный, охватывающий более южные районы. Входит в пресноводный флороценогенетический комплекс, где для нашей территории представляет собой, очевидно, плейстоценовое включение. Экогенетически связан с мочажинами.

*Polygonum hypanicum Klok.* Приурочен к влажным пескам и сырым засоленным лугам юго-запада степной зоны. Довольно обычен в Килийской дельте Дуная. Причерноморский эндем, связанный с песчаным приморским галомезогигрофильным комплексом.

*Polygonum zaparoviense Klok.* Растет в днепровских плавнях, часто на обводненных лугах. Причерноморский вид, входящий в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Polygonum andrzejovskianum Klok.* Распространен на большей части территории на влажных песках и засоленных пойменных лугах. Восточно-европейский вид, входящий в комплекс псаммоэфмеретума. В миоцен-плиоцене был, очевидно, связан с саванноидным палеокомплексом.

*Polygonum paniculatum Andrz.* Обычен на всей территории на влажных песках и сырых лугах. Причерноморский (в широком понимании) вид, входящий в комплекс псаммоэфмеретума.

*Polygonum nodosum Pers.* Встречается преимущественно на Правобережье Украины и в Молдове на влажных лугах, по берегам рек, иногда на мелководьях. Среднеевропейский вид, который, предположительно, может быть отнесен к комплексу гигрофильного высокотравья.

*Polygonum persicaria L.* Распространен на всей территории в пересыхающих водоемах, вдоль берегов, на сырых местах в составе разнообразных группировок. В Полесье предпочитает сырые и болотистые леса. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс, которым ассимилирован еще слабо. Экогенетически мочажинный вид, связанный с каким-то полностью разрушенным гигрофильным палеокомплексом.

*Polygonum minus Huds.* Растет на всей территории на сырых песках, болотах. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс псаммоэфмеретума.

*Polygonum mite Schrank.* Распространен преимущественно в Полесье во влажных лесах, реже на юге на сырых песках. Среднеевропейский вид, связанный с альнетальным комплексом.

*Polygonum hydropiper* L. Встречается на всей территории по берегам рек и ручьев, в пересыхающих лужах, вдоль канав. Имеет склонность к сорничанию. Ареал европейско-древнесредиземноморский (в широком понимании). Проникает в околотропические районы. Входит в комплекс-гидрофильного высокотравья. Экогенетически связан с мочажинами. В миоцен-плиоцене, очевидно, входил в состав заболоченных долинных лесов, где мог образовывать временные синузии.

Секция *Bistorta* Fourn.

*Polygonum bistorta* L. Растет преимущественно в Лесостепи и Украинском Полесье на торфянистых лугах и среди зарослей кустарников. В Белорусском Полесье довольно редкое растение [96]. Ареал арктическо-бореальный с широким распространением в лесостепные районы. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, где представляет собой плейстоценовое включение.

Секция *Finaria* Mieson

*Polygonum dumetorum* L. Встречается почти на всей территории в зарослях кустарников, иногда как сорняк. Ареал древнесредиземноморский с широкой иррадиацией к северу в лесные районы. По-видимому, связан с мелколиственным древесным комплексом. В миоцен-плиоцене входил в состав влажных саванноидных группировок.

### *Chenopodiaceae* Vent.

Семейство включает в себя немногим более 100 родов и 1400 видов, неравномерно распространенных в обоих полушариях, преимущественно в пустынных и полупустынных областях Евразии, Мексики, Австралии. В СССР наибольшее количество маревых связано с Арало-Каспийской областью, где встречается ряд эндемичных видов. Как указывает М. М. Ильин [78], на исследуемой территории нет не только ни одного эндемичного рода, но даже и вида. Экологическая эволюция семейства шла по пути приспособления к сильно минерализованному, часто засоленному почвам в условиях недостаточного водоснабжения. Гигрофильная линия выражена слабо и для семейства нехарактерна. В составе нашей гигрофильной флоры отмечено 17 видов, которые относятся к нескольким родам. Большинство видов входит в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс.

Маревые — первичное древнее семейство, что подтверждается обширностью ареала, который охватывает оба полушария, и существованием отдельных центров видообразования. Эволюцию семейства в общих чертах рассмотрели М. М. Ильин [78] и В. П. Зосимович [76], согласно данным которого, оно возникло в восточной части Гондваны, где климатические условия были близки к субтропическим. Географическая экспансия совпала

с меловым периодом. Основной путь расселения был северо-западный. Он сопровождался интенсивными видообразовательными процессами. Экогенетически семейство связано с какими-то континентальными гигрофильными экотопами с избыточным содержанием солей. Последующая экологическая дифференциация характеризовалась освоением морских литоралей и ярко выраженной ксерофилией. Гигрофильная линия не получила развития и была прервана вследствие общей аридизации климата.

*Chenopodium rubrum* L. Растет на всей территории на влажных, слегка засоленных песках, около жилищ. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс псаммофемерума, с которым связан преемственно.

*Chenopodium chenopodioides* L. Приурочен к влажным засоленным почвам по берегам лиманов и солоноватоводных озер степной зоны. Ареал европейско-древнесредиземноморский, охватывающий Арало-Каспийскую область. Входит в приморский песчаный галомезогигрофильный комплекс, с которым связан преемственно.

*Chenopodium glaucum* L. Встречается в лесных и лесостепных районах, чаще в литорали Черного и Азовского морей, на влажных солончаках зал. Сиваш. Иногда сорничает. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Atriplex nites* Schk. Отмечен почти на всей территории в сырых лесах по берегам рек и озер, часто как сорняк. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Предположительно может быть отнесен к лесолуговому мезогигрофильному комплексу.

*Atriplex heterosperma* Bunge. Распространен в основном в Лесостепи и Степи Украины на засоленных почвах пойм рек, долов и побережья морей. Ареал понтическо-туранский. Входит в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс, с которым, очевидно, связан преемственно.

*Atriplex oblongifolia* Waldst. et Kit. Растет преимущественно в лесостепных и степных районах по берегам рек и пониженным местам с солонцеватыми почвами. Ареал европейско-западнодревнесредиземноморский, позднее расширившийся до почти голарктического. Предположительно может быть отнесен к песчаному приморскому комплексу.

*Atriplex littoralis* L. Встречается по побережьям Черного и Азовского морей на мокрых солончаках. Ареал древнесредиземноморский. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Atriplex hastata* L. Отмечен на всей территории, чаще в степной зоне, на мокрых солончаках. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в состав песчаного приморского галомезогигрофильного комплекса.

*Halimione verrucifera* (Bieb.) Aellen. Растет почти исключительно по побережьям морей, где приурочен к сырым солончакам. Активный вид с понтическо-туранским ареалом. Входит в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс.

*Halimione pedunculata* (L.) Aellen. Распространен преимущественно на литорали Черного и Азовского морей, зал. Сиваш на мокрых солончаках. Проникает и в более северные районы. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в комплекс, что и предыдущий вид.

*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. Растет по литорали Черного и Азовского морей, зал. Сиваш, где приурочен к солончакам с переменным увлажнением. Активный вид. Ареал европейско-древнесредиземноморский, охватывающий Прибалхашье. Входит в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс. Относится к монотипному роду, который, очевидно, в миоцен-плиоцене был представлен большим количеством форм, приспособленных к каким-то специфическим экотопам, позднее почти полностью исчезнувшим.

*Salicornia europaea* L. Распространен на юге степной зоны на мокрых солончаках с высокой концентрацией солей в грунте. Активный вид. Ареал голарктико-древнесредиземноморский, имеющий ленточный характер, поскольку локализован в основном к побережьям морей и океанов. Входит в гидрофильный приморский солонатоводный комплекс.

*Suaeda prostrata* Pall. Встречается на мокрых солончаках по побережьям Черного и Азовского морей, зал. Сиваш. Активный вид. Ареал европейско-средиземноморский, расширенный. Входит в приморский песчаный галомезогигрофильный комплекс.

*Salsola soda* L. Отмечается в основном в приморских районах на мокрых солончаках, где нередко доминирует. Ареал понтическо-туранский. Входит в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс.

*Salsola mutica* C. A. M. Редкий на нашей территории вид, приуроченный к мокрым солончакам на побережье Азовского моря. Встречен на Бердянской косе [119]. Ареал понтическо-туранский. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Ofaiston monandrum* (Pall.) Moq. Редкий вид, встречающийся на мокрых солончаках в Присивашье, на островах Чурюк и Чурюк-Тюб. Ареал понтическо-туранский. Входит в приморский песчаный галомезогигрофильный комплекс. Единственный представитель рода, который в миоцен-плиоцене был представлен большим количеством форм, по-видимому, узко специализированных.

### *Molluginaceae* Hutch.

Включает в себя 14 родов и до 100 видов, распространенных в тропических и субтропических районах. Гигрофильных видов очень мало.

*Mollugo cerviana* (L.) Ser. Растет в восточных лесостепных и степных районах Украины и в Молдове на влажных песках в группировках травянистой растительности. Европейско-древнесредиземноморский вид с широким распространением до Прибал-

хашья. Входит в комплекс псаммоэфемеретума. В миоцен-плиоцене был связан с саванноидным палеокомплексом, где, видимо, был компонентом в каких-то пионерных группировках.

### *Caryophyllaceae Juss.*

Довольно обширное семейство, включающее в себя 800 родов и до 2,1 тыс. видов, распространенных преимущественно в умеренных и субтропических районах Голарктики, особенно в областях Древнего Средиземноморья. Семейство вторичное, мезоксерофильное и ксерофильное. Гигрофильная (и криофильная) линия развития едва намечается. В составе исследуемой гигрофильной флоры 14 видов.

Род *Stellaria L.* Включает в себя до 100 видов, встречающихся в умеренных областях, в тропиках — в горах. Характеризуемые виды относятся к секции *Eustellaria Fenzl.*

*Stellaria nemorum L.* Отмечен в Полесье и прилегающих районах Лесостепи в сырых местах, иногда сорничает. Ареал европейский. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс. Прежде, вероятно, был компонентом неморального палеокомплекса.

*Stellaria crassifolia Ehrh.* Редко встречается в Полесье и в Лесостепи в составе травянистых группировок на болотах и иногда на местах с выклинивающимися водами. Арктическо-бореальный вид, входящий в травяно-мохово-кустарничковый олиго-мезотрофный комплекс, где представляет собой плиоцен-плейстоценовое включение.

*Stellaria alsine Grimm.* Растет в основном в Украинском Полесье на травяных и травяно-моховых болотах. Ареал европейско-западносибирский бореальный. Входит в травяно-моховой комплекс. В составе флоры представляет собой позднеплиоценовое включение.

*Stellaria palustris Ehrh.* Отмечен в Полесье и прилегающих лесостепных районах в составе разных группировок, преимущественно на травяных болотах, заболоченных лугах и по берегам водоемов. Ареал европейско-древнесредиземноморский с широким распространением в бореальные области. Входит в травяно-моховой комплекс, в состав несколько более термофильного ядра видов, сопутствующими элементами которых являются и некоторые гипновые мхи.

*Myosoton aquaticum (L.) Moench.* Растет на всей территории во влажных лиственных лесах, а также на открытых местах вдоль ручьев и небольших рек, по канавам. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в альнетальный комплекс.

*Cerastium anomalum Waldst. et Kit.* Распространен в степных районах Украины на влажных местах в составе разных травянистых группировок. Ареал среднеевропейско-западно-древнесреди-

земноморский. Входит в комплекс подового эфемеретума. В миоцен-плиоцене входил в гигрофильный вариант саванноидного палеокомплекса. Экогенетически связан с влажными слегка засоленными песками.

*Sagina nodosa* (L.) Fenzl. Часто встречается на влажных песках, торфянистых лугах, окраинах болот в Полесье и несколько реже в Лесостепи в составе травянистых ценозов. Вид с циркумбореальным ареалом. Входит в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный комплекс.

*Sagina procumbens* L. Встречается почти на всей территории, преимущественно в поймах рек в составе травянистых группировок на влажных местах. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс псаммозэфемеретума. Экогенетически связан с речным аллювием.

*Minuartia piskunovii* Klok. Растет почти на всей территории на влажных песках, отмелях. Очевидно, восточно-европейский вид, входящий в гигрофильный вариант борового комплекса.

*Minuartia bilykiana* Klok. Редкий вид на Правобережье степной зоны, где встречается на влажных песчаных местах. Причерноморский эндем, входящий в комплекс псаммозэфемеретума.

*Spergularia media* (L.) C. Pers. Растет на крайнем юге степной зоны Украины и в Молдове на влажных солончаках. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс, с которым, по-видимому, связан преимущественно.

*Spergularia salina* J. et C. Presl. Отмечен в Молдове и южной полосе степной зоны Украины на влажных засоленных почвах. Часто встречается на литорали морей и зал. Сиваш. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в приморский галомезогигрофильный комплекс, которым ассимилирован, по-видимому, недавно.

*Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Braun. Встречается почти на всей территории в сырых пойменных лесах, по окраинам травяных болот, среди кустарников, на сырых лугах. Ареал европейско-сибирский бореальный. Входит в комплекс гигрофильного высоко-травья, где, очевидно, представляет собой плейстоценовое включение. Экогенетически связан с влажными минеральными почвами бореальной зоны.

### *Nymphaeaceae* DC.

Полностью гигрофильное семейство. Это и следующее семейство *Ceratophyllaceae* входят в порядок *Nymphaeales*. Для обоих характерна упрощенная система вегетативных органов. А. Л. Тахтаджян [213] сближает их с древними магнолиевыми, разошедшимися еще на самых ранних этапах появления покрытосемянных. Нимфейные включают в себя около 60 видов, относящихся к 4 родам, которые распространены в основном в тропических и суб-

тропических районах Старого Света. Представляют собой корневищные травы с плавающими листьями. Семейство экогенетически связано с мочажинами. Описываемые виды входят в пресноводный флорогенетический комплекс.

*Nymphaeaceae* — первичное семейство, геологическая история которого начинается с мела и связана с палеотропиками. Очевидно, с самого начала было представлено экологически специализированными формами, сохранению которых благоприятствовала водная среда. Начавшаяся с конца миоцена бореализация и континентализация климата, по-видимому, только в слабой степени способствовала модернизации семейства. Наиболее теплолюбивые формы на нашей территории выпали. К новой изменяющейся природной обстановке приспособились виды, которые ранее были связаны с умеренно холодными районами арктической флоры. В целом же семейство оказалось малопластичным. Во всяком случае скорость развития природной обстановки превысила адаптационные возможности нимфейных, хотя там, где они находят известный оптимум, его представители выступают ценообразователями.

*Nymphaea candida* Presl. Растет по стоячим и медленно текущим водоемам с илистыми грунтами на глубине от 1 до 3 м преимущественно в Полесье и Лесостепи. В Молдове встречается в водоемах Днестра [191] Евразийский бореальный вид на субтропической основе. В составе нашей флоры, очевидно, плиоценовое включение.

*Nymphaea alba* L. Растет на всей территории, преимущественно в лесостепной и степной зонах, в стоячих и медленно текущих водоемах, на юге — в плавнях. Активный вид с европейским (пан-европейским) ареалом.

*Nymphaea minoriflora* (Simonk.) Wissjul. Среднеевропейский вид, известен лишь из Полесья Украины и северной полосы Лесостепи. По устному сообщению М. В. Клокова, прежде встречался в водоемах Северского Донца, однако гербарные сборы не сохранились. Близок к предыдущему виду и иногда приводится как экологическая форма последнего [63], хотя достаточно четко отличается морфологически и особенно по структуре пыльцевых зерен.

*Nuphar lutea* (L.) Smith. Растет на всей территории в водоемах со стоячей или текущей водой; часто доминирует. Ареал европейско-древнесредиземноморский.

### *Ceratophyllaceae* A. Gray

По А. Л. Тахтаджяну [213], представляет собой наиболее специализированное, полностью гидрофильное семейство с 10 видами, относящимися к единственному роду с почти космополитным распространением. Морфологически представляют собой травы с сильно рассеченными листьями. Рассматриваемые виды



входят в пресноводный флороценогенетический комплекс, с которым связаны преемственно.

*Ceratophyllaceae* является древним высокоспециализированным семейством, которое дошло в обедненном составе.

*Ceratophyllum demersum* L. Распространен на всей территории в водоемах разных типов, где иногда образует густые заросли. Ареал голарктико-древнесредиземноморский на палеотропической основе.

*Ceratophyllum tanaiticum* Sapieg. Причерноморский эндем, известный из Лесостепи и Степи левобережной Украины. Встречается в озерах и сильно обводненных болотах с повышенной концентрацией солей. Известен в ископаемом состоянии из постплиоценовых отложений.

*Ceratophyllum submersum* L. Растет рассеянно на всей территории в водоемах разных типов. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе.

### *Ranunculaceae* Juss.

Обширное семейство, входящее в порядок *Ranunculales*. Включает в себя 45 родов и до 2 тыс. видов, распространенных преимущественно в умеренных областях Голарктики, реже в околотропических и тропических районах. Наиболее архаичные формы распространены в Юго-Восточной Азии и некоторых областях Северной Америки. Экогенетическая эволюция шла по пути освоения экотопов с разным водным режимом. Очень четко выражена гигрофилия.

*Caltha palustris* L. Растет почти на всей территории, чаще в Полесье и Лесостепи на заболоченных лугах и травяных болотах, вдоль ручьев и небольших рек, в мочажинах. Активный вид, очень красочный и эффектный во время массового цветения. Ареал циркумбореальный, с широким распространением в более южные районы. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, где, по-видимому, представляет собой плиоценовое включение. Исходно, очевидно, связан с палеокомплексом уремы, сформировавшимся в бореальных областях. Экогенетически типичный мочажинный вид.

*Caltha cornuta* Schott, Nym. et Kotschy. Растет в аналогичных условиях, что и предыдущий вид. Ареал европейский (паневропейский). Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. В плиоцене, очевидно, входил в гигрофильный вариант прерийного палеокомплекса.

*Trollius europaeus* L. Отмечен в Полесье и северной полосе Лесостепи на влажных лугах, среди зарослей кустарников и заболоченных поймах рек, в сырых разреженных лесах. Европейский бореальный вид, входящий в гигрофильный вариант таежного флороценогенетического комплекса. Для нашей территории представляет собой плейстоценовое включение.

*Myosurus minimus* L. Широко распространен на всей территории на сырых местах. Ареал условно биполярный. С большей долей вероятности может быть отнесен к комплексу псаммоэфемеретума.

*Batrachium* S. F. Gray. Полностью гидрофильный род. Представляет собой пример далеко зашедшей гидрофилии в семействе, что выразилось прежде всего в его специализации. Род очень древний, очевидно, палеогеновый и непосредственно выводится из рода *Ranunculus*, с которым иногда объединяется. Рассмотренные виды входят в пресноводный флороценогенетический комплекс.

*Batrachium gilibertii* V. Krecz. Встречается в Полесье и Лесостепи, где растет в водоемах разных типов. Среднеевропейский вид.

*Batrachium rionii* (Lagger) Nym. Растет в слегка солоноватых водоемах на востоке Лесостепи и в степных районах, особенно в дельте Дуная и пойменных водоемах Днестра. Ареал европейско-западно-древнесредиземноморский на голарктической основе.

*Batrachium foeniculaceum* (Gilib.) V. Krecz. Встречается в водоемах разных типов на всей территории. В дельтовых участках рек на юге степной зоны приурочен к опресненным заливам. Ареал аналогичный предыдущему виду.

*Batrachium kaufmannii* (Clerc) V. Krecz. Распространен в водоемах Полесья и в Лесостепи. Бореальный евразийский вид, представляющий собой для флоры исследуемой территории плеистоценовое включение.

*Batrachium carinatum* Schur. Изредка встречается в водоемах Полесья и Лесостепи. Ареал среднеевропейский.

*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch. Отмечен на всей территории в водоемах разных типов. Очень полиморфный вид с условно биполярным ареалом.

*Ranunculus* L. Обширный род, включающий в себя до 400 видов, распространенных в обоих полушариях. Четко выражены основные экологические линии развития, в их числе и гигрофильная.

Род *Ranunculus*, если рассматривать его в широком смысле, включая роды *Batrachium*, *Buschia*, *Ficaria*, — древний, восходящий, очевидно, к палеогену. Первичные формы были связаны с гигрофильными или, по крайней мере, мезофильными экотопами. Последующая экологическая эволюция в сторону гигрофилии выразилась в появлении специализированных форм водных лютиков. Кривофильная линия развития, более новейшая и прогрессивная, может быть прямо или косвенно связана со сложными процессами дифференциации арктической флоры. Тогда же появились и бореальные микротермные формы, преимущественно мезофильные.

*Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd. Спорадически встречается на всей территории по топким берегам рек и озер, на сильно обводненных болотах и в воде. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в пресно-

водный флороценогенетический комплекс. Экогенетически мочажинный вид.

*Ranunculus flammula* L. Отмечен на всей территории, чаще в Полесье и Лесостепи на сырых и заболоченных лугах, травяных болотах. Ареал циркумбореальный с обширными дизъюнкциями. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, где представляет собой плиоценовое включение.

*Ranunculus lingua* L. Растет на всей территории по заболоченным берегам рек и озер, на травяных болотах, в зарослях кустарниковых ив. Ареал европейско-древнесредиземноморский с широким распространением к северу, что, по-видимому, связано с новейшими изменениями климата. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В плиоцене, очевидно, был связан с гигрофильным вариантом прерийного палеокомплекса.

*Ranunculus sceleratus* L. Встречается на всей территории по окраинам болот, на берегах рек и озер, в заболоченных кустарниках. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Ranunculus pseudobulbosus* Schur. Рассеян по всей территории на заболоченных лугах и по берегам рек. Крайние северные точки произрастания — в долине Припяти в Белоруссии [97]. Ареал средневропейско-западно-средиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В плиоцене, очевидно, входил в гигрофильный вариант саванноидного палеокомплекса.

*Ranunculus repens* L. Распространен почти повсеместно и преимущественно на сырых лугах, по окраинам травяных болот, в зарослях кустарников, редколесьях. В заболоченных лесах встречается форма с крупными опушенными листьями. Вид полиморфный. Ареал европейско-западно-сибирский бореальный. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс.

*Ranunculus reptans* L. Изредка встречается на мелководьях и по берегам водоемов Полесья. Ареал циркумбореальный с последующим распространением в более южные районы. Входит в комплекс псаммоэфемеретума.

*Buschia lateriflora* (DC.) Ovcz. Относится к роду, близкому к предыдущему. Редкий вид на болотах и сырых местах в немногих местах западной Лесостепи и Степи Украины (всего 2 местонахождения). Ареал предположительно европейско-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене был, очевидно, связан с саванноидным палеокомплексом.

Род *Thalictrum* L. Включает в себя до 100 видов, является голарктическим по распространению. Экологическая эволюция шла по линии приспособления к мезоксерофильным условиям, особенно в областях Древнего Средиземноморья. Гигрофильная линия выражена слабо.

*Thalictrum lucidum* L. Отмечен на всей территории, чаще в Полесье и северной полосе Лесостепи, где иногда доминирует на заболоченных лугах, в зарослях кустарников, по окраинам торфя-

ных болот. Восточно-европейский вид, входящий в древесный мелколистный мезогигрофильный комплекс. Прежде был связан с прерийным палеокомплексом.

*Thalictrum flavum* L. Часто встречается на пойменных заболоченных лугах в бассейне Днепра, Северного Донца. Растет также по берегам рек и в редколесьях. Бореальный евразийский вид, связанный с комплексом гигрофильного высокотравья.

*Ficaria verna* L. Растет на всей территории на сырых местах в лиственных лесах, в лесных оврагах и балках. Образует весеннюю красочную синусию. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в гигрофильный вариант неморального флороценогенетического макрокомплекса, с которым, очевидно, связан преимущественно.

### *Brassicaceae Burnett*

Семейство включает в себя до 300 родов и более 2 тыс. видов, распространённых преимущественно в Северном полушарии. Центр видообразования — области Древнего Средиземноморья, а для отдельных родов — арктические районы. Основные линии экологической эволюции — ксерофильная и мезофильно-криофильная; гигрофильная выражена слабо. Мы рассматриваем 18 гигрофильных видов.

*Cochlearia polonica* E. Froehl. Единственное местонахождение в Подолии, в верховьях Западного Буга на болоте [69]. Вид со средневропейским ареалом. Предположительно может быть отнесен к травяно-моховому мезогигрофильному комплексу. Экогенетически связан с родниковыми водами, богатыми известью.

*Nasturtium officinale* A. Br. Найден в западных областях Украины и в Молдове на обводненных участках травяных болот, по берегам рек и ручьев. Ареал европейско-древнесредиземноморский с распространением в околотропические районы. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. Экогенетически связан с какими-то специфическими гидроэкотопами.

Род *Rorippa* Scop. *Rorippa austriaca* (Crantz) Bess. Встречается на переувлажненных участках болот, по берегам рек и ручьев, на заболоченных лугах, по днищам балок. Ареал средне-европейско-западно-средиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. Ранее, по-видимому, входил в гигрофильный вариант саванноидного палеокомплекса, где был приурочен к временным водотокам.

*Rorippa amphibia* (L.) Bess. Растет повсеместно на всей территории, в южных районах становится редким, по берегам рек и разных водоемов, преимущественно в текучей воде. Один из пионеров зарастания, позднее вытесняющийся другими гидрофитами. Европейско-сибирский бореальный вид. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. На нашей территории представляет собой плиоценовое включение.

*Rorippa brachycarpa* (C. A. Mey) Hayek. Встречается в лесостепных и степных районах Украины по берегам водоемов, в полях. Ареал понтическо-туранский с широким распространением в северные и восточные районы. Предположительно может быть отнесен к комплексу гигрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене был, очевидно, связан с саванноидным палеокомплексом.

*Rorippa palustris* (L.) Bess. Распространен на всей территории, предпочитает травянистые группировки на влажных песчаных и супесчаных местах, илистых грунтах. Вид с условно космополитным ареалом. Входит в комплекс псаммоэфимеретума. Экогенетически связан с влажными песками, что обусловило широкое географическое распространение вида.

*Rorippa sylvestris* (L.) Bess. Встречается во всех районах. В самых южных становится редким видом. Растет на влажных местах по берегам рек и озер, иногда сорничает. Ареал средне-европейско-западно-древнесредиземноморский с распространением в северные районы. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

Род *Cardamine* L. Включает в себя более 100 видов, распространенных в умеренно холодных областях обоих полушарий. Основная экологическая линия развития — мезоксерофильная, что видно и на рассмотренных нами видах.

*Cardamine impatiens* L. Встречается на всей территории, чаще в Полесье и в Лесостепи во влажных лиственных лесах и среди зарослей кустарников, на болотах и сырых лугах. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами.

*Cardamine parviflora* L. Отмечен во влажных лесах и кустарниках, сырых и заболоченных лугах Полесья и Лесостепи. Ареал голарктическо-древнесредиземноморский с обширными дизъюнкциями. Входит в альнетальный комплекс. Экогенетически связан с подвижными экотопами в местах распространения текучих и выклинивающихся вод.

*Cardamine flexuosa* With. Растет в лесных и лесостепных районах на влажных местах преимущественно в составе травянистых группировок, иногда во влажных лиственных лесах. Редкое растение. Горно-равнинный среднеевропейский вид, который может быть условно отнесен к комплексу гигрофильного высокотравья.

*Cardamine pratensis* L. Обилен в лесных районах на сырых заболоченных лугах, по берегам ручьев и небольших речек, в редколесьях. В лесостепных и степных районах становится редким. Циркумбореальный вид, входящий в лесолуговой мезогигрофильный комплекс.

*Cardamine dentata* Schult. Найден на всей территории, чаще в лесостепных районах на сырых лугах, вдоль ручьев и рек. Евразийский бореальный вид, входящий в комплекс гигрофильного высокотравья, где представляет собой плиоцен-плейстоценовое включение.

*Cardamine amara* L. Встречается на всей территории, чаще на Украинском и Белорусском Полесье и в Лесостепи, где предпочитает лесные группировки на влажных почвах. Европейско-западно-сибирский бореальный вид, входящий в альнетальный флороценогенетический комплекс.

*Barbarea stricta* Andrз. Отмечен на всей территории, чаще в лесных и лесостепных районах во влажных лиственных лесах. В степных районах становится редким растением. Вид с европейско-средиземноморско-атлантическим ареалом. Входит в альнетальный комплекс. Экогенетически связан с текущими и выклинивающимися водами.

Род *Barbarea* R. Br. включает в себя до 15—17 видов, распространенных в умеренных областях обоих полушарий. Род в основном мезофильный со слабо выраженной гигрофилией.

Род *Subularia* L. Монотипный и, очевидно, представляет собой фрагмент более многочисленного миоцен-плиоценового рода.

*Subularia aquatica* L. По-видимому, исчезнувший из флоры Украины вид. Ранее был известен из немногих местонахождений. Ареал циркуматлантический (амфиатлантический, по Хультену [258]). Элемент пресноводного комплекса.

### *Droseraceae* Salisb.

Семейство включает в себя 4 рода и до 90 видов, распространенных в обоих полушариях. Экологическая эволюция шла по пути приспособления к гигрофильно-криофильным условиям.

Род *Drosera* L. Самый многочисленный в семействе и включает в себя до 80—85 видов, распространенных в областях с влажным климатом. Наибольшее их количество встречается в Австралии, Южной Африке, Мадагаскаре, юго-востоке Северной Америки. Род с субтропическими или даже тропическими связями. Наши виды представляют собой наиболее холодолюбивые, горные по происхождению, формы, позднее бореализированные. Экогенетически роснянки связаны с какими-то специфическими олиготрофными песками. Последующая экологическая эволюция, по крайней мере, наших видов происходила в направлении освоения биологической адекватных или близких к ним экотопов, каким оказался субстрат олиготрофных и мезотрофных болот, который по своим показателям может рассматриваться как аналог олиготрофных песков.

*Drosera intermedia* Hayne. Растет на травяно-моховых сфагновых болотах в Полесье и реже в северной полосе Лесостепи. Характерен для торфяников-верещатников. Ареал амфиатлантический [258]. По нашим данным и сведениям других авторов [10, 97], украинские и белорусские местонахождения находятся за пределами сплошного распространения вида. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

*Drosera rotundifolia* L. Растет в Полесье и северной полосе Лесостепи на травяно-мохово-сфагновых болотах, реже — травяно-гипновых. Прежде встречался на сфагновых торфяниках в Харьковской области [122] Циркумбореальный вид, входящий в травяно-моховой флороценогенетический комплекс. Представляет собой плейстоценовое включение.

*Drosera anglica* Huds. Отмечен на травяно-мохово-сфагновых болотах в Полесье, реже в северных районах Лесостепи. Прежде встречался на сфагновых болотах в степных районах. Ареал арктическо-бореальный. Входит в олигомезотрофный травяно-мохово-кустарничковый комплекс.

*Aldrovanda vesiculosa* L. Встречается спорадически на всей территории, за исключением Молдовы. Растет в водоемах Припяти [97], Днестра, дельты Дуная и других рек. Голарктико-палеотропический вид, входящий в пресноводный флороценогенетический комплекс, с которым связан преемственно.

### *Saxifragaceae* Juss.

*Saxifraga hirculus* L. Довольно редкий вид, встречающийся на торфяных болотах Полесья и в северной полосе Лесостепи на травяно-сфагновых, реже травяно-гипновых болотах. Ареал арктическо-бореальный. Входит в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный комплекс.

*Chrysosplenium alternifolium* L. Обычен почти на всей территории, чаще в лесных и лесостепных районах по днищам балок, в сырых и заболачивающихся лесах. Ареал евразийско-западно-северо-американский на голарктической основе. Входит в состав альпийского флороценогенетического комплекса, где представляет собой древний автохтонный элемент. Экогенетически связан с выклинивающимися водами и маломощными водотоками. В миоцене, скорее всего, был элементом гигрофильного варианта неморального палеокомплекса.

### *Parnassiaceae* S. F. Gray

*Parnassia palustris* L. Растет в Полесье и северных районах Лесостепи на торфянистых и заболоченных лугах по окраинам болот. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс. Экогенетически связан с «выпотами», что, однако, скрывается довольно широкой экологической пластичностью вида. Этот вид представляет собой классический объект антэкологических исследований.

### *Grossulariaceae DC.*

Семейство с мезофильной линией развития, включающее в себя 150—160 видов, распространенных в Северном полушарии и частично в Андах. Нами рассмотрено 3 мезогигрофильных вида, связанных с альпетапальным флороценогенетическим комплексом. Критико-систематический обзор дикорастущих видов смородины и крыжовника СССР был сделан А. И. Поярковой [170], данных обработки которой мы и придерживаемся.

Роды *Ribes L.* (120 видов) и *Grossularia Mill.* (20—25 видов) экогенетически связаны с выклинивающимися и слабо текучими водами. Формирование их происходило в горах. В ходе экологической дифференциации какая-то часть форм освоила соответствующие экотопы на равнинах, где была поглощена протокомплексом долинной растительности, в недрах которого позднее сформировался неморальный палеокомплекс. На основе последнего в ходе физико-географической перестройки природной среды Евразии возник альпетапальный комплекс, который и ассимилировал рассмотренные выше виды.

*Ribes spicatum Robson.* Растет в Полесье и северной полосе Лесостепи во влажных лиственных лесах, по берегам ручьев и небольших рек. Ареал среднеевропейский.

*Ribes nigrum L.* Распространен преимущественно в Полесье и Лесостепи во влажных лиственных лесах, обычно в черноольховых. На сильно обводненных участках лесных топей растет на пьедесталах деревьев. Встречается также в сырых балках и в поймах рек. Распространен чаще предыдущего. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Исходно связан с гигрофильным вариантом неморального палеокомплекса.

*Grossularia reclinata (L.) Mill.* Довольно редкий вид в северной полосе Лесостепи и несколько чаще встречается в Полесье. Растет в сырых лиственных лесах. Ареал среднеевропейский, очевидно, сокращенный.

### *Rosaceae Juss.*

Довольно большое семейство со 115—120 родами, куда относится более 3 тыс. видов. Семейство по распространению голарктическое. Основная экологическая линия развития мезоксерофильная. Гигрофилия выражена слабо. В составе гигрофильной флоры — 9 видов.

Род *Rubus L.* Распространен по всему земному шару с наибольшим разнообразием в Европе и Юго-Восточной Азии и по происхождению палеотропической. Анцестральные формы представляли лиановидные кустарники влажных субтропических долинных лесов. Дальнейшая экологическая дифференциация рода происходила в направлении ксерофитизации (Древнее Средиземноморье), бореализации (циркумполярные области) и криофилл-



зации (высокогорья в высоких широтах). В ходе адаптаций они превратились из лиан в кустарники. Рассмотренные виды представляют собой бореализированные формы.

*Rubus idaeus* L. Растет почти на всей территории во влажных лесах, в балках, на опушках. Нередко доминирует. Европейско-сибирский бореальный вид, входящий в таежный флороценогенетический макрокомплекс.

*Rubus caesius* L. Распространение и экология почти такое же, как и у предыдущего вида. Ареал евразийский бореальный. Этот и предыдущий виды для флоры исследуемой территории представляют собой плейстоценовое включение.

Род *Comarum* L. В настоящее время олиготипный и исходно субтропический или даже тропический, в неогене был представлен большим количеством форм, занимавших какие-то специфические экониши, впоследствии разрушенные в ходе общей смены физико-географических условий.

*Comarum palustre* L. Растет на сильно обводненных участках травяно-моховых и травяных болот на Украинском и Белорусском Полесье и в лесостепных районах. Иногда доминирует. Циркумбореальный вид, входящий в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс. Экогенетически связан с мочажинами.

*Potentilla erecta* L. Встречается почти на всей территории, за исключением южных степных районов. Растет по окраинам болот, на сырых опушках, в редколесьях. Горно-равнинный циркуматлантический вид (амфиатлантический, по Хультену [258]), входящий в лесной мелколиственный мезогигрофильный комплекс. Возможно, представляет собой один из компонентов деривата пушного палеокомплекса.

Род *Geum* L. Включает в себя до 30 видов, распространенных в умеренных областях обоих полушарий, большинство которых приурочено к гигрофильным экотопам.

*Geum rivale* L. Распространен почти на всей территории, за исключением самых южных степных районов. Растет во влажных лиственных лесах, редколесьях, вдоль ручьев и у выходов грунтовых вод. Горно-равнинный циркуматлантический вид, как и у Хультена [258]. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами, хотя современный экологический ареал далеко выходит за этот тип экотопов.

Род *Filipendula* Mill. Включает в себя до 12—14 разных по экологии видов, распространенных в Голарктике.

*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. Встречается на всей территории, чаще в лесных и лесостепных районах в сырых и заболоченных редколесьях, на травяных болотах, в заболоченных поймах рек. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch. Обычен почти на всей территории, исключая большую часть степных районов. Предпочитает сырые и заболоченные леса, редколесья. Иногда растет

на послелесных лугах. Активный вид. Ареал европейско-восточно-древнесредиземноморский. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс.

Оба вида относятся к подроду *Ulmaria Moench* и морфологически близки, что дало повод некоторым исследователям считать их за один — *F. ulmaria*. Происхождение ареалов и их систематические связи рассматривались разными авторами, в частности В. Н. Васильевым. Анцестральная форма была связана с какими-то влажными пионерными группировками долинных третичных лесов. При распадении строя последних произошла дифференциация теневых и открытых форм. Виды еще не обособились четко ни морфологически, ни экологически (оба нередко растут вместе и, очевидно, гибридизируют).

Род *Sanguisorba L.* Включает в себя до 30 видов, распространенных в Северном полушарии. Из них около десяти тяготеют к северо-восточным районам Берингии. На отдаленные гипотетические связи с ними указывает современный ареал и экология рассмотренного вида.

*Sanguisorba officinalis L.* Встречается почти на всей территории; к югу становится редким. Растет по окраинам болот, на сырых и торфянистых лугах. Иногда доминирует. Ареал евразийско-западно-североамериканский на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В плиоцене, очевидно, был связан с прерийным палеокомплексом.

Род *Padus Mill.* Насчитывает до 15 видов, распространенных в умеренных областях обоих полушарий. Основная экологическая линия развития мезофильная, гигрофильная выражена слабо.

*Padus avium Mill.* Растет на всей территории, чаще в лесных и лесостепных районах вдоль русел аллювиально недействительных рек, по днищам балок, вдоль ручьев, притеррасным понижениям. Активный вид с евразийским бореальным ареалом. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами. Входит в альнетальный комплекс, где представляет собой плиоценовое включение. Этот вид широко распространен в бореальных районах СССР и приурочен к физиономически обособленному, но флороценогенетически сборному комплексу уремы.

### *Fabaceae Lindl.*

Обширное семейство, включающее в себя около 500 родов и более 12 тыс. видов и представленное почти исключительно мезофитами и ксерофитами. Гигрофильная линия едва намечается.

*Lathyrus palustris L.* Растет на всей территории, чаще в лесных и лесостепных районах, преимущественно в составе травянистых группировок на сырых и заболоченных лугах, по окраинам болот. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, с которым, очевидно, связан преемственно.

### *Geraniaceae Juss.*

Голарктическое семейство с 11 родами и примерно 600 видами. По экологии мезофильное и ксерофильное, иногда криофилизированное. Гигрофильная линия развития едва намечается. У нас 2 вида, относящихся к роду *Geranium L.*, наиболее многочисленному в семействе.

*Geranium robertianum L.* Растет в основном в Полесье и Лесостепи, где встречается в сырых и заболоченных лиственных лесах. Европейско-древнесредиземноморский вид, входящий в альнетальный флороценогенетический комплекс. Четко выраженная умброфилия указывает на прежние связи с влажными долинными неогеновыми лесами.

*Geranium palustre L.* Растет на всей территории, чаще в Полесье и в Лесостепи на заливных лугах низкого уровня, по окраинам болот, в зарослях кустарников. Ареал средневропейско-западно-древнесредиземноморский. Входит в гигрофильное высоко-травье, с которым связан преемственно.

### *Linaceae S. F. Gray*

Семейство преимущественно мезофильно-ксерофильное, включающее в себя 25 родов и до 500 видов. Гигрофильная линия развития едва намечается.

*Linum catharticum L.* Растет чаще в Полесье на сырых лугах и среди зарослей кустарников. К югу становится редким. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в лесолуговой мезогигрофильный флороценогенетический комплекс. В плиоцене, очевидно, был связан с прерийным палеокомплексом. По-видимому, представляет собой остаток мезогигрофильной группы, экологическая эволюция которой в сторону гигрофилии не получила развития.

*Radiola linoides Roth.* Рассеянно встречается на всей территории в травянистых, иногда замоховелых группировках, на сырых песчаных и супесчаных почвах. Ареал европейско-средиземноморский. Предположительно входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

### *Polygalaceae R. Br.*

Небольшое семейство, включающее в себя 10 родов и до 700 видов, распространенных в основном в тропических и субтропических районах.

*Polygala amarella Crantz.* Растет преимущественно в Полесье и северной полосе Лесостепи. К югу становится редким. Предпочитает сырые и торфянистые луга. Европейский бореальный вид, входящий в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс. Пред-

ставляет собой, вероятно, позднеплиоценовое или даже плейстоценовое включение.

*Polygala decipiens* Bess. Встречается на сырых послелесных лугах. Полесско-прибалтийский эндем, входящий в лесолуговой комплекс. Этот и предыдущий вид относятся к секции *Eupolygala Bennet*. Вид связан с полесской флорой, эндемичное ядро которой требует дальнейшего изучения.

*Polygala vulgaris* L. Растет преимущественно в Полесье и прикарпатских районах. Предпочитает сырые луга и редколесья. Ареал в общем европейский. Входит в лесолуговой мезогигрофильный комплекс. В плиоцене был, очевидно, связан с прерийным палеокомплексом.

### *Euphorbiaceae Juss.*

Большое семейство, включающее в себя 270 родов и до 4,5 тыс. видов, распространенных преимущественно в тропических и околотропических районах. Основной линией экологической эволюции, по крайней мере, в умеренных областях Голарктики, была мезофильно-криофильная. Гигрофильная едва намечается.

*Euphorbia palustris* L. Растет на всей территории на сырых и заболоченных местах в травянистых группировках. Вид с голарктико-древнесредиземноморским ареалом, входящим в комплекс гигрофильного высокотравья, с которым, очевидно, связан преимущественно.

*Euphorbia lucida* Waldst. et Kit. Растет на всей территории на сырых заболоченных местах вдоль ручьев и рек обычно в составе травянистых группировок. Среднеевропейский вид, входящий в комплекс гигрофильного высокотравья. В плиоцене, очевидно, был связан с гигрофильным вариантом прерийного палеокомплекса.

### *Callitrichaceae Link*

Почти полностью гидрофильное семейство, включающее в себя 1 род с 26 видами, распространенными по всему земному шару. У нас 4 вида, которые входят в пресноводный флороценогенетический комплекс.

*Callitriche hermaphrodita* L. Довольно обычный вид в Полесье и Лесостепи. Растет в водоемах разных типов. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. В системе рода занимает изолированное положение и относится к монотипной секции *Pseudocallitriche Hagelm*. Экогенетически связан с мочажинами.

*Callitriche cophocarpa* Sendtner. Растет в лесных и лесостепных районах, речках, старицах, сильно обводненных участках болот. Ареал евразийско-древнесредиземноморский. В зависимости от экологических условий образует несколько форм. Этот и следующие два вида относятся к секции *Eucallitriche Hagelm*.

*Callitriche verna* L. Распространен на всей территории. В зависимости от экологических условий очень переменчивый вид, образующий на сырой почве наземные формы. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

*Callitriche stagnalis* Scop. Изредка встречается в неглубоких водоемах в Полесье и в Лесостепи. Ареал условно космополитный. Изменчивый вид, образующий наземную форму.

### *Balsaminaceae* A. Rich.

Своеобразное тропическое и околотропическое семейство с 2 родами, включающими в себя до 450 видов. Немногие представители есть в высоких широтах.

*Impatiens noli-tangere* L. Растет в сырых и заболоченных лесах на всей территории, чаще в лесных и лесостепных районах. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в альпийский флорогенетический комплекс.

### *Rhamnaceae* Juss.

В основном тропическое или околотропическое семейство с 50 родами и 500 видами.

*Rhamnus frangula* Mill. Арктотретичный, включающий в себя до 50 видов.

*Rhamnus alnus* Mill. Растет на всей территории, чаще в Полесье и в Лесостепи в сырых заболоченных лесах, по днищам балок. К югу становится редким. Ареал европейско-сибирский бореальный. Входит в состав лесного мелколистного мезофитного комплекса. Для нашей флоры представляет собой, очевидно, плиоценовое включение. Наиболее бореализированный в роде.

### *Hypericaceae* Juss.

Преимущественно голарктическое семейство, по горным цепям проникающее в тропики. Включает в себя 47 родов и до 850 видов. Основная экологическая линия развития мезофитно-ксерофитная. Гигрофития выражена слабо.

*Hypericum tetrapterum* Fries. Спорадически встречается на влажных и заболоченных лугах, по берегам рек и ручьев, по окраинам болот. Распространен на Украине. Европейско-западно-древнесредиземноморский вид, входящий в комплекс гигрофитного высокогорья, которым, очевидно, еще недостаточно ассимилирован. В плиоцене, по-видимому, был связан с гигрофитным вариантом саванноидного палеокомплекса.

*Hypericum humifusum* L. Распространен в Полесье по окраинам травяных болот, сырым пескам, торфянистым лугам. Ареал западноевропейско-балтийский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

### *Elatinaceae Dumort.*

Включает в себя 2 рода с 45 видами. У нас 3 вида, относящихся к роду *Elatine* L., которые входят в пресноводный флороценогенетический комплекс.

Род *Elatine* L. Включает в себя до 25 видов. Биоморфологически это очень нежные однолетники, которые в зависимости от экологических условий образуют наземные и водные формы. Экогенетически обсуждаемые виды связаны с мочажинами. Род, несомненно, древний, тропический по происхождению. Анцестральные формы, очевидно, представляли многолетние травы. Переход к терофитам не всегда следует рассматривать как процесс переработки макротермных форм в мезомикротермные вследствие общей бореализации. Он мог происходить и в результате ксерофитизации флоры и появления обширной зоны жизни, связанной с периодически высыхающими водоемами, что характерно для областей Древнего Средиземноморья.

*Elatine alsinastrum* L. Растет на всей территории, часто во временных водоемах, канавах; в степи — в обводненных подах. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Довольно изменчивый даже в пределах исследуемой территории.

*Elatine gyrosperma* Dueben. Рассеян по всей территории в мелководных водоемах, на обводненных участках болот, в канавах, подах. К югу становится редким. Ареал такой же, как и у предыдущего вида.

*Elatine hungarica* Moesz. Встречается преимущественно в степных районах в подах и по другим обводненным местам. Ареал евразийско-западно-древнесредиземноморский на голарктической основе.

### *Frankeniaceae S. F. Gray*

Небольшое семейство, включающее в себя 5—6 родов с 50—60 видами, распространенными преимущественно в областях Древнего Средиземноморья. Основная экологическая линия развития галофильно-мезоксерофильная. Гигрофилия выражена слабо. Оба рассматриваемых вида входят в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс.

*Frankenia hispida* DC. Встречается по побережьям Черного и Азовского морей на мокрых и рыхлых солончаках. Ареал западно-древнесредиземноморский.

*Frankenia pulverulenta* L. Распространение такое же, как и у предыдущего вида. Ареал древнесредиземноморский.

### *Violaceae Batsch*

Семейство включает в себя 15—16 родов с 850 видами, распространенными по всему земному шару. Гигрофилия в наибольшей степени выражена у рода *Rinorea Aubl.*, который распространен в тропических дождевых лесах. В составе нашей флоры 3 вида рода *Viola* L., флороценогенетически связанные с альпетапальным комплексом.

*Viola uliginosa* Bess. Распространение ограничивается Полесьем и северной полосой Лесостепи. Растет в разных типах ценозов, чаще в сырых лиственных лесах. Ареал средневропейский.

*Viola palustris* L. Встречается на всей территории, к югу становится редким. Растет в разных ценозах, чаще в сырых и заболоченных лесах. Европейский бореальный вид.

*Viola epipsila* Ledeb. У нас довольно редкое растение, встречающееся преимущественно в сырых и заболоченных лесах, часто на послелесных лугах. Бореальный европейский вид.

Рассмотренные виды экогенетически связаны с какими-то специфическими переувлажненными экотопами, скорее пионерными.

### *Lythraceae Jaume*

Семейство включает в себя 22 рода с 450 видами, большинство которых представлено мезогигрофитами, распространенными в тропических районах. В составе нашей флоры 3 рода с 14 видами.

*Peplis alternifolia* Bieb. Встречается преимущественно в южных районах на влажных песках. По Днепру и Северскому Донцу поднимается в лесостепные районы. Единичные местонахождения отмечены в Белоруссии [96]. Понтическо-туранский вид, входящий в комплекс псаммоэфемеретума.

*Peplis portula* L. Растет на всей территории, чаще в Полесье на влажных песках и речных илах. Западно-древнесредиземноморский вид с широкой иррадиацией к северу. Входит в комплекс псаммоэфемеретума.

Оба рассмотренных вида экогенетически связаны с влажными песками; в миоцен-плиоцене входили в гигрофильный вариант саванноидного палеокомплекса.

Род *Lythrum* L. Небольшой, включающий в себя 30 видов, распространенных на всех континентах. Род, безусловно, древний, на субтропической основе. Первичные формы рассмотренных видов были приурочены к каким-то влажным пионерным субстратам. В связи с аридизацией климата в областях Древнего Средиземноморья дальнейшая морфологическая и экологическая эволюция

шла по пути выработки однолетних форм и приспособления к сезонным колебаниям влажности.

*Lythrum virgatum* L. Отмечен на всей территории на заболоченных лугах, по берегам рек и ручьев. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене был, очевидно, связан с саванноидным палеокомплексом.

*Lythrum salicaria* L. Растет на всей территории по берегам рек и ручьев, на сырых лугах. Активный вид с голарктико-древнесредиземноморским ареалом. Типичный представитель комплекса гигрофильного высокотравья, с которым связан преемственно.

*Lythrum intermedium* Ledeb. Распространение ограничивается в основном степными районами Украины, где растет по днищам балок, в плавнях и на косах. Древнесредиземноморский вид, иррадиировавший далеко в восточные районы. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене был, по-видимому, связан с гигрофильным вариантом саванноидного палеокомплекса.

Все три вида относятся к секции *Salicaria*. Как замечает М. В. Клоков [91], эту группу можно рассматривать в качестве самостоятельного рода.

*Lythrum tribracteatum* Salz. ex Spreng. Распространение ограничивается преимущественно степными и реже лесостепными районами Украины. Растет на влажных солончаковых местах в составе травянистых ценозов. Понтическо-туранский вид, входящий в комплекс подового эфемеретума. В миоцен-плиоцене элемент гигрофильного варианта саванноидного палеокомплекса.

*Lythrum sophiae* Klok. Растет на влажных местах по днищам степных подов на юге Украины. Часто встречается в Чапельском поде в Аскании-Нова. Причерноморский эндем, входящий в комплекс подового эфемеретума.

Этот и предыдущий вид относятся к секции *Salzmannia*.

*Lythrum hyssopifolium* L. Растет на всей территории на влажных песках, по берегам рек и различных водоемов. Вид с условно космополитным ареалом, входящий в комплекс псаммозфемеретума. Экогенетически связан с влажными песками. Этот вид и следующие относятся к секции *Pentaglossum* (Forsk.) Klok.

*Lythrum melanospermum* Savul. et Zahar. Найден на влажных песках на крайнем юге степной зоны Украины. Бессарбский эндем, входящий в песчаный аллювиальный комплекс.

*Lythrum thymifolia* L. Встречается на юге степной зоны Украины в подах и на сырых и заболоченных местах. Западно-древнесредиземноморский вид, связанный с комплексом подового эфемеретума. В миоцен-плиоцене входил в гигрофильный вариант саванноидного палеокомплекса.

*Lythrum hybridum* Klok. Растет в расщелинах гранитных обнажений в юго-западных районах Степи Украины по рекам Кальмиус, Грузкий Еланчик, Каратыш. Приазовский (меотический) эндем. Занимает изолированное положение в секции *Pentaglossum* (Forsk.) Klok. Трудно решить, к какому комплексу относится дан-



ный вид, так как нынешние экотопы явно вторичные. Вероятно, он был связан с влажными долинными лесами, где занимал подвижные субстраты.

*Middendorfia borysthena* (Bieb. ex Schrank) Trautv. Довольно обычное растение в бассейне Днепра, где чаще растет на влажных песках в составе травянистых ценозов. В степи встречается в подах. Восточно-европейский вид, связанный с комплексом псаммоэфемеретума. В плиоцене, вероятно, входил в саванноидный палеокомплекс.

### *Onagraceae Juss.*

Включает в себя 36 родов и около 500 видов. Преимущественно тропическое и субтропическое семейство, распространенное в Новом Свете. Выражены все линии экологического развития. У нас 10 видов, относящихся к 2 родам.

Род *Epilobium* L. Включает в себя до 160 видов, распространенных в теплоумеренных областях обоих полушарий. Наши виды представляют собой микротермные бореализированные формы, возникшие путем переработки более термофильных.

*Epilobium hirsutum* L. Распространен на всей территории на болотах, по берегам ручьев и рек, в сырых кустарниках и травянистых группировках. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, с которым, очевидно, связан преемственно.

*Epilobium parviflorum* Schreb. Чаще встречается в Полесье и Лесостепи в составе травянистых группировок на болотах, по берегам, на сырых лугах. В степных районах довольно редкое растение. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, с которым связан преемственно. По сравнению с предыдущим, более мезотермный вид.

*Epilobium tetragonum* L. Встречается на всей территории по берегам рек и озер, на болотах. Предпочитает травянистые группировки. Иногда сорничает. Ареал голарктико-палеотропический. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. Экогенетически связан с выклинивающимися водами.

*Epilobium roseum* Schreb. Распространен на всей территории, преимущественно в составе травянистых группировок на сырых и обводненных местах. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. Экогенетически связан с выклинивающимися водами. В миоцен-плиоцене был, вероятно, связан с высокотравными гигрофильными группировками саванноидного палеокомплекса.

*Epilobium nervosum* Boiss. Встречается изредка в северных районах на болотистых местах, по ручьям, берегам малых рек. Европейско-западносибирский вид, входящий в комплекс гигрофильного высокотравья. Для нашей флоры, очевидно, представляет собой плейстоценовое включение.

*Epilobium palustre* L. Распространен на всей территории, чаще в Полесье и северной полосе Лесостепи. Циркумбореальный равнинно-субальпийский вид, ассимилированный комплексом гидрофильного высокотравья.

Род *Circaea* L. Арктотретичный, сформировавшийся в высоких широтах, и в настоящее время, очевидно, угасающий. Выпадение большинства видов связано с разрушением арктотретичной флоры.

*Circaea alpina* L. Встречается в Полесье и северных лесостепных районах обычно в сырых хвойных лесах. Ареал циркумбореальный с широким распространением в более южные районы, что, очевидно, произошло в плиоцене. Элемент таежного флороценогенетического комплекса, который на исследуемой территории представлен фрагментарно. По крайней мере, А. И. Толмачев [218] относит этот вид к таежной свите. Поглощается альнетальным комплексом.

*Circaea lutetiana* L. Нечасто встречается на всей территории. Предпочитает тенистые серые леса, берега лесных речек и ручьев. Ареал, по Н. В. Козловской и В. И. Парфенову [97], европейско-малоазиатский. Реликтовый вид, исходно связанный с влажными тенистыми лесами. На исследуемой территории поглощается альнетальным комплексом; в Центральной Европе, — по-видимому, фагетальным.

### *Trapaceae Dumort.*

Полностью гидрофильное семейство с единственным родом *Trapa* L. и не выясненным числом видов, известен из Евразии и Африки. Для нашей территории систематическая обработка этого рода дана Д. Н. Доброчаевой [54]. Виды рода — однолетние растения с плавающими на поверхности воды цельными листьями, собранными в розетку. У нас 10 видов, которые относятся к пресноводному флороценогенетическому комплексу, с которым связаны исходно.

По систематике, географии, экологии и ценологии видов рода *Trapa* имеется большая литература, частично сведенная В. Н. Васильевым. Несомненно, что этот род древний, реликтовый с четкими палеотропическими связями. Исходно это были многолетние или двулетние амфибийные растения, приуроченные к мочажинам открытых или полулесных группировок в областях с высокой влажностью воздуха и теплым субтропическим или тропическим климатом. Аридизация и бореализация климата обусловили дальнейшую биоморфологическую эволюцию рода, которая сопровождалась освоением водной среды и переходом к однолетним формам.

*Trapa natans* L. Встречается в водоемах бассейнов рек Днепра и Днестра. Ареал среднеевропейско-западно-древнесредиземноморский.

*Trapa flerovii* Dobrocz. Причерноморский эндем, отмечен в водоемах Южного Буга, Днестра и Килийской дельты Дуная.

*Trapa rossica* V. Vassil. Рассеянно встречается в реках и озерах Украины. Ареал средневропейско-западно-древнесредиземноморский.

*Trapa borysthenica* V. Vassil. Распространен в водоемах бассейна Днестра на Украине и в южной Белоруссии. Днепровский эндем.

*Trapa maeotica* Woronow. Приводится для низовьев р. Конка, ныне затопленной водами Каховского водохранилища. Причерноморский эндем.

*Trapa macrorhiza* Dobrocz. Растет в заводях низовий Днестра и его притоков, Килийской дельте Дуная. Причерноморский эндем.

*Trapa danubialis* Dobrocz. Найден в заводях дельты Дуная. Бессарабский эндем.

*Trapa ucrainica* V. Vassil. Растет в водоемах Днестра степной зоны. Днепровский эндем.

*Trapa vilkoviensis* V. Vassil. Встречается в устье Дуная в окрестностях г. Вилково близ о-ва Полуденного. Причерноморский эндем.

*Trapa pseudocolchica* V. Vassil. Растет в водоемах Килийской дельты Дуная. Причерноморский эндем.

### *Haloragaceae* R. Br.

Полностью гидрофильное семейство, включающее в себя 7 родов и до 100 видов. В нашей флоре 3 вида, относящиеся к роду *Myriophyllum* L., которые входят в пресноводный флороценогенетический комплекс.

*Myriophyllum alterniflorum* DC. Приводился для окрестностей г. Львова. Ареал, по Хультену [258], амфиатлантический.

*Myriophyllum verticillatum* L. Спорадически встречается в стоячих и медленно текущих водоемах на всей территории. Ареал условно космополитный.

*Myriophyllum spicatum* L. Часто встречается на всей территории в водоемах разных типов и нередко выступает ценозоообразователем. Ареал голарктико-древнесредиземноморский.

### *Hippuridaceae* Link

Включает в себя водные и прибрежно-водные растения. В семействе 1 род.

*Hippuris lanceolata* Retz. Растет на всей территории, к югу становится редким. Встречается на болотах, в лужах, канавах. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в пресноводный флороценогенетический комплекс. Экогенетически типичный мочажинный вид. Растение очень изменчивое и образует многочисленные формы.

### *Apiaceae Lindl.*

Семейство включает в себя 260 родов и до 3 тыс. видов, распространенных преимущественно в умеренных и субтропических районах. Основная линия экологической эволюции мезоксерофильная. Гигрофилия в семействе выражена слабо. В составе нашей флоры 15 видов, которые относятся к 11 родам.

Род *Hydrocotyle* L. Тропический и субтропический по распространению, включает в себя до 50 видов. Наш вид, скорее, мезотермный, экогенетически связанный с мочажинами.

*Hydrocotyle vulgaris* L. Прежде приводился для болотистых мест по р. Стрыпе в Тернопольской области. В Польше частый компонент на болотах, особенно в западных районах. На Кавказе — сорняк рисовых полей. Европейско-субатлантический вид, входящий в пресноводный флороценогенетический комплекс.

*Cicuta virosa* L. Встречается на всей территории по топким берегам рек и озер, на болотах, часто на сплавинах. Предпочитает травянистые группировки. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. Экогенетически связан с мочажинами.

*Aegopodium podagraria* L. Найден на всей территории. На юге становится редким. Растет в сырых и влажных типах лиственных лесов, преимущественно на богатых почвах. Европейско-сибирский бореальный вид, входящий в гигрофильный вариант неморального флороценогенетического комплекса. Исходно связан с влажными тенистыми лесами арктической флоры. По-видимому, поглощается фагетальным комплексом.

*Sium latifolium* L. Распространен почти на всей территории, за исключением южных районов. Растет по берегам рек и озер, на болотах, у родников. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, с которым связан преимущественно. Экогенетически мочажинный вид.

*Sium sisaroides* DC. Встречаются на всей территории, кроме Белорусского Полесья. Растет около воды. Ареал европейско-древнесредиземноморский, сильно сокращенный. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, с которым связан преимущественно.

*Stella erecta* (Huds.) M. Pimen. Рассеян по всей территории, за исключением Белорусского Полесья. Растет по окраинам топких болот, у ручьев и по берегам рек. Ареал европейско-восточно-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, с которым связан исходно.

*Oenanthe silaifolia* Bieb. Встречается в Молдавии и отдельных районах Украины по берегам рек и озер, на болотах. Западно-европейский вид, связанный с комплексом гидрофильного высокотравья.

*Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell. Отмечается на всей территории на заболоченных и торфянистых лугах, в зарослях кустарников и редколесьях, на болотах. Европейско-западносибирский

бореальный вид, связанный с лесолуговым мезогигрофильным комплексом.

*Cenolophium denudatum* (Hornem) Tutin. Очень редкий вид, распространенный в основном в лесостепных районах Украины, где растет по берегам водоемов. Европейско-сибирский бореальный вид, связанный с гигрофильным комплексом высокотравья, где представляет собой плиоцен-плейстоценовое включение. Экогенетически связан с влажными засоленными субстратами.

*Ostericum palustre* (Bess.) Hoffm. Рассеянно встречается на всей территории, по берегам рек и ручьев, на сырых лугах, болотах. Европейско-сибирский бореальный вид, ассимилированный комплексом гигрофильного высокотравья.

*Angelica sylvestris* L. Растет на всей территории в составе разных ценозов, чаще в сырых заболоченных лиственных лесах. Европейско-сибирский бореальный вид, связанный с уремой; у нас, очевидно, в плиоцен-плейстоцене был ассимилирован альнетальным комплексом.

*Archangelica officinalis* Hoffm. Обычен для всей территории по сырым лугам, на болотах, по берегам рек и ручьев. Предпочитает травянистые группировки. Европейско-западносибирский бореальный вид, ассимилированный комплексом гигрофильного высокотравья.

*Peucedanum palustre* (L.) Moench. Встречается в Полесье и Лесостепи в сырых и заболоченных лиственных лесах, на болотах, заболоченных лугах, по берегам рек и озер. Европейско-западносибирский вид, поглощается альнетальным флороценогенетическим комплексом.

*Peucedanum latifolium* DC. Редкий вид, встречающийся в Лесостепи и Степи Украины на влажных засоленных местах. Е. Г. Победимова [160] указывает его для понижений на о-ве Джарылгач. Очевидно, прежде был связан с открытыми группировками плиоценовой тугайной растительности дельты Пра-Днепра. Ареал в общем причерноморский, позднее расширенный. Ассимилирован песчаным приморским комплексом.

### *Ericaceae* Juss.

Довольно обширное семейство, включающее в себя около 80 родов и более 200 видов, распространенных во всех областях земного шара, кроме аридных и субаридных районов. Экологическая эволюция шла в основном по линии криофилии в условиях повышенной влажности субстрата и воздуха. Наиболее криофильные формы растут в горах и равнинных бореальных и арктических районах Евразии. В составе исследуемой флоры 5 видов, относящихся к 5 родам.

*Ledum palustre* L. Растет на олиготрофных и олигомезотрофных болотах в Полесье. Циркумполярный арктическо-бореальный вид, связанный с травяно-мохово-кустарничковым олигомезотрофным комплексом. Последний в составе нашей флоры представляет

собой плейстоценовое включение или, по крайней мере, поздне-плиоценовое.

*Rhododendron luteum Sweet.* Растет в Украинском, реже Белорусском Полесье, где приурочен к выходам пород Украинского кристаллического щита или продуктам его выветривания. Часто образует густые труднопроходимые заросли во влажных и мокрых сосновых и дубово-сосновых лесах, иногда на торфяных болотах. Вид с дизъюнктивным полесско-кавказским ареалом. В составе нашей флоры представляет собой третичный реликт, очень красочный во время цветения. Является глубоко древним автохтонным элементом разрушенного палеокомплекса, по М. В. Клокову [92], рододендрового. В Полесье поглощается гигрофильным вариантом борового комплекса.

*Andromeda polifolia L.* Отмечен в Полесье на сфагновых болотах. Арктическо-бореальный циркумполярный вид, входящий в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный комплекс.

*Chamaedaphne calyculata (L.) Moench.* Изредка встречается в Полесье на сфагновых олиготрофных болотах. Ареал арктическо-бореальный циркумполярный. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Calluna vulgaris (L.) Hill.* Нередко доминирует в Полесье. Заходит иногда в северную полосу Лесостепи. Растет в сырых и влажных сосновых и реже дубово-сосновых лесах, редколесьях, по окраинам болот. Ареал, по Хультену [258], амфиатлантический. Входит в гигрофильный вариант борового флорценогенетического комплекса. Некоторые особенности экологии и фитоценологии дают возможность предположить, что прежде был связан с каким-то вариантом пустошей.

### *Vacciniaceae S. F. Gray*

Близкое к предыдущему семейство. Включает в себя 20 родов и до 100 видов, распространенных в теплоумеренных областях с гумидным климатом, в тропиках — в горах. В составе нашей флоры 5 видов, относящихся к 3 родам, которые входят в травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный флорценогенетический комплекс. Ареал *Oxycoccus microcarpus* арктическо-бореальный евразийский, остальных — арктическо-бореальный циркумполярный.

*Rhodococcum vitis-idaea (L.) Avror.* Растет в Полесье в сырых кустарниках и редколесьях, по окраинам травяных болот. На Украине — редкий вид, в Белоруссии встречается чаще.

*Vaccinium myrtillus L.* Растет в Полесье в редколесьях и на открытых местах, на сырых и заболоченных почвах, иногда на болотах. Активный вид, особенно в Белорусском Полесье.

*Vaccinium uliginosum L.* Растет преимущественно на олиготрофных и олигомезотрофных болотах в Полесье.

*Oxycoccus palustris* Pers. Отмечен на олиготрофных и олиго-мезотрофных болотах в Полесье. Активный вид, однако вследствие осушения болот становится редким растением. По боровым террасам рек прежде заходил в глубь степной зоны.

*Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. Распространение такое же, как и у предыдущего вида, но встречается очень редко.

### *Primulaceae* Vent.

Включает в себя 30 родов и до 800 видов, распространенных преимущественно в горных районах Голарктики. Небольшое количество видов растет в тропиках и в субтропиках. У нас 7 видов, относящихся к 4 родам.

*Hottonia palustris* L. Растет на всей территории, но чаще в Полесье и северной полосе Лесостепи. Предпочитает водоемы стоячей и медленно текущей водой. Иногда встречается на болотах и сильно обводненных лугах. Европейско-восточно-древнесредиземноморский вид, связанный с пресноводным флороценогенетическим комплексом.

*Samolus valerandii* L. Растет чаще в Причерноморье Украины и в Молдове, где встречается на сырых лугах, по берегам рек. Европейско-древнесредиземноморский вид, входящий в подовый комплекс. В плиоцене был связан, очевидно, с гигрофильным вариантом саванноидного палеокомплекса.

Род *Lysimachia* L. Включает в себя до 60 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях. Гигрофильная линия развития ограничивается несколькими видами.

*Lysimachia vulgaris* L. Распространен на всей территории по берегам рек, вдоль ручьев, по окраинам болот, иногда во влажных лиственных лесах. Ареал евразийско-западно-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, где представляет собой довольно характерный компонент.

*Lysimachia nummularia* L. Встречается на всей территории. Растет на сырых лугах, по окраинам болот, в редколесьях, по берегам водоемов. Образует подводную сезонную форму, на что обратил внимание Н. Г. Холодный [223]. Ареал голарктико-западно-древнесредиземноморский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. Относится к секции *Nummularia* (Gilib.) Klatt. Вид с палеотропическими связями.

*Lysimachia punctata* L. Распространен на правобережье Днепра в лесостепной зоне и в Молдове. Растет на сырых лугах, у выходов ключей, по берегам малых рек. Ареал европейско-средиземноморско-атлантический. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. Относится к секции *Verticillatae* R. Knutt.

*Lysimachia verticillaris* Spreng. Растет во влажных лиственных лесах на Донском кряже. Ареал европейско-восточно-древне-

средиземноморский. Связан с гигрофильным вариантом неморального комплекса.

*Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. Встречается в Полесье и в лесостепных районах на обводненных участках травяных болот и на мелководных водоемах. Голарктико-древнесредиземноморский вид, связанный с комплексом гидрофильного высокотравья. Экогенетически связан с мочажинами.

Род *Naumburgia* Moench. Монотипный, древний с отдаленными тропическими связями. Очевидно, более макротермные формы выпали в плиоцене.

### *Limoniaceae Lincz.*

Семейство включает в себя 15 родов и до 500 видов, распространенных преимущественно в Голарктике. Основная экологическая линия развития мезофильная и особенно ксерофильная. Последняя совершалась в условиях галофитизации. Гигрофильная линия едва намечена.

*Limonium caspicum* (Willd.) Gams. Распространен преимущественно в приморской полосе на мокрых солончаках, где часто доминирует. По рекам заходит в глубь степной зоны Украины и Молдовы. Вид с европейско-древнесредиземноморско-туранским ареалом. Входит в песчаный приморский комплекс.

### *Oleaceae Hoffm. et Link*

Семейство включает в себя 20 родов и до 400 видов, представленных преимущественно деревьями и кустарниками, которые распространены в основном в тропических и субтропических районах. Преобладающая линия развития мезоксерофильная. Гигрофилия выражена у отдельных родов.

*Fraxinus excelsior* L. Встречается почти на всей территории во влажных типах лесов. Наиболее значительную фитоценологическую роль играет в Полесье, где образует полидоминантные, а при особо благоприятных условиях и монодоминантные ценозы. Ареал европейско-восточно-древнесредиземноморский. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс. Исходно связан с долинным протокомплексом, где занимал экотопы, характеризующиеся почвенным стоком. Вид широкой экологии.

### *Gentianaceae Juss.*

Семейство включает в себя 80 родов и до 1 тыс. видов, в основном мезогигрофильных. В составе нашей флоры 4 вида, относящиеся к 3 родам.



*Centaureum uliginosum* (Waldst. et Kit.) G. Beck ex Ronn. Растет на Украине и в Молдове на заливных лугах, по окраинам болот, сырым и влажным пескам. Понтическо-туранский вид, связанный с комплексом псаммоэфемеретума. В миоцен-плиоцене, очевидно, входил в гигрофильный вариант саванноидного палеокомплекса.

*Centaureum pulchellum* (Sw.) Druce. Изредка встречается на всей территории на влажных лугах, по берегам рек и ручьев. Экогенетически связан с карбонатным заселением. Вид с европейско-западно-средиземноморским ареалом. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Gentiana pneumonanthe* L. Отмечается в основном в полесских районах Украины и Белоруссии на влажных послелесных лугах, в редколесьях, по окраинам болот. Европейско-сибирский бореальный вид, поглощенный лесолуговым мезогигрофильным комплексом.

*Swertia perennis* L. Растет в западных лесостепных районах Украины на влажных луговинах. Западноевропейский горно-равнинный вид, входящий в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

### *Menyanthaceae Dumort.*

Семейство включает в себя 6 родов, виды которого в основном распространены в тропиках Южного полушария. Преобладающая экологическая линия развития гидрофильная.

Род *Menyanthes* L. Монотипный, видимо, в миоцен-плиоцене представленный большим количеством форм. Исходная анцестральная форма рассматриваемого вида, несомненно, связана с субтропической, или даже тропической флорой.

*Menyanthes trifoliata* L. Распространен почти на всей территории, чаще в полесских районах Украины и Белоруссии, где нередко доминирует. По рекам заходит в глубь степной зоны. Приурочен к сильно обводненным болотам, особенно элементам внутриболотной гидрологической сети. Нередок в плавнях, по зарастающим берегам озер и стариц. Гипергигрофильный вид. Ареал циркумбореальный. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс. Экогенетически связан с мочажинами.

*Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze. Растет на всей территории, кроме Белорусского Полесья, в составе разных группировок водной растительности. Растение редкое. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе, входящий в пресноводный флороценогенетический комплекс, с которым связан исходно. Вид несомненно реликтовый, с более четкими связями с тропической флорой, чем предыдущий.

### *Aprocynaceae Juss.*

Семейство включает в себя более 130 родов и свыше 1 тыс. видов, распространенных преимущественно в тропиках. Небольшое количество видов свойственно теплоумеренным областям. Гигрофилия выражена слабо.

Род *Trachomitum* Woodson. Экогенетически связан с литоралями морских бассейнов. Включает в себя около 20 видов.

*Trachomitum sarmatiense* (Woodson) Wissjul. Растет на влажных засоленных почвах по морским побережьям, берегам рек и озер Причерноморья. Понтическо-кавказский вид, входящий в песчаный приморский галомезогигрофильный комплекс, с которым, очевидно, связан преемственно.

*Trachomitum rusanovii* Pobed. Приводится для сильно обводненных засоленных лугов на о-ве Джарылгач в Черном море. Причерноморский эндем, входящий в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

### *Convolvulaceae Juss.*

Включает в себя 40 родов и до 900 видов, распространенных преимущественно в тропиках.

*Calystegia sepium* (L.) R. Br. Встречается на всей территории в составе разных по физиономии группировок, чаще во влажных и заболоченных лиственных лесах. На юге становится редким. Ареал условно космополитный. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс. В плиоцене, очевидно, входил в прерийный палеокомплекс. Вид с тропическими или субтропическими связями.

### *Polemoniaceae Juss.*

В основном тропическое семейство с 12 родами, включающими в себя около 300 видов. Немногие роды свойственны холодным и умеренным областям Европы и Азии. Экологическая эволюция шла по линии гигромезофилии и криофилии.

Род *Polemonium* L. По распространению североамериканский, на территорию СССР заходят только немногие виды.

*Polemonium caeruleum* L. Растет на всей территории, чаще в полесских районах по берегам ручьев и рек, на сырых лугах, по окраинам болот, на лесных опушках. Бореальный европейско-сибирский вид, поглощаемый комплексом гигрофильного высоко-травья, в котором представляет собой плиоцен-плейстоценовое включение.

### *Boraginaceae Juss.*

Семейство включает в себя 100 родов и более 2 тыс. видов. Основная экологическая линия развития ксерофильная, имеющая место в областях Древнего Средиземноморья. Гигрофильная линия едва намечается. В составе нашей флоры 7 видов, относящихся к 3 родам.

*Symphytum officinale* L. Растет на всей территории на заболоченных лугах, вдоль рек и ручьев, в сырых редколесьях. Иногда сорничает. Европейско-древнесредиземноморский вид, расселившийся в плиоцен-плейстоцене в бореальных областях, что связано с высокой степенью адаптации. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене мог входить в гигрофильный вариант саванноидного палеокомплекса.

Род *Myosotis* L. Включает в себя до 40 видов, распространенных в умеренных областях Голарктики. Вполне вероятно, что возраст большинства видов — не старше плиоцена.

*Myosotis caespitosa* K. F. Schultz. Встречается на всей территории на болотах, вдоль ручьев и рек, на сырых заболоченных лугах. В южных районах становится редким. Ареал евразийский бореальный. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс. В составе нашей флоры представляет собой плиоцен-плейстоценовое включение. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами. Относится к секции *Palustres* M. Pop.

*Myosotis lithuanica* Bess. Обычен на болотах и в заболоченных лесах на Правобережье Украины, а также на лугах по рекам Днепру и Припяти на территории Белоруссии. Восточно-европейский эндем, связанный с альнетальным флороценогенетическим комплексом. Относится к той же секции, что и предыдущий вид.

*Myosotis palustris* (L.) L. Встречается на всей территории почти исключительно в составе травянистых ценозов около рек и ручьев, по сырым местам и на болотах. К югу становится редким. Евразийский бореальный вид, связанный с травяно-мохово-кустарничковым олигомезотрофным комплексом. Относится к секции *Palustris* M. Pop.

*Myosotis strigulosa* Reichenb. Редкий вид. Растет на Украине в разных группировках на сырых и заболоченных местах. Ареал европейский. Входит в альнетальный комплекс. Экогенетически связан с выклинивающимися водами.

*Omphalodes scorpioides* (Haenke) Schrank. Рассеянно встречается на Украине и в Молдове во влажных тенистых лесах. Восточно-европейский вид, связанный с гигрофильным вариантом неморального комплекса. В системе рода занимает изолированное положение и относится к монотипной секции *Maschanthus* DC.

### *Lamiaceae Lindl.*

Обширное семейство, включающее в себя 160 родов и более 3 тыс. видов, распространенных во всех флористических областях.

Гигрофильная линия выражена слабо. В составе нашей флоры отмечено 13 видов, относящихся к 5 родам.

*Scutellaria dubia* Taliev et Sirj. Растет на влажных лугах в долине Северского Донца. Понтическо-туранский вид, связанный с комплексом гигрофильного высокотравья. В миоцен-плиоцене, очевидно, входил в саванноидный палеокомплекс.

*Scutellaria galericulata* L. Встречается на всей территории во влажных и заболоченных лесах, на послелесных лугах, болотах. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в альнетальный комплекс.

*Scutellaria hastifolia* L. Распространен на всей территории, чаще в полесских районах на влажных и заболоченных лугах, по берегам рек и озер, в редколесьях и зарослях кустарников. Европейско-западносибирский бореальный вид, поглощенный комплексом гигрофильного высокотравья.

*Glechoma hirsuta* Waldst. et Kit. Встречается на всей территории, чаще в лесных и лесостепных районах во влажных лиственных, преимущественно полидоминантных лесах, на древность которых указывал И. К. Пачоский [151]. Исходный ареал европейско-древнесредиземноморский, позднее сокращенный до восточно-европейского. Входит в гигрофильный вариант неморального комплекса.

*Glechoma hederacea* L. Часто отмечается на всей территории в редколесьях, на заболоченных лугах, нередко по берегам водоемов. Ареал европейско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в мезогигрофильный лесолуговой комплекс. В плиоцене был связан с прерийным палеокомплексом.

*Stachys palustris* L. Широко распространен на всей территории, особенно в полесских и лесостепных районах. Растет по берегам ручьев и рек, на болотах, в заболоченных лесах. Евразийский бореальный вид, ассимилированный комплексом гигрофильного высокотравья.

*Lycopus europaeus* L. Встречается на всей территории на влажных и заболоченных лугах, по окраинам болот. Европейско-сибирский бореальный вид, поглощенный комплексом гигрофильного высокотравья.

*Lycopus exaltatus* L. fil. Растет на Украине и в Молдове во влажных и заболоченных лиственных лесах. Европейско-сибирский бореальный вид, ассимилированный альнетальным комплексом.

*Mentha micrantha* (Fisch. ex Benth.) Litv. Распространение ограничивается Причерноморьем Украины. Растет в степных подах и западинках. Понтическо-туранский вид, связанный с комплексом подового эфемеретума. В плиоцене, несомненно, входил в саванноидный палеокомплекс.

*Mentha pulegium* L. Рассеянно встречается на Украине и в Молдове на сырых лугах, по берегам водоемов. Ареал средневропейско-западно-древнесредиземноморский. Входит в мезогигрофильный лесолуговой комплекс. В миоцен-плиоцене, очевидно, был связан с саванноидным палеокомплексом.

*Mentha arvensis* L. Отмечается на всей территории на влажных местах. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в лесной мелколистный мезогигрофильный комплекс.

*Mentha aquatica* L. Растет на всей территории по берегам рек и ручьев. Европейско-западно-древнесредиземноморский вид, связанный с комплексом гидрофильного высокотравья.

*Mentha longifolia* (L.) Huds. Растет по берегам рек и ручьев, на влажных лугах. Западно-древнесредиземноморский вид, входящий в комплекс гидрофильного высокотравья. В плейстоцене этот вид и, очевидно, предыдущий были компонентами саванноидного палеокомплекса. Экогенетически оба связаны с текучими и выклинивающимися водами.

### *Solanaceae* Juss.

Мезоксерофильное семейство. Гигрофильная линия едва намечается.

Род *Solanum* L. Включает в себя до 2 тыс. видов, распространенных в тропиках и субтропиках. Наш вид на палеотропической основе.

*Solanum dulcamara* L. Распространен на всей территории, чаще в Полесье и в Лесостепи во влажных лиственных лесах, среди кустарников, по берегам водоемов. Среднеевропейско-западно-древнесредиземноморский вид, связанный с альпийским флорценогенетическим комплексом, где представляет собой автохтонный элемент. Дериват долинных лесов.

### *Scrophulariaceae* Juss.

Семейство включает в себя 200 родов и до 3 тыс. видов. Большинство их распространено в тропических и субтропических районах. В основном мезоксерофильное семейство. Гигрофилия выражена слабо. У нас 14 видов, относящихся к 6 родам.

*Scrophularia umbrosa* Dumort. Встречается на всей территории, чаще в лесных и лесостепных районах, по берегам рек и ручьев, на болотах. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, где представляет собой древний автохтонный элемент.

*Scrophularia nodosa* L. Растет на всей территории в составе разных ценозов, предпочитая влажные лиственные леса. Голарктико-западно-древнесредиземноморский вид, связанный с гигрофильным вариантом неморального комплекса.

*Gratiola officinalis* L. Встречается на всей территории преимущественно на сырых пойменных лугах. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. Экогенетически связан с влажными песками и вообще с подвижными аллювиальными субстратами.

*Limosella aquatica* L. Растет на всей территории преимущественно на влажных местах по берегам рек и озер, на отмелях, иногда в воде. Вид с условно космополитным ареалом. Входит в комплекс псаммоэфимеретума.

Род *Veronica* L. Согласно новейшей сводке А. Г. Еленевского [67], насчитывает до 300 видов, распространенных во всех флористических областях с наибольшим разнообразием в Древнем Средиземноморье. Преобладающая экологическая линия развития мезоксерофильная, хотя выражена и гигрофилия, что показывают рассмотренные виды.

*Veronica longifolia* L. Отмечен почти на всей территории, за исключением самых южных районов. Встречается на сырых заболоченных лугах и по берегам водоемов. Евразийский бореальный вид, поглощенный комплексом гигрофильного высокотравья.

*Veronica serpyllifolia* L. Распространен на всей территории на сырых лугах и по берегам водоемов. Ареал европейско-древнесредиземноморско-австралийский. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, с которым связан преимущественно. Очень своеобразный ареал этого несомненно древнего вида указывает на прежние флористические связи Старого света с Австралией, осуществлявшиеся через ранее существовавший мост суши.

*Veronica scutellata* L. Встречается на всей территории по берегам рек и ручьев, на болотах. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

*Veronica becabunga* L. Растет на всей территории по берегам рек и водоемов, на болотах. Голарктико-древнесредиземноморский вид, входящий в комплекс гидрофильного высокотравья. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами.

*Veronica anagalloides* Guss. Встречается на Украине и в Молдове на лесных болотах, послелесных лугах, в зарослях кустарников на сырых местах. Вид с древнесредиземноморским ареалом. Входит в альнетальный флороценогенетический комплекс. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами.

*Veronica anagalis-aquatica* L. Отмечен на всей территории по берегам рек и ручьев, на сильно обводненных участках болот. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, с которым, очевидно, связан преимущественно.

*Pedicularis palustris* L. Распространение ограничивается Полесьем и северной полосой Лесостепи. Растет на травяных болотах. Ареал, по Хультену [258], амфиатлантический. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Pedicularis sceptrum-carolinum* L. Распространение такое же, как у предыдущего вида. Растет на влажных и болотистых местах преимущественно в составе травянистых группировок. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

Род *Lindernia* L. Монотипный, с субтропическими связями.

*Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. Небольшой однолетник, распространенный в лесостепных и степных районах по илистым берегам рек и озер, на травянистых болотах. Ареал древнесредиземноморский. Входит в комплекс псаммоэфмеретума. В миоцен-плиоцене был компонентом саванноидного палеокомплекса. Экогенетически связан с влажными песками.

### *Lentibulariaceae* Lindl.

Специализированное семейство, включающее в себя 8 родов с 300 видами, большинство которых приурочено к водным и переувлажненным экотопам. По распространению тропическое семейство с немногими представителями в бореальных областях. В составе нашей флоры 4 вида, относящиеся к 2 родам.

*Pinguicula vulgaris* L. Довольно редкий вид, встречающийся на травяно-моховых болотах в Полесье и северной полосе Лесостепи. Обильно разрастается на частично осушенных болотах. Ареал горно-равнинный арктическо-бореальный циркумполярный. Входит в травяно-моховой флороценогенетический комплекс. Экогенетически, очевидно, связан с какими-то влажными субстратами, обогащенными кальцием.

Род *Utricularia* L. Включает в себя до 250 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических районах. В отдельных родах четко выражена гигрофильная линия развития.

*Utricularia vulgaris* L. Растет по всей территории в стоячих и медленно текущих водах, на сильно обводненных болотах, иногда на сырых лугах и в понижениях. Ареал голарктико-древнесредиземноморский. Входит в пресноводный флороценогенетический комплекс.

*Utricularia intermedia* Hayne. Типичный болотный мочажинный вид, распространенный в основном в лесных районах. Ареал бореальный циркумполярный. Входит в травяно-моховой мезогигрофильный комплекс.

*Utricularia minor* L. Растет в лесных и лесостепных районах на сильно обводненных болотах, болотных речках, по элементам внутриболотной гидрологической сети. Циркумбореальный вид, ассимилированный травяно-моховым мезогигрофильным комплексом. Этот и предыдущий виды представляют собой плиоцен-плейстоценовое включение. Оба поглощаются пресноводным комплексом.

### *Rubiaceae* Juss.

Большое семейство, включающее в себя 500 родов и до 5 тыс. видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических районах. В отдельных родах четко выражена гигрофильная линия развития.

Род *Galium* L. Насчитывает до 400 видов и представлен большим количеством бореализированных форм.

*Galium ruprechtii* Pobed. Изредка растет на сфагновых и гипново-сфагновых болотах в Полесье. Евразийский бореальный вид, поглощенный травяно-моховым мезогигрофильным комплексом.

*Galium palustre* L. Растет на всей территории на лесных болотах и заболоченных пойменных лугах, в зарослях кустарников, по берегам рек и вдоль ручьев. К югу становится редким. Циркумбореальный вид, поглощенный альнетальным комплексом. На севере европейской части СССР — компонент уремы.

*Galium maximum* G. Moris. Встречается на Украине, обычно в ольховых лесах. Среднеевропейский вид, входящий в альнетальный комплекс. В миоцен-плиоцене, очевидно, был связан с гигрофильным вариантом долинного протокомплекса.

*Galium uliginosum* L. Растет на всей территории, чаще на травяных болотах, заболоченных лугах. Евразийский бореальный вид, поглощенный комплексом гигрофильного высокотравья.

### *Caprifoliaceae* Juss.

Преимущественно голарктическое семейство, включающее в себя 15 родов и до 400 видов.

*Viburnum opulus* L. Наблюдается на всей территории на заболоченных местах, вдоль ручьев и рек, часто в ольшаниках и зарослях кустарников. Ареал европейско-древнесредиземноморский. Входит в альнетальный комплекс. Экогенетически связан с текущими и выклинивающимися водами.

### *Valerianaceae* Batsch.

В основном голарктическое семейство, включающее в себя 11 родов и несколько сот видов. Гигрофилия выражена слабо.

*Valeriana exaltata* Mikan fil. Встречается на всей территории на влажных и заболоченных лугах, в черноольховых лесах, на травяных болотах. Ареал среднеевропейско-древнесредиземноморский. Элемент гигрофильного высокотравья, с которым связан исходно.

*Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath. Распространение в основном ограничивается Прикарпатьем, где растет в черноольшаниках, иногда на послелесных травяных болотах. Реже встречается на Волыно-Подольской возвышенности. Среднеевропейский вид, связанный с альнетальным флороценогенетическим комплексом.



### *Dipsacaceae Juss.*

Семейство включает 10 родов и до 300 видов. Гигрофилия выражена слабо. Большинство видов распространено в областях Средиземноморья.

*Dipsacus gmelinii Bieb.* Редкий вид, распространенный на Левобережье Украины. Растет на заболоченных пойменных лугах. Ареал понтичеко-туранский. Связан с комплексом гигрофильного высокотравья.

*Succisa pratensis Moench.* Растет на всей территории, преимущественно на заболоченных лугах, по окраинам болот, иногда в редколесьях и на опушках. Ареал евразийско-западно-средиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья.

*Succisella inflexa (Kluk) G. Beck.* Встречается в Полесье и в Лесостепи. Растет в поймах рек и на заболоченных лугах, в зарослях кустарников. Восточно-европейский вид, связанный с комплексом гигрофильного высокотравья. В плиocene был, очевидно, компонентом прерийного палеокомплекса.

### *Lobeliaceae R. Br.*

Почти исключительное тропическое и субтропическое семейство, включающее в себя 26 родов и до 300 видов.

*Lobelia dortmanna L.* Растет на мелководьях оз. Белого Лунинецкого района Брестской области [96]. Ареал, по Хультену [258], амфиатлантический. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья. Своеобразное по облику и экологии растение.

### *Asteraceae Dumort.*

Семейство включает в себя до 1 тыс. родов и 30 тыс. видов, распространенных во всех областях земного шара. Основная экологическая линия развития мезофильная. Гигрофилия выражена слабо. В составе нашей флоры 25 видов, относящихся к 13 родам.

Род *Eupatorium L.* Довольно обширный, включающий в себя до 500 видов. Большое количество бореализированных форм свойственно Северной Америке. М. Г. Попов [168] этот род считает арктотретичным.

*Eupatorium cannabinum L.* Растет на всей территории на влажных местах в зарослях кустарников, в редколесьях, по берегам рек. К югу становится редким. Ареал европейско-древнесредиземноморско-австралийский. Входит в состав лесного мелколиственного мезогигрофильного комплекса. В плиocene был связан с прерийным палеокомплексом.

Род *Gnaphalium L.* Включает в себя до 300 видов, распространенных в основном в Центральной и Южной Америке.

*Gnaphalium luteo-album* L. Рассеянно встречается в полесских и лесостепных районах на влажных песках и супесях, в поймах рек, по берегам. В южных районах редок. Ареал европейско-древнесредиземноморско-австралийский. Входит в комплекс псаммоэфемеретума, с которым, очевидно, связан преемственно.

*Gnaphalium uliginosum* L. Растет на всей территории, чаще в Полесье и в Лесостепи на сырых местах по берегам рек и озер, по окраинам болот. Евразийский бореальный вид, занесенный в Северную Америку. Поглощен комплексом гигрофильного высокотравья.

Род *Inula* L. Старосветский, насчитывает до 100 видов. Гигрофилия выражена незначительно.

*Inula britannica* L. Отмечен на всей территории, чаще в полесских и лесостепных районах в составе разных ценозов, однако предпочитает травянистые места, сырые и заболоченные луга, берега рек и озер. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья. В плиоцене, видимо, был связан с прерийным палеокомплексом. По мнению М. Г. Попова [168], этот вид самый криптофильный в системе рода.

*Inula helenium* L. Растет на Украине и в Молдове, чаще в лесных и лесостепных районах во влажных и сырых редколесьях, по берегам речек и ручьев, окраинам болот. К югу становится редким. Ареал евразийско-западнодревнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, где, очевидно, представляет собой недавнее включение в связи с распадом какого-то гигрофильного палеокомплекса, близкого к прерийному. Во время цветения очень эффектно.

Род *Pulicaria* Gaertn. По распространению старосветский, включающий в себя до 50 видов. Гигрофилия выражена слабо.

*Pulicaria vulgaris* Gaertn. Довольно обычное растение на всей территории. Встречается на влажных песках по берегам рек и озер, на сырых и заболоченных лугах. Евразийско-древнесредиземноморский вид на голарктической основе. Входит в комплекс псаммоэфемеретума. Экогенетически связан с влажными пионерными субстратами.

*Pulicaria uliginosa* Stev. ex DC. Растет в степных районах на влажных и заболоченных лугах, по берегам рек и озер, вдоль канав. Ареал западно-средиземноморский. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид. Очевидно, в плиоцене был связан с гигрофильным вариантом саванноидного палеокомплекса.

Род *Bidens* L. Включает в себя до 230 видов с наибольшим разнообразием в Новом Свете. Экогенетически рассмотренные нами виды связаны с пионерными гидрофильными субстратами.

*Bidens cernua* L. Встречается на всей территории в составе травянистых ценозов по берегам рек и озер, обводненным болотам. Циркумбореальный вид, поглощенный комплексом гидрофильного высокотравья.

*Bidens radiata* Thuill. Рассеянно растет на всей территории в аналогичных условиях, что и предыдущий вид. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, где представляет собой автохтонный элемент.

*Bidens tripartita* L. Отмечен на всей территории на сильно обводненных болотах, по берегам водоемов. Вид с условно биполярным ареалом, нарушенным, однако, последующими расселениями. Входит в комплекс гидрофильного высокотравья, с которым, по-видимому, связан преемственно.

*Ptar mica salicifolia* (Bess.) Serg. Растет на заболоченных лугах и по берегам водоемов почти на всей территории, за исключением Молдовы. Чаще приурочен к пионерным субстратам. Восточно-европейский вид, связанный с комплексом псаммоэфмеретума.

Род *Petasites* Mill. Включает в себя до 15 видов, в основном распространенных в Европе. В своем происхождении и дифференциации он бы связан с обособлением аллювиальной песчаной флоры речных бассейнов.

*Petasites spurius* (Retz.) Reichenb. Изредка встречается в лесостепных и степных районах на песчаных берегах рек, около воды, галечниках, где иногда образует густые заросли. Довольно редок в Полесье. Восточно-европейский вид, связанный с комплексом псаммоэфмеретума.

*Petasites hybridus* (L.) Gaertn. Растет рассеянно по всей территории в тех же условиях, что и предыдущий вид. Ареал средне-европейско-западно-средиземноморский. Входит в комплекс псаммоэфмеретума.

*Ligularia bucoviensis* Nakai. Встречается на болотах Украинского Полесья и Прикарпатья. Ареал восточно-европейский. Связан с комплексом гидрофильного высокотравья, где, очевидно, представляет собой недавнее включение в связи с распадом прерийного палеокомплекса. Этот вид близок к *L. sibirica* (L.) Cass., с которым ранее объединялся.

Род *Senecio* L. Включает в себя до 3 тыс. видов, распространен в обоих полушариях и характеризуется большим разнообразием жизненных форм. Гигрофилия выражена слабо. Характерен для современных прерий Северной Америки.

*Senecio arcticus* Rupr. Изредка растет на болотах и торфянистых лугах в Украинском Полесье. К югу почти исчезают. Арктическо-бореальный циркумполярный вид, поглощенный комплексом гидрофильного высокотравья.

*Senecio paludosus* L. Встречается рассеянно почти на всей территории, за исключением южных районов, в составе травянистых группировок на заболоченных местах, по берегам водоемов. Европейско-западносибирский бореальный вид, поглощенный комплексом гидрофильного высокотравья.

*Senecio fluviatilis* Wallr. Растет в Украинском Полесье и в Лесостепи вдоль рек и ручьев, в зарослях деревьев и кустарников.

Европейско-западносибирский бореальный вид, поглощенный лесным мелколистственным древесным комплексом. В плиocene был, очевидно, связан с прерийным палеокомплексом.

*Senecio tataricus* Less. Растет преимущественно в Полесье и в Лесостепи по берегам водоемов, на заболоченных местах. Европейский вид, связанный с комплексом гигрофильного высокотравья.

Род *Cirsium* Mill., насчитывающий до 200 видов, голарктический. Основная экологическая линия развития мезофильная и мезогигрофильная.

*Cirsium palustre* (L.) Scop. Встречается на всей территории на лесных болотах, по берегам ручьев. Европейско-сибирский бореальный вид, ассимилированный альнетальным комплексом. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами.

*Cirsium oleraceum* (L.) Scop. Растет на всей территории в разреженных заболоченных черноольшаниках, по берегам рек и ручьев, на болотах. Европейско-сибирский бореальный вид, ассимилированный альнетальным комплексом.

*Cirsium heterophyllum* (L.) Hill. Найден в заболоченных лесах и на сырых местах на территории Украины. Европейско-сибирский бореальный вид, очевидно, ассимилированный комплексом гигрофильного высокотравья.

*Cirsium rivulare* (Jacq.) All. Растет преимущественно в Полесье и в Лесостепи на заболоченных лугах и по окраинам торфяников, вдоль водотоков. Восточно-европейский вид, связанный с комплексом гидрофильного высокотравья. В плиocene был компонентом прерийного палеокомплекса.

*Tripolium vulgare* Nees. Растет в Причерноморье Украины и в Молдове на влажных засоленных местах морских побережий, а также в низовьях Днепра и Северского Донца. Ареал евразийско-древнесредиземноморский на голарктической основе. Входит в песчаный приморский галомезогигрофильный флороценогенетический комплекс. Экогенетически связан с морскими побережьями.

*Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand-Mazz. Растет на влажных засоленных лугах побережий Черного и Азовского морей, а также в Молдове. По рекам заходит в лесостепные и приполесские районы, где иногда встречается на болотах. Ареал европейско-восточнодревнесредиземноморский. Входит в тот же комплекс, что и предыдущий вид.

*Sonchus palustris* L. Распространен на всей территории на травяных болотах, по берегам, на сырых местах. Европейский вид, иррадиировавший в Среднюю Азию. Входит в комплекс гигрофильного высокотравья, с которым связан преимущественно.

## Глава 5

### ГИГРОФИЛЬНЫЕ ФЛОРОЦЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ЮГО-ЗАПАДА РУССКОЙ РАВНИНЫ

**Пресноводный флороценогенетический комплекс.** Включает в себя 77 видов, из которых споровых 3, однодольных 32, двудольных 42. Соотношение двух последних групп составляет 1 : 1,3. Преобладают род *Potamogeton* L. (18 видов) и род *Trapa* L. (10 видов), что объясняется хорошей систематической проработкой. Третье место по численности занимает род *Batrachium* Gray (6 видов). Остальные роды представлены 1—4 видами.

Основу составляют погруженные и плавающие формы. Немногие связаны с периодически обсыхающими мелководьями. Кроме водоемов разных типов (реки, озера, водохранилища, каналы, коллекторы) виды комплекса расселяются по элементам гидрологической сети болот: мочажинам, остаточным незаторфованным водоемам, болотным ручьям и рекам.

Биоморфологически комплекс представлен исключительно травами с сильно развитой аэренхимной тканью и почти полным отсутствием механической. Г. И. Поплавская [163] все водные растения, которые она называет гидатофитами, по степени связанности с водной средой разделяет на гидатофиты настоящие, аэрогидатофиты погруженные и аэрогидатофиты плавающие. Водные растения по сравнению с другими экологическими типами показывают наибольшую степень приспособленности к лабильной водной среде, что в чрезвычайной степени затрудняет классификацию их жизненных форм [169, 176, 222, 256]. Следует отметить гетерогенность комплекса в отношении прежних экогенетических связей и происхождения экобиоморф.

Ареагенетически комплекс довольно разнородный. Самую многочисленную группу составляют виды на голарктико-древнесредиземноморской основе — 27, т. е. почти одну треть его состава. Ядро этой группы образуют виды, относящиеся к собственно голарктико-древнесредиземноморскому и евразийско-древнесредиземноморскому типам ареалов. К первым относятся *Potamogeton pusillus*, *P. gramineus*, *P. nodosum*, *Utricularia vulgaris*, *Callitriche verna*, *Ceratophyllum demersum*, *Hippuris vulgaris*. Среди перечисленных видов преобладают мочажинные формы. По крайней мере, глубокие экогенетические связи с указанным типом экотопов у родов *Hippuris* L., *Utricularia* L., *Myriophyllum* L., *Callitriche* L., некоторых рдестов вряд ли вызывают сомнение. Анцестральные формы, как и современные виды, населяли преимущественно малые во-

доемы. С последними связан и *Salvinia natans*, хотя, скорее всего, это выходец дождевых тропических лесов, где он, вероятно, был эпифитной формой. Подобное можно допустить у родов *Lemna* L., *Spirodela* Schleid., *Aldrovanda* L.

Евразийско-древнесредиземноморский тип ареала включает в себя *Ceratophyllum demersum*, *Elatine hydropiper*, *Nymphoides peltata*, *Sagittaria sagittifolia*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Ranunculus polyphyllus*. Экологически в этой группе преобладают виды, связанные с реками и водными потоками. В Северной Америке в аналогичных условиях они замещаются близкородственными видами.

Следующая обширная группа распространения — мультирегиональная, состоящая из 19 видов. Особенностью их ареалов является сходство с ареалами водорослей континентальных водоемов. Условно космополитные *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. natans*, *Vallisneria spiralis*, *Lemna gibba*, *Najas marina* и другие отличаются широким экологическим диапазоном. Из них, пожалуй, только рдесты и валлиснерия по характеру распространения соответствуют действительному (первичному) ареалу. Ареалы остальных видов, по-видимому, вторичные, расширившиеся вследствие антропогенной деятельности (как у *Lemna gibba*). Что касается других видов этой группы, то их широкое расселение произошло в период Великих географических открытий, что осталось незамеченным. Необходимо отметить слабую систематическую изученность гидрофитов с почти космополитным распространением. Тщательная критико-систематическая обработка раскроет, очевидно, более полную картину их дифференциации.

Голарктико-палеотропические виды — *Potamogeton crispus*, *Najas major*, *Zannichelia palustris*, *Wolffia arrhiza*, *Lemna minor*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Spirodela polyrrhiza* — сохранили ряд архаичных черт, что указывает на прежние связи с тропической флорой. Это проявляется в характере распространения (не всегда сплошного, чаще локалитетами) и отношении к специфическим экотопам. Самым примечательным, несомненно, является реликтовый *Marsiilea quadrifolia* с сокращающимся ареалом. Сам род включает в себя до 70 видов, распространенных в обоих полушариях. Обсуждаемый вид наиболее бореализированный в роде, адаптированный к водоемам с переменным уровнем. На обсыхающих мелководьях образуются формы с недоразвитыми листьями и сильно опушенными спорокарпиями. Другой вид *Aldrovanda vesiculosa* вследствие гидростроительства и создания на искусственных водоемах благоприятных экотопов в пределах Украины значительно расширил ценобитические позиции [43].

Европейско-древнесредиземноморских видов немного — *Trapa rossica*, *T. natans*, *Nuphar luteum*, *Stratiotes aloides*, *Elatine alsinastrum*, *Hottonia palustris*. Первые два, несомненно, реликтовые с явно сокращенными ареалами. Последние два представляют собой типичные мочажинные формы, часто поселяющиеся в неглубоких временных водоемах, иногда на влажных лугах. Своеобразен

*Stratiotes aloides*. Можно предположить исходные экогенетические связи этого вида с тропическими дождевыми лесами, где он мог иметь жизненную форму эпифита. Довольно специализированы кувшинковые. Прежние экогенетические связи семейства почти не просматриваются.

Древнесредиземноморская группа распространения представлена единственным *Potamogeton trichoides*, экогенетически связанным с мочажинами. Европейская группа распространения включает в себя 7 видов. Собственно европейский, или, в широком смысле, паневропейский тип ареала, у *Nymphaea alba*, изумительной по красоте и величию. Менее обширные ареалы *Potamogeton acutifolius*, *P. rutilus*, *Nymphaea minoriflora*, *Batrachium gilibertii*, *B. carinatum*. Ареал *Potamogeton sarmaticus* понтическо-туранский. Это степной вид, заходящий в Лесостепь, приуроченный к водоемам с повышенной концентрацией солей. Видов с понтическим распространением 9. Все они представители рода *Trapa* L. Видов с бореальным, арктическо-бореальным и псевдоатлантическим распространением 7.

Перед тем, как перейти к истории становления и развития комплекса, остановимся на происхождении самих водных растений. В литературе они чаще рассматриваются как результат экологической экспансии наземных растений, часть которых вследствие «давления жизни» в разной степени освоила водную среду [179, 209]. Пути перехода к водному образу жизни у разных систематических групп были неодинаковы. На это частично указано в главе «Флороценогенетический анализ». Можно предположить, что погруженные и плавающие формы появились на самой ранней стадии их систематической дифференциации. Роды *Salvinia Seguiet*, *Nelumbo Adans* известны из мела Северной Америки. Пыльца нимфейных относится к самым древнейшим находкам покрытосемянных, датируемых юрским периодом. Тем не менее экология современных водных растений косвенно указывает на то, что переход наземных цветковых в водную среду произошел тогда, когда преадаптационные возможности первичных цветковых были исчерпаны. По этой причине этой группой растений водная среда освоена неполностью. Подход к современной растительности водоемов с точки зрения структуры парциальных флор показывает, что более или менее заселенными водными цветковыми оказываются классы экотопов заболоченных и заболачивающихся вод, защищенных побережий со стабильным уровнем и немногие другие. Что касается таких специфических экотопов, как прибойная литораль, то степень их освоенности незначительная, на что обратил внимание Вальтер [35]

Вопросы соматической и экологической эволюции гидрофитов поднимались неоднократно [77, 211, 212, 224, 250, 251, 259, 265]. Необходимо подчеркнуть, что эволюционно жизненным формам погруженных и плавающих растений предшествовали экобиоморфы воздушно-водных растений. Разумеется, степень привязанности к водной среде у видов комплекса, как впрочем и вообще гидро-

фитов, различная, свидетельствующая, с одной стороны, о незаконченности гидрофильной линии развития, которая еще продолжается и, с другой, что незаконченность эта кажущаяся. В самом деле, трудно допустить возможность дальнейшей экологической специализации в сторону гидрофилии.

*Hippuris vulgaris*. Этот вид в исследуемой флоре представлен 2 формами: *f. fluviatilis* (Hoffm.) Guss. et Germ. и *f. terrestris* Schwarz. Полиморфизм выявлен неполностью. В Средней Европе приводится 5 форм. *Hippuris vulgaris* занимает вполне определенную эконишу, и дальнейшая эволюция его возможна только при общем изменении природной обстановки. Пример крайней специализации представляют рясковые с сильно редуцированной вегетативной и генеративной сферами, что указывает на далеко зашедший процесс адаптации к водной среде, где, кажется, все возможности приспособляемости реализованы полностью. Тем не менее современная экология водных растений показывает, что их приспособление к водной среде небеспредельно. Существуют биоэкологические и генетические барьеры, преодолеть которые они не в состоянии.

Рассматриваемый комплекс преемственно связан с предшествующим протокомплексом, распространенным в палеогене на обширной территории единого евразийско-американского континента, по-видимому, без четкой дифференциации на региональные варианты. В него входили, в частности *Azolla*, *Proserpinaca*, *Pistia*, в обедненном составе перешедшие в модернизированный неогеновый (миоценовый) палеокомплекс. В сложении последнего, судя по палеоботаническим данным, были также тропические и субтропические включения *Euryale*, *Brasenia*, *Nelumbo* [59]. Широко были представлены и современные роды: *Nymphaea*, *Nuphar*, *Ceratophyllum*, *Trapa*, *Myriophyllum*, *Potamogeton*.

Ценоотическую структуру водной растительности миоцена представить трудно, но вполне можно допустить, что позиции тех или иных компонентов не всегда сводились к роли скромных ингредиентов. По аналогии с водной растительностью субтропических областей можно предположить самый широкий спектр активности видов.

На границе между миоценом и плиоценом, но скорее в начале плиоцена, под влиянием бореализации и континентализации климата вследствие изоляции Полярного бассейна от Мирового океана выпали наиболее термофильные формы, хотя некоторые дошли до плейстоцена. Перестройка систематического состава комплекса на основе существовавших форм происходила *in situ* на протяжении всего плиоцена. Этот формообразовательный процесс происходил в Евразоамерике, представляющей тогда единый континент. Последующее нарушение широких географических связей водной флоры, обусловленное расхождением континентов, сопровождалось дифференциацией миоценового палеокомплекса на регионально-зональные варианты, вычленившиеся позднее в самостоятельные неоконплексы.



Связь современных видов с предшествующими хорошо прослежена П. И. Дорофеевым [57—59] на родах *Potamogeton*, *Pilularia salvinia*. Так, анцестральная форма *Potamogeton natans* появляется между верхним и средним миоценом и наибольшего разнообразия достигает в плиоцене. Одной из предковых форм этого вида является *P. praenatans* Dorof., описанный по отложениям среднего плиоцена и д. Холмеч Брестской обл. По-видимому, современный и, без сомнения, сборный *P. pectinatus* известен из миоцена, нередко в солончатоводных отложениях.

Н. В. Пименова [157] для сарматской флоры у с. Амросиевка приводит *Najadites*, а также *Myriophyllum*, близкий к современному *M. subtile*. И. Ф. Шмальгаузен [238] указывает для эоцена г. Киева *Zostera kieviensis*. А. Г. Негру [142] для раннего сармата Днестровско-Прутского междуречья приводит роды *Marsilea*, *Salvinia*, *Azolla*. Большинство остатков *Salvinia* относится к почти вымершей секции *Cerebrate*. Единственный современный вид этой секции в настоящее время встречается в тропических и субтропических районах Нового Света. Ископаемый *S. crispa* (Dorof.) Negru относится к секции *Salvinia*, но он имеет далекие связи, отличаясь от современного *S. natans*. Ископаемые остатки *Marsilea* связываются с современными тропическими формами. Ископаемый *Najas cf. marina*, по-видимому, относится к близкой вымершей форме, от которой произошел современный *N. marina*. В отложениях от среднего сармата до понта в Причерноморье широко распространен *Stratiotes tuberculatus* E. M. Reid. Ископаемые семена этой формы довольно разнообразны и относятся к нескольким близким вымершим видам. Ископаемые семена *Ceratophyllum demersum* не отличаются от современного вида. *Nymphaea bessarabica* Negru по морфологии семян близок к ископаемым *N. borysthénica* Dorof., *N. longisperma*. Вообще, как отмечает П. И. Дорофеев [60], из видов флоры СССР черты неогеновых в наибольшей мере сохранили *Nymphaea candida*, *N. alba*, *N. tetragona*. Значительная часть вымерших форм этого рода связана с южными макротермными исходными формами. Из плиоценовых отложений г. Мозыря этим исследователем был описан *Nuphar mozyrensis* Dorof., а в отложениях у д. Холмеч был обнаружен *N. canaliculata* C. et R. Reid. Ископаемый *Aldrovanda europaea* Negru близок к современному *A. vesiculosa* L. Вымерший *Trapa cf. natans* из сармата Молдовы близок к современной форме. Из других разрезов северо-востока Молдовы А. Г. Негру [142] описаны *Ruppia paleomaritima* Negru, родственный современному *R. maritima*, *Nymphaea cf. caerulea* Sav., родственный современному северо-африканскому *N. coerulea* Cav., *Potamogeton praepectinatus* Negru, вполне сходный с нынешним *P. pectinatus* L., *Salvinia* sp. (sect. *Cerebrata* Dorof.), близкий к современному американскому тропическому и субтропическому *S. acuminata* Aubl.

Исходные формы палеокомплекса имели более обширные ареалы, чем современные. На протяжении миоцен-плиоцена они постепенно сокращались. Однако и в составе современного ком-

пекса (неокомплекса) довольно много видов с обширным географическим распространением, даже если учитывать слабую систематическую изученность этой группы. Виды с голарктико-древнесредиземноморским ареалом и почти космополитным следует отнести к самому древнему ядру комплекса. Группа евразийских видов указывает на обособление Евразии и Северной Америки, хотя периодические связи осуществлялись через «мосты суши» — Берингийский, но чаще через Атлантический. По-видимому, плиоценовый евразийский гидрофильный палеокомплекс, едва успев оформиться, начал дифференцироваться в пределах этой территории на региональные варианты, один из которых представляет описываемый. Экологически он близок к более термофильной флоре. Бореальных и арктическо-бореальных включений сравнительно не много — всего 4, да и то это в общем широкобореальные виды. Причерноморские эндемики выявлены в роде *Trapa* L. — *T. borysthena*, *T. flerovii*, *T. maeotica*, *T. macrorhiza*, отмеченные в водоемах Днепра, Днестра, Дона. Виды, по крайней мере, миоцен-плиоценовые. Еще более узкими эндемиками являются *T. danubialis*, *T. ucrainica*, *T. vilkoviensis*. Становление видов этого рода определялось дифференциацией природных условий в бассейнах Дуная, Днестра, Днепра, Дона.

Таким образом, рассматриваемый комплекс преемственно связан с так называемой полтавской флорой, точнее гидрофильным ее вариантом. Бореализация и континентализация климата сопровождалась интенсивным видообразованием, что привело к модернизации комплекса и замене макро-мезотермных форм мезо-микротермными. Последовавшие затем события плейстоцена, сопровождавшиеся неоднократными потеплениями и похолоданиями, привели к изменению ареалов. Ряд бореальных видов продвинулся на юг, а причерноморско-каспийские элементы в период климатических оптимумов проникли на север.

**Флороценогенетический комплекс морских и слабосоленых вод.** Представляет собой нечетко выраженный региональный бореализированный вариант обширного макрокомплекса, распространенного в теплых и теплоумеренных районах Голарктики. Наши виды биоморфологически представляют полностью погруженные растения, обитающие в прибрежных водах азово-черноморского бассейна и континентальных солоноватоводных водоемах. В составе рассматриваемого комплекса насчитывается 6 видов, относящихся к семействам *Zosteraceae*, *Ruppia* *ceae*, *Zannichelliaceae* и ареагенетически связанных со Средиземноморьем. Собственно древнесредиземноморские виды — *Zannichellia pedunculata*, *Z. major*; европейско-западно-древнесредиземноморский — *Zostera noltii*; голарктико-древнесредиземноморские — *Zostera marina*, *Ruppia cirrhosa*; почти космополитный — *Ruppia maritima*. Таким образом, перед нами своеобразный и сильно обедненный комплекс видов, приуроченных к эстуариям морей и океанов. Его историю и становление следует рассматривать как результат экологической эволюции самих галогидрофитов. Переход погруженных пресновод-

ных цветковых в слабосоленые и морские виды обусловлен «давлением жизни» и начался, прежде всего, с освоения внутриматериковых сильно минерализованных водоемов, откуда, образно говоря, всего один шаг до морских эстуариев. Однако морская среда — все-таки довольно чуждая для цветковых. Она слабо заселена этой группой. На земном шаре насчитывается около 50 видов морских покрытосемянных растений, относящихся к 12 родам и 2 семействам — *Potamogetonaceae* (в широком смысле) и *Hydrocharitaceae*.

Рассматриваемый комплекс выводится непосредственно из палеогенового, который вследствие отсутствия в то время четко выраженной природной зональности географически не был дифференцирован и представлял единый макрокомплекс, распространенный по всему земному шару. Дифференциация его началась где-то на границе палеогена и неогена и была обусловлена изменением природной среды вследствие постепенной редукции Тетиса, изоляцией Полярного бассейна и модернизацией флоры, когда появился набор «вторичных», по терминологии М. Г. Попова [168], семейств. Макротермные формы погруженных галогидрофитов постепенно локализовались в тропических и субтропических областях, мезотермные — в теплых и теплоумеренных. Обсуждаемый комплекс, по-видимому, развивался сопряженно со средиземноморской флорой.

**Флороценогенетический комплекс гидрофильного высокотравья.** Один из «проявляющих» комплексов, широко распространенный по всей территории в прибрежьях рек и озер, дельтах рек, на водохранилищах. Биоморфологически основу составляют воздушно-водные формы, т. е. частично погруженные в воду. В середине или в конце вегетационного сезона многие из них после спада вод продолжают развитие на обсохших грунтах. Для ряда видов при общем гигрофильном облике характерны некоторые черты ксерофитии, например, для тростника. Многие виды комплекса проявляют высокую активность и, будучи ценообразователями, формируют пояса прибрежно-водной растительности на естественных и искусственных водоемах.

Комплекс включает в себя 59 видов, из которых 40 — однодольных, 18 — двудольных, 1 — споровых. Таким образом, соотношение однодольных и двудольных типично для прибрежно-водной растительности Голарктики. Семейственный спектр выглядит следующим образом: мятликовых — 11 видов, осоковых — 7, рогозовых — 1, ежеголовниковых — 4, частуховых — 6, сельдерейных — 5. Остальные семейства включают в себя по 1—3 вида. Ареалогический спектр следующий. Несколько более трети составляют голарктико-древнесредиземноморские (10) и европейско-древнесредиземноморские виды (9). Видов с почти космополитным, псевдоатлантическим, бореальным, европейским, понтическо-туранским и причерноморским распространением по 2—4. Видов с широкими евразийско-североамериканскими и евразийскими связями больше половины. В их массе растворяются немногие виды с уз-

кими ареалами. Эндемизм выражен слабо и недостаточно выявлен. Комплекс наряду с пресноводным отличается тесными связями с предшествующими хронологическими сменяемыми протокомплексами и палеокомплексами, имеющими четко выраженную преемственность, что показывает анализ слагающих его видов. Широкие ареалы голарктического типа имеют *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Catabrosa aquatica*, *Eleocharis palustris*, *Sparganium simplex*, *Alisma plantago-aquatica*, *Naumburgia thürsiflora*, *Veronica beccabunga*. К этой группе без натяжек можно отнести исходно голарктические, впоследствии сильно расширившие ареал *Phragmites australis*, *Bidens tripartita*. Почти все перечисленные виды относятся к малочисленным или монотипным родам, исходно связанным с гидрофильными фациями, нередко с переменным режимом обводнения. Ареагенетически они составляют ядро комплекса, фиксируя прежний более обширный его ареал. Показательным в этом отношении может быть тростник. Сам род имеет четкие тропикогенные связи [2]. Это очень широкая листовая пластинка, необычная для северных злаков, замена язычка волосками, иной характер расположения сосудисто-волоконистых пучков. Эти признаки типичны для тропических и субтропических злаков. Род, в настоящее время угасающий, включает в себя несколько видов, растущих в тропиках и субтропиках. Широко распространенный тростник обыкновенный, или южный, очень полиморфный и, очевидно, сборный. Однако все попытки выделения внутривидовых единиц пока основываются на нечетких признаках. В неогене на большей части Европы был распространен *Phragmites oenigensis* A. Braun.

Евразийско-древнесредиземноморских видов на голарктической основе 7. Это характернейшие палеарктические *Scirpus lacustris*, *Cicuta virosa*, *Sagittaria sagittifolia*, часто в массе населяющие водоемы. Более ограниченное распространение у *Scirpus tabernaemontani*, *Sium latifolium*, *Oenanthe aquatica*, *Glyceria maxima*, *Leersia oryzoides*. Последний относится к одной из самых архаичных триб — *Oryzeae*, все виды которой связаны исключительно с прибрежно-водными экотопами. Можно сделать допущение, что на Украине и в сопредельных с ней районах эта триба могла быть представлена и современными тропическими и около-тропическими родами *Zizaniopsis*, *Hydrochloa*, *Ziziola*. Циркуматлантический *Lobelia dortmanna* представляет бореализированную форму тропического семейства лобелиевых. Экогенетически связан с олигомезотрофными мочажинами. По-видимому, элемент малочисленного, но довольно характерного олигомезотрофного варианта рассматриваемого комплекса, четко сохраняющего свои особенности на северо-западе европейской части РСФСР. Циркумбореальный *Alopecurus aequalis* в ходе приспособления к динамичной околосудной и водной среде приобрел жизненную форму однолетника и занимает в комплексе специфические экониши, создаваемые средой и самим строем растительности. Виды европейско-древнесредиземноморского распространения отличаются сходными

морфобиологическими особенностями. Ценотически они мало активны. Их низкорослость — вторичное явление, возникшее вследствие бореализации и континентализации климата и фактора конкуренции. Исключение составляет рогоз сибирский *Typha sibirica*, описанный А. Н. Красновой [110] из родства *T. latifolia*. По ее мнению, *T. sibirica*, вероятно, представляет древний гибрид *T. latifolia* и *T. orientalis*, популяции которого могли появиться и впоследствии распространиться по берегам и мелководьям Тетиса.

Древнесредиземноморская группа распространения, за единственным исключением, представлена однодольными. В нее входят *Caldesia parnassifolia*, *Juncellus serotinus*, *Cyperus glomeratus*, *Scirpus triqueter*, *Typha minima* и другие. Ареалы некоторых видов, например *Typha laxmannii*, связанные с Древним Средиземноморьем, были сильно изменены плейстоценовыми миграциями. Их первичная связь с этой областью в настоящее время, как правило, фиксируется более высокой ценотической активностью. К европейским видам относятся *Typha latifolia*, *T. angustifolia*. Современный ареал первого, по А. Н. Красновой очерчен как евразийский древнеморальный, хотя исходно, он, безусловно, европейский. В азиатской части распространения *T. latifolia* нетипичный и представляет генетически ослабленные расы, которые гибридизировали с местными популяциями. *Urtica kioviensis* со средневропейским ареалом относится к кругу родственных форм, распространенных в тропических районах. Экология и фитоценология этого вида, отличные от других крапив, наводят на мысль о древности ингрегации, образованной этим растением. Понтийско-туранских и причерноморских видов немного, соответственно 3 и 4. Почти все они относятся к роду *Typha*, из которых *T. foveolata*, *T. grossheimii*, *T. pontica* А. Н. Краснова [95] выделяют в группу рогозов с такими архаическими признаками, как ямчатая поверхность соцветий, наличие нескольких прицветничков и некоторые другие. Экогенетически виды этой группы связаны с солоноватоводными водоемами, на что косвенно указывает наличие воскового налета на стеблях. Другие виды (*T. zerovii*, *T. caspica*) относятся к филогенетически более продвинутым группам.

Комплекс гидрофильного высокотравья в системе рассматриваемых гидрофильных комплексов территории один из древнейших, связанный через некоторые роды (*Equisetum*, *Phragmites*) с палеогеновыми группировками прибрежно-водного высокотравья. На границе между палеогеновыми группировками прибрежно-водного высокотравья. На границе между палеогеном и неогеном вследствие модернизации общего состава флоры он приобрел современный состав родов, включая субтропические, впоследствии выпавшие. В миоцене ареал его охватывал Евразоамерику. Тогда же стала намечаться дифференциация на региональные варианты, оформившиеся к концу плиоцена.

Рассматриваемый комплекс несколько выходит за пределы исследуемой территории и показывает на тесные флористические связи с гидрофильным высокотравьем других ботанико-географи-

ческих областей. Если подходить к структуре комплекса с точки зрения фитоценотипической, т. е. роли видов в сложении фитоценозов, то своеобразие и оригинальность окажется еще более значительной.

Комплекс развивался преемственно, на что указывает незначительное участие бореальных включений *Caltha palustris*, *Alopecurus aequalis*, *Bidens cernua*, а также наличие в его составе причерноморских и понтическо-туранских видов.

**Литоральный солоноватоводный флороценогенетический комплекс.** Включает в себя 12 видов, причем все они, кроме одного, однодольные. Ситниковых 3 вида, осоковых — 7, по одному виду родов триостренник и солерос. Наибольшее участие в структуре растительности комплекс принимает в южной приморской полосе степной зоны в солоноватоводных заливах, лиманах, эстуариях, а также в неглубоких временных водоемах с высокой концентрацией солей и на влажных засоленных песках. Отдельные элементы заходят в глубь степной и лесостепной зон. Видов с голарктическими и плюрирегиональным распространением 7, древнесредиземноморскими причерноморским по 2, псевдоатлантическим 1.

К причерноморским эндемам относятся *Juncus fominii*, *J. tyraicus*, приуроченные к влажным засоленным пескам, с которыми они ареагенетически связаны. Третий вид рода — *J. maritimus* — имеет широкий европейско-атлантический ареал. Почти космополитные *Eleocharia parvula*, *Pycreus flavescens*, *Schoenus nigricans*, *Carex divisa* представляют фрагмент более обширного по ареалу предшествующего палеокомплекса. В него, по-видимому, входили и современные голарктические *Bolboschoenus maritimus*, *Triglochin maritimum*, *Salicornia herbacea*, занимавшие однако специфические экониши.

Комплекс представляет собой обедненный вариант миоценового протокомплекса, развивавшегося по побережьям Тетиса. На это указывают роды *Bolboschoenus*, *Pycreus*, *Cladium*, *Schoenus*, в настоящее время довольно многочисленные и распространенные большей частью в субтропических районах. В плиоцене на исследуемой территории они несомненно были представлены большим числом видов. Редукция Тетиса, а впоследствии общая бореализация флоры способствовали сильному обеднению комплекса, что, однако, не прервало видообразовательный процесс, свидетельством чего является указанный эндемизм, по-видимому, плиоценовый, обусловленный местными экологическими условиями Черноморского региона. Так, близкими *Juncus tyraicus* являются каспийский *J. littoralis* C. A. Mey и балтийский *J. balticus* Willd. М. В. Клоков [93] высказывает предположение, что *J. maritimus* сборный вид и относит его к *J. ponticus* Stev. Большой полиморфностью отличается *Bolboschoenus maritimus*, на что не раз обращалось внимание.

Нынешние виды комплекса представляют слегка бореализированные формы, дифференциация которых продолжается и в настоящее время. Так, кроме настоящих литоральных форм *Cladium*

*mariscus*, вероятно, средиземноморских, существуют и континентальные, приуроченные к гидрофильным алкалитрофным экотопам. Впрочем, эти формы относятся к другой географической расе, распространенной в умеренной Западной и Средней Европе. Сам вид сборный. Каспийские растения Е. Г. Победимовой [159] описаны в качестве *C. grossheimii Pobed.* Сборным по А. и Д. Лёве [262] является *Triglochin maritimum*, представляющий агрегацию более чем из 12 видов.

**Флороценогенетический комплекс гигрофильного высокотравья.**

По таксономическому составу это самый многочисленный комплекс, включающий в себя 106 видов, или 20 % всей гигрофильной флоры. Виды приурочены преимущественно к сырым и заболоченным землям, окраинам болот и непосредственно торфяникам. Ряд из них проявляют высокую ценотическую активность, выступая ценозоообразователями (*Equisetum palustre*, *Agrostis stolonizans*, *A. canina*, *Scirpus radicans*, *Carex acuta*), хотя все-таки основной массив является неперенным компонентом заболоченных и торфянистых лугов, формируя так называемое разнотравье. Соотношение однодольных и двудольных (32 и 71 вид) отражает тенденцию ослабления участия первых с уменьшением степени обводнения. Это обстоятельство обуславливает пестрый состав семейств комплекса, где относительно многочисленны осоковые (16 видов), главным образом за счет рода *Carex* L., астровых 10 видов, гречишных 9, мятликовых, ситниковых и лютиковых по 6. Остальные семейства (розоцветные, кипрейные, губоцветные, норичниковые и др.) представлены меньшим числом видов. Столь же разнообразна ареалогическая структура. Численно преобладают голарктико-древнесредиземноморские (29) и бореальные (24) виды, европейско-древнесредиземноморских видов 18, европейских — 13, циркуматлантических — 9, арктическо-бореальных, понтическо-туранских, причерноморских, плюрирегиональных видов — по одному — несколько.

Встречаемость голарктико-древнесредиземноморских видов зависит почти исключительно от наличия соответствующих экотопов. К этой группе можно отнести *Epilobium tetragonum* с современным почти плюрирегиональным распространением. Два вида споровых: *Equisetum palustre*, *Thelypteris palustris* — относятся к самым архаичным элементам комплекса. При этом первый выработал даже некоторые черты психрофилии и ксерофилии, что объясняется прежними арктоальпийскими связями. Один из нежнейших равнинных папоротников *Thelypteris palustris* с обширными дизъюнкциями представляет собой бореализированный элемент гигрофильной арктотретичной флоры. *Trisetum sibiricum* относится к бореальному роду, насчитывающему до 50 видов, распространенных в умеренных областях Голарктики. Вид наиболее гигрофильный в роде.

Говоря об украинских и западно-европейских образцах трищетины сибирского, мы, очевидно, имеем дело с разными хронотипами, относящимися к разным флорам. В миоцене этот вид или

близкородственная форма входил в состав саванноидного палеокомплекса. В конце плиоцена — плейстоцене ареал стал сокращаться, а вид — систематически и экологически дифференцироваться. Процесс этот продолжается. *Alopecurus arundinaceus* — слегка галофильный вид, широко распространенный на ваттах Приатлантической Европы — участках равнин, заливаемых во время приливов, в комплексе занимает несколько изолированное положение. Т. В. Егорова [66] этот вид рассматривает широко, включая в него *C. orthostachys* C. A. Mey., *C. siegertiana* Uechtr. Близкими к ним являются дальневосточные *C. eriophylla* (Kük.) Kom., *C. drymophila* Turcz., *C. amurensis* Kük., *C. raddei* Kük. Все это тигрофиты, связанные с лесными или луговыми группировками, в отличие от которых *C. atherodes* — фитоценотически индифферентный вид, в большинстве «растерявший» своих спутников.

*Ranunculus sceleratus*, по-видимому, элемент прерийного палеокомплекса, где через анцестральную форму мог вместе с другими малолетниками образовывать своеобразный «эфемеретум». *Filipendula ulmaria* представляет собой морфологически не обособившуюся сциофильную расу, связанную с открытыми группировками травянистого типа. Из других видов этой группы несомненный интерес вызывает загодочный по прежним флороценогенетическим связям *Inula helenium*, являющийся, видимо, элементом какого-то полностью разрушенного палеокомплекса лесолугового или опушечного характера, что подтверждается его индифферентностью. В европейско-древнесредиземноморской группе примечательны осоки. *Carex hartmanni* — в основе горно-равнинный вид, в плейстоцене вошедший в контакт с близкородственным *C. buxbaumii*. Аналогичные отношения другой пары видов — *C. buekii*, экологически довольно специализированной осоки, связанной с сильно минерализованными грунтами, и бореального *C. acuta*. Осоки *C. vulpina*, *C. otrubae* входят в секцию *Vulpinae* (Carey) Christ, формирование которой проходило в горах [65]. Можно предположить, что близкородственная форма (или формы) отличались эвритопностью и занимали широкую зону жизни, что способствовало их широкому распространению на равнины Евразии. *C. hordeistichos*, очевидно, представляет позднеплиоценовое включение распавшегося саванноидного палеокомплекса, где он мог образовывать синузию вдоль временных или постоянных маломощных водотоков с повышенным содержанием солей. *Ranunculus lingua*, *Epilobium roseum*, *Lythrum virgatum*, *Valeriana exaltata*, *Symphytum officinale* — нередко мощные высокие травы, ценогенетически представляющие компоненты самостоятельных синузий разных палеокомплексов. Древнесредиземноморский *Lythrum intermedium* — очень изменчив и представляет собой одну из рас сборного *L. salicaria*. Оба этих вида, а также *L. virgatum* выделяются в самостоятельный род [92]. Группа видов, ареагенетически прямо или косвенно связанных с приатлантическими районами, — наиболее трудная в установлении исходных палеокомплексов. Например, *Juncus*, *bulbosus*, *J. inflexus*, *J. conglomeratus*, *Agrostis canina*,



*Carex hostiana* — компоненты группировок пустошного типа, или физиономически близких к нему, на что указывают некоторые особенности их экологии и фитоценологии. Из европейских видов группа так называемого разнотравья (*Rumex hydrolapathum*, *Senecio tataricus*, *Ligularia bucoviensis*, *Cirsium rivulare*, *Sonchus paluster*) слабо адаптирована в комплексе. Понтическо-туранские элементы: *Dipsacus gmelinii*, *Rorippa brachycarpa*, *Eleocharis mitrocarpa* и виды с понтическим распространением: *Agrostis zerovii*, *Polygonum zaparoviense* — составляют его малочисленное эндемическое ядро. Эндемизм, конечно, слабый и, хотя в дальнейшем он может несколько повыситься в результате критико-систематических обработок, вряд ли он будет высоким.

Как видно из главы «Флороценогенетический анализ» и из сказанного выше, комплекс гигрофильного высокотравья в значительной мере представляется конгломеративным. Исходный палеокомплекс, надо полагать, не был четко обособлен ни в системе плиоценовых палеокомплексов, ни в общей структуре растительного покрова, хотя он мог иметь место в истории любой ботанико-географической области. Особенности экологии и фитоценологии его видов подтверждают, что плиоценовый палеокомплекс мог представлять дифференцированную систему близких экогенетических групп растений, начавшаяся интеграция которых к концу этого периода была нарушена последовавшими событиями плейстоцена, и он начал формироваться заново, ассимилировав значительную группу бореальных включений, составляющую почти четверть нынешнего состава. По-видимому, особенностью гигрофильного высокотравья как флороценогенетического образования является его постоянная модернизация и перестройка. При относительно ограниченном ядре постоянных компонентов, «подогнанных» к его обстановке, он непрерывно ассимилировал элементы разрушающихся комплексов и одновременно в ходе общего развития растительности был поставщиком формирующихся неокомплексов.

**Травяно-мохово-кустарничковый олигомезотрофный комплекс.** Распространен в пределах Полесско-Припятской низменности и фрагментарно — в Лесостепи и Степи. В структуре современного растительного покрова виды его играют существенную роль на верховых и переходных болотах, реже — на низинных с формировавшейся торфяной залежью, в заболоченных лесах и на сырых лугах. Однако только немногие проявляют ценотическую активность: *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium myrtillus*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion* и другие. Отдельные виды по песчаным аренам рек проникают в глубь лесостепной и степной зон [55, 56, 71, 124, 126].

Комплекс включает в себя 28 видов. Основу составляют виды арктическо-бореальной (или высокобореальной) группы ареалов (20) и ограниченного количества зубореальных (8). Вследствие хозяйственной деятельности, прежде всего мелиорации и рубок, из состава комплекса выпали ранее встречавшиеся *Linnaea borealis* L., *Empetrum nigrum* L. В целом комплекс соответствует сильно

обедненному гигрофильному варианту арктическо-бореальной флоры [9]. Гипоарктические или высокобореальные флоры обычно содержат 200—300 видов [178].

Циркумбореальных видов 22, с евразийским и европейским распространением, соответственно 4 и 1.

Субстратом часто являются кислые торфянистые почвы. Ряд видов, например, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Drosera anglica* и другие, приурочены почти исключительно к глубоководным торфяникам.

Примечательным для комплекса является группа эрикоидных и близких форм. Их 8 видов. Эволюция этой группы, несмотря на то, что этой теме посвящено большое количество работ, до сих пор остается во многом неясной. Однако совершенно очевидно, что предковые формы были связаны с тропической вечнозеленой флорой [28, 104, 188, 218, 236, 244]. Исходные формы представляли высокие кустарники, произраставшие в горных системах тропического пояса. Наиболее полно изученный род *Ledum* L. включает в себя 6—7 видов. По А. И. Толмачеву [219], эволюция его шла от растений типа современного *Z. glandulosum* Nutt., распространенного в Кордильерах и представляющего собой кустарник высотой до 3 м с широкими плоскими листьями, до приземистых эрикоидных типа *L. palustre* L. Наш вид довольно пластичный. Род *Oxycoccus* Hill. — бореальный, малочисленный, включающий в себя 4 вида. Биоморфологически является стелющимися полукустарниками с тонкими побегами. Ареалогенетически связан с кислыми олиготрофными песками, однако первичные экогенетические связи сохранил только *Oxycoccus macrocarpus*. Наши виды — *O. palustris* и более микротермный *O. microcarpus* — встречаются почти исключительно на сфагновых торфяниках. *Andromeda polifolia* — единственный в роде, предки которого были несомненно вечнозелеными формами. Современный вид И. Д. Богдановская-Гиенэф [28] относит к облигатным гелофитам, но в этом случае связь с торфяным субстратом — явно вторичная. *Chamaedaphne calyculata* — вечнозеленый кустарник высотой до 1 м. Это единственный вид рода, распространенный циркумполярно в бореальных и арктических областях. Как и предыдущий вид, это бореализированный элемент исходно тропической флоры, скорее горного варианта. Остальные 3 вида — вечнозеленый *Rhodocum vitis-idaea*, *Vaccinium vitis-idaea* с опадающими листьями и *V. uliginosum* — сильно бореализированные микротермные формы. Близкие виды встречаются в Северной Америке и Юго-Восточной Азии.

Ивовых немного — *Salix lapponum*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*. Первый представляет собой низкий кустарник с опушенными с нижней и иногда с верхней стороны листьями. Относится к секции *Villosae* Roy, бореально-арктической по распространению. *S. rosmarinifolia* L. входит в секцию *Juncumbales* A. Kerner, которая распространена в бореальных областях Старого и Нового Света. Ранее [148] указывался близкий *S. repens* L. Однако А. К. Скворцовым [190] граница распространения последнего

приводится западнее нашей территории. Относительно ареалов обоих видов А. К. Скворцов [190] делает следующее замечание: «Такое соотношение... мне думается, наиболее правдоподобно можно объяснить тем, что первоначально единый вид был разделен оледенением Средней Европы на две части, которые дивергировали морфологически и отчасти экологически, но не обособились в достаточной мере генетически. После ухода ледника они вновь сошлись и образовали упомянутую гибридогенную полосу. Поэтому, конечно, допустима и трактовка *S. rosmarinifolia* и *S. repens* в качестве двух подвидов одного вида». На наш взгляд, мы имеем дело с двумя географическими росами, возраст которых, во всяком случае, неплейстоценовый. *S. rosmarinifolia* — довольно вариабельный вид, который М. И. Назаров разделяет на следующие разновидности: *S. rosmarinifolia* var. *arenosa* Nasarov — растет на песках, *S. rosmarinifolia* var. *turfosa* Nasarov — на торфяниках, *S. rosmarinifolia* var. *pratensis* — на влажных лугах. Несомненно, что этот вид экогенетически все-таки связан с сырыми песками. Торфяные субстраты представляют собой вторичные биологически равноценные экотопы. *S. myrtilloides* относится к секции *Myrtilloides* Koehne, бореальной и субарктической по распространению. Вид, как и другие секции, представляют низкие кустарники с восходящими укореняющимися стволиками. Довольно трудно сказать об экогенетических связях вида, но, по-видимому, анцестральная форма была приурочена к высокогорьям. Отметим, что в Приберингийском секторе замещается близким *S. fuscentes* Anderss., растущим в сходных условиях.

Из травянистых видов в комплексе преобладают осоковые — всего 9. Род *Carex* L. представлен 5 видами. Все они (*C. pauciflora*, *C. vaginata*, *C. chordorrhiza*, *C. dioica*, *C. limosa*) с циркумполярным арктическо-бореальным распространением, за исключением последнего, ареал которого циркумбореальный. *C. pauciflora* относится к секции *Orthocerates* Koch., куда входит и распространенный несколько севернее нашей территории *C. microglochin* Ehrh. Оба представляют собой низкие травы с ползучими корневищами, экогенетически связанные с сырыми песками. *C. vaginata* относится к почти полностью гигрофильной по экологии секции *Panicaceae* (Carey) Christ. К рассматриваемому комплексу вид отнесен предположительно. Возможно, параллельно ассимилируется лесолуговым флороценогенетическим комплексом. Т. В. Егорова [66] этот вид разделяет на 2 подвида: *C. vaginata* subsp. *vaginata* и *C. vaginata* subsp. *quasivaginata*. Первый приурочен к районам с умеренно континентальным климатом и отличается от второго, кроме других морфологических признаков, большими размерами габитуса. *C. chordorrhiza* относится к секции *Divisae* Christ. et Kük., разнородной по экологии и ареагенетическим связям. Вид сборный. Попытка критико-систематической обработки была принята В. И. Кречетовичем [114]. *C. dioica* — представитель секции *Dioicae* (Tuckerm.) Рах, виды которой распространены преимущественно в северных районах на болотах и заболоченных ме-

стах. Наконец, *C. limosa*, — маленькая осока с поникшими колосками, входит в бореальную секцию *Limosae Tuckerm.*, виды которой приурочены почти исключительно к глубоководным торфяникам. Другие виды осоковых (*Eriophorum polystachyon*, *E. vaginatum*) — представители в общем сильно бореализированного рода, предки которых росли высоко в горах на бедных обводненных субстратах. *Rhynchospora alba* — типичный бореальный вид, сохраняющий однако связи с палеотропической флорой, на что указывают и некоторые анатомические признаки [28]. *Scheuchzeria palustris* — единственный вид рода, скорее сборный. В Северной Америке замещается близким *S. americana* (Fern.) Hult., который, однако, признается не всеми. Род с несомненными тропическими связями [28], но отдаленными, палеогеновыми. В процессе континентализации и бореализации климата происходило выпадение термофильных видов. Единственная форма, давшая впоследствии микротермный *S. palustris*, сохранилась перейдя на торфяной субстрат. *Equisetum variegatum* — глубоко бореализированный вид на палеосубтропической основе и этим обстоятельством, очевидно, можно объяснить его широкое распространение на юг, включая Субсредиземноморье, где он растет в горах. Вид довольно полиморфный. В. Л. Комаров [101] только для Камчатки описал три формы, отличающиеся морфологически и экологически. *Lerchenfeldia flexuosa* относится к арктическо-бореальному по распространению роду, насчитывающему 5—6 видов. *Stellaria crassifolia* — сильно бореализированный представитель довольно гетерогенного по экологии и фитоценологии рода, распространенного в высоких широтах, часто на переувлажненных субстратах. Другой вид гвоздичных — *Sagina nodosa* — менее бореализирован. Экогенетически связан с бедными олиготрофными песками, на что указывает его склонность к заселению вторичных песчаных экотопов. *Drosera anglica*, как и все виды рода, является ярким примером приспособляемости к условиям нарастающего сверху торфяного субстрата. *Saxifraga hirculus* — единственный представитель рода в составе всего исследуемого комплекса флоры. Большинство видов — это криогенные монтанные формы. Наш вид по распространению — типичный арктическо-бореальноциркумполярный.

Таким образом, рассматриваемый комплекс, несмотря на известную гетерогенность, все же характеризуется преобладанием арктическо-бореальных (в широком понимании) видов. Его следует рассматривать как обедненный в систематическом отношении вариант нескольких гигрофильных парциальных флор, распространенных в высоких широтах, в частности, в европейской части Евразии.

История комплекса следующая. В течение плиоцена в высоких широтах Евразии под влиянием бореализации и континентализации климата вследствие охлаждения Полярного бассейна происходило формирование арктической флоры и основных типов растительности. Этот процесс шел двумя путями. Прежде всего, *in situ*, за счет криофилизации первичных микро- и мезотермных

флор. Второй путь — это расселение на север монтанных и, по существу, криофильных, уже готовых форм. В Средней и Западной Европе он осуществлялся через системы горных поднятий и низменностей, в Восточной — через Уральский хребет. Уже в конце плиоцена на равнинах северной части Евразии сложился современный состав арктической флоры, о чем свидетельствуют палеокарпологические данные. Еще шире эти виды представлены в ископаемых торфяниках плейстоцена [85]. Широкое расселение арктическо-бореальных видов на нашу территорию было обусловлено резким похолоданием, начавшимся в плейстоцене. При этом мы не склонны придавать большое значение роли оледенений, количество которых до сих пор остается спорным и весьма проблематичным.

Похолодание, начавшееся в высоких широтах, и охватившее впоследствии умеренные и теплоумеренные области Евразии и Северной Америки, способствовало не только расселению растений. Пожалуй, основным следствием следует считать изменение ценотической структуры флоры. Появились новые типы растительности, ранее не существовавшие. К их числу следует отнести торфяные болота с травянистой и травяно-моховой растительностью. До этого основным продуцентом накопления органогенных отложений были лесные болота, т. е. на границе плиоцена-плейстоцена произошла смена типов торфонакопления [215].

Комплекс сложен преимущественно видами широкой экологии и фитоценологии, что дало им возможность почти неограниченного расселения. Набор соответствующих экотопов рассмотренных видов в пределах юго-запада европейской части сужен. Это неизбежно отражается на их ценотической активности по сравнению с северной частью Евразии, где они нередко преобладают в формировании растительного покрова на плакорах.

Современная флора торфяников и отчасти заболоченных земель носит конгломеративный характер. Эндемизм не выражен, хотя бы из-за относительной молодости самих торфяников. Вполне уместно рассматривать современную флороценотическую структуру болот в качестве формирующего неоконтекста с соответствующими региональными вариантами.

**Травяно-моховой мезогигрофильный флороценогенетический комплекс.** Включает в себя 40 видов, приуроченных к глубоководным торфяникам разных типов питания, их окраинам и сырым и заболоченным почвам преимущественно в Полесье и северной полосе Лесостепи. Около десятка видов являются ценозообразователями.

Комплекс, за единственным исключением, представлен травянистыми поликарпиками. Систематически преобладают осоковые — 12 видов и орхидные — 7. Видов с бореальным распространением 16, арктическо-бореальным — 1, голарктическим — 5, условно атлантическим — 5, голарктико-палеотропическим — 1, евразийским и евразийско-древнесредиземноморским — 11. Намечается доминирова-

ние двух групп — с бореальным и более южным распространением. Рассмотрим их.

*Lycopodiella inundata* относится к сравнительно небольшому роду, распространенному по всему земному шару, преимущественно в тропиках и субтропиках. Наш вид наиболее гигрофильный и в пределах исследуемой территории отличается ценотической индифферентностью.

Снаркис [266] относит его к группе псевдоатлантических видов. В миоцен-плиоцене входил в состав аллювиальных группировок сборного долинного палеокомплекса.

*Calamagrostis neglecta* — единственный в комплексе злак, умеренно бореальный и очень полиморфный. На нашей территории представлен типовым и наиболее древним исходным для других подвидов *C. neglecta ssp. neglecta* [225]. Значительное участие орхидных и среди них полное отсутствие видов с бореальным распространением. *Hammarbia paludosa* — единственный представитель монотипного рода. В комплексе занимает несколько изолированное положение и приурочен к специфическим эконишам. *Liparis loeselii* — вид с явно вторичным сильно сокращенным ареалом. Отдельные эксклавы отмечены в Сибири и на Дальнем Востоке. *Epipactis palustris* — вид с широкими преадаптационными возможностями, что для орхидных малохарактерно. По-видимому, был связан с каким-то вариантом лесолугового палеокомплекса. *Dactylorhiza maculata* имеет паневропейский ареал, явно вторичный, сокращенный. *D. fuchsii* — ценотически индифферентный вид, что, очевидно, указывает на его прежнюю связь в плиоцене с прерийным или каким-то близким палеокомплексом. *D. incarnata* близок к предыдущему по ареагенетическим и палеоценогенетическим связям. *D. traunsteineri*, по-видимому, вид, исчезающий, не без помощи человека, из состава не только нашей флоры, но и из европейской части СССР. *Juncus squarrosus* прежде был связан с каким-то пустынным палеокомплексом, позднее разрушенным. Два вида пушицы — *Eriophorum gracile* и *E. latifolium* — экогенетически, очевидно, связаны с исчезнувшими мезотрофными и частично олиготрофными экотопами, на что довольно прозрачно указывает их экология в южных частях ареала. *Schoenus ferrugineus* — спустившийся на равнины в конце плиоцена вид из очень близкого по экологии и ценологии, но не по историческим связям, комплекса. Весьма примечательны осоки (9 видов), которые в наибольшей степени характеризуют сам комплекс. Несколько более половины их с бореальным распространением. Это *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. omskiana*, *C. paniculata*, *C. heleonastes*. Первые два вида имеют сходные ареалы, охватывающие Евразию и Северную Америку, связаны с аналогичным исходным палеокомплексом. *C. omskiana* — высокая мощная осока, часто образующая кочки. Особенности экологии и фитоценологии дают основание предполагать, что прежде она могла образовывать самостоятельную ингрегацию на местах с выклинивающимися водами. *C. paniculata* — близкий по экологии к осоке омской вид. Способность

создавать самостоятельную ингрегацию в некоторых частях ареала сохраняется и по настоящее время. *C. heleonastes* — низкая осока, экогенетически приуроченная к текучим и выклинивающимся водам. Связь с комплексом недавняя, плейстоценовая. *C. elata*, *C. juncella* имеют сходный среднеевропейский ареал. Первая экогенетически связана с выклинивающимися водами и маломощными потоками среднегорного пояса, вторая — настоящая горная. В конце плиоцена обе спустились на равнины. *C. diandra* имеет обширный голарктико-палеотропический ареал, исходно первичный, не нарушенный позднейшими миграциями. *C. davalliana* — редкая осока, приуроченная к алкалитрофным болотам, отличающимся повышенным содержанием карбонатов, вымываемых из лёссовых пород водораздельных плато. Исходно, по-видимому, связана с каким-то дериватом пустошей.

*Toxifieldia calyculata* по экологии близок к предыдущему, произрастая на карбонатных почвах, питаемых выклинивающимися водами. Распространение на нашей территории ограничивается западными районами, что объясняется некоторыми чертами субокеаничности климата. Первоначально горный вид, экогенетически связанный с выклинивающимися водами и «выпотоками». Виды *Stellaria alsine*, *S. palustris* соответственно с бореальным и более широким европейско-древнесредиземноморским распространением. Оба экогенетически приурочены к каким-то специфическим переувлажненным экотопам. Редкий в составе гигрофильной флоры *Cochlearia polonica* — явно горный вид, спустившийся на равнины Европы перед плейстоценом. Два вида росянок — *Drosera intermedia*, *D. rotundifolia* — могли бы служить своеобразной эмблемой комплекса. Наши виды, как и род в целом, без сомнения, росли на исчезнувших впоследствии экотопах, скорее всего, олиготрофных песках. *Parnassia palustris* занимает несколько изолированное положение в комплексе и приурочен к специфическим эконишам. Гипергигрофильные *Comarum palustre*, *Menyanthes trifolia*, оба со сходными ареалами, представляют позднеплиоценовое или даже раннеплейстоценовое включение. Это архаичные виды. *Radiola linoides* представляет собой элемент какого-то полностью разрушенного палеокомплекса, физиономически близкого к верещатниковым пустошам. Очевидно, поглощается другими комплексами. *Polygala amarella* — вид широкой экологии и фитоценологии, что затрудняет установление прежних связей. Однако ареалогенетически несомненно бореальная форма, исходно приуроченная к мезоолиготрофным пескам. *Swertia perennis* — типичный горный вид, спустившийся на равнины в конце плиоцена.

*Myosotis caespitosa* — бореальный элемент, сильно иррадиировавший к югу, включая и Северную Африку. *Veronica scutellata* — широко распространившийся, очевидно, в плейстоцене, в умеренные области Евразии вид. Проник в Северную Америку, где энергично расселяется. *Pinguicula vulgaris* — арктическо-бореальный вид, приуроченный у нас преимущественно к алкалитрофным болотам. Два вида пузырчаток (*Utricularia intermedia*, *U. minor*) со

сходным циркумбореальным ареалом по экогенетической природе представляют типичнейшие мочажинные формы. Близким по экогенетическим и ареагенетическим связям является *Galium ru-prechtii*.

Основу комплекса составляют виды, экогенетически приуроченные к текучим и выклинивающимся водам и мочажинные формы. И те, и другие широко распространены в областях с гумидным климатом, селятся в отрицательных формах рельефа. Существовал ли на нашей территории близкий исходный палеокомплекс, сказать трудно. Однако какой-то физиономически сходный аналог был, остатками которого провизорно можно было бы считать *Schoenus ferrugineus*, *Carex elata*, *C. juncella*, *C. diandra*, *C. davalliana*, *Drosera intermedia*, *Parnassia palustris*, *Swertia perennis*, *Veronica scutellata*. В плиоцене в высоких широтах в результате с бореализацией и континентализацией формировался сборный макрокомплекс евтрофной болотной растительности. «Вкладчиками» его были преимущественно монотанные криофилизированные формы [28]. На равнинах северной части Евразии на сырых холодных почвах мигрировавшие виды при отсутствии сколько-нибудь значительной конкуренции реализовали весь запас преадаптационных возможностей. Из-за недостатка времени это не вылилось в видообразовательные процессы. В конце плиоцена резко похолодало и виды евтрофных болот севера Евразии далеко проникли на юг. В пределах исследуемой территории они вошли в контакт с видами, близкими по экогенетическим связям. Полной ценотической «стыковки» не произошло, и модернизированный комплекс дошел до голоцена как агрегация нескольких экогенетических и ареагенетических групп.

**Флороценогенетический комплекс псаммоэфмеретума.** Комплекс псаммоэфмеретума, или песчаный мезогигрофильный, включает в себя 55 видов, исключительно травянистых, среди которых много малолетников. Систематическая структура: мятликовые — 6 видов, ситниковые — 9, осоковые — 13, гречишные и сложноцветные — по 5, остальные семейства представлены 1—3 видами. Соотношение однодольных и двудольных примерно одинаковое с небольшим перевесом первых.

Комплекс охватывает всю территорию, далеко выходя за ее пределы. Первичные экотопы связаны с песчаными и супесчаными почвами. Однако подавляющее большинство видов интенсивно осваивает вторичные нарушенные экотопы, скрывая тем самым экогенетические и флороценогенетические связи. Ценозообразователей среди них сравнительно немного. Однако в сложении гигрофильного типа растительности роль комплекса довольно значительна, особенно в структуре сукцессионных рядов.

Ареалогический спектр широкий. Видов с плейстоценовым распространением 8, голарктико-древнесредиземноморским — 16, европейско-древнесредиземноморским — 6, условно амфиатлантическим — 3. Общее количество видов перечисленных групп достигает 36. Видов с менее обширным ареалом 19, из которых древне-



средиземноморских 8, европейских 9, понтичеко-туранских 3, понтических 5.

Комплекс, как и другие, адаптированные к пескам, древний, представляющий дериват предшествующего мезо-макротермного палеокомплекса и эколого-физиономически близких к нему. На это указывает таксономический состав и спектр ареалов. В отношении первого, безусловно, примечательны осоковые. В самом деле, роды *Blymus*, *Fimbristylis*, *Cyperus*, *Dichostylis*, *Mariscus*, представленные не только в комплексе, но и вообще во флоре Причерноморья немногими видами, в Средиземноморье отличаются почти таким же разнообразием, как род *Carex* L. в умеренных широтах. Единственная в комплексе осока *C. bohémica* поражает своим архаичным обликом. Это единственный представитель монотипной секции *Cyperoideae*, занимающей изолированное положение в системе рода. С районами Средиземноморья и Субсредиземноморья ассоциируются и другие виды семейства, явно мезотермные *Scirpus melanospermus*, *S. supinus*, *S. setaceus*. Это же можно сказать относительно *Eragrostis pilosa*, *E. minor*, хотя ареалы их голарктического типа и, по-видимому, вторичные. Ядро комплекса, безусловно, составляют виды с сокращенным или расширенным, в основе европейско-американским распространением, соответствующим ареалу прежнего палеокомплекса. Это часто встречающиеся на сырых песках и нарушенных экотопах *Apera spica-venti*, *Juncus gerardii*, *J. articulatus*, *Rumex maritimus*, *Polygonum minus*, *Myosurus minimus*, *Limosella aquatica*, *Gnaphalium luteo-album*, *Pulicaria vulgaris*, *Rorippa palustris*.

Полиоценовый палеокомплекс был обогащен мезо-макротермными включениями, о которых частично сказано. Расхождение материков и дифференциация климатов обусловили разделение комплекса на региональные варианты. Их можно очертить. В Евразии он распался на бореальный, атлантический и собственно европейский. Эндемизм последнего полностью еще не раскрыт. В составе рассматриваемого комплекса *Polygonum andrzeowskianum*, *Middendorfia borysthénica* с восточно-европейским распространением. Ареал *Petasites spurius* западноевропейско-средиземноморский. В целом выделенный песчаный мезогигрофильный комплекс, или псаммоэфемеретум, больше, конечно, связан с плиоценовым палеокомплексом. Связи эти, однако, больше проявляются на ареагенетическом уровне. Другого порядка связи комплекса с псаммофильными гигрофильными вариантами флор Древнего Средиземноморья. Они флорогенетического плана и выражаются через небольшую, но достаточно характерную, группу эндемических видов в количестве 5. Днепровскими эндемами являются *Orchis nervulosa*, *Agrostis pseudoalba*. Первый находится в непосредственном родстве с *Orchis coriophora* L. и иногда приводится как синоним последнего. Довольно редкий вид, встречающийся на пойменных лугах бассейна Днепра, где он и обособился. Другой вид — полевица ложнобелая — входит в круг форм *Agrostis stolonifera* L., он был выделен М. В. Клоковым [91]. Представляет

собой молодую слабо обособившуюся расу с нечеткими морфологическими признаками. К причерноморским эндемам относятся *Polygonum paniculatum*, *Minuartia bilykiana*. Горец метельчатый, сильно расширивший ареал вследствие хозяйственной деятельности, входит в состав группы форм *P. latathifolium* L. (*sensu amplo*) и представляет собой результат его экологической дифференциации. Более узкое распространение минуарции Билыка, почти миниатюрного однолетника с густым опушением. Относится к ряду *Tenuifoliae* Mattf., который в пределах исследуемой территории, за единственным исключением, представлен эндемичными видами. Наконец, *Lythrum melanospermum* бессарабский эндем. Относится к группе гирканских видов рода. Малочисленную группу составляют понтическо-туранские виды. Это *Scirpus melanospermus*, *Peplis alternifolia*, *Centaurium uliginosum*, указывающие на существовавшие и впоследствии оборванные флористические связи Причерноморья и Арало-Каспийской (Туранской) провинции. Рассмотренный комплекс сформировался на основе предшествующего миоцен-плиоценового, отличавшегося широкими ареагенетическими связями и преобладанием теплолюбивых форм. В конце плиоцена в результате общего изменения климата произошло объединение его состава и ассимиляция, однако, неполная, немногих бореальных элементов (*Equisetum pratense*, *Juncus bufonius*, *Ranunculus reptans*).

**Флороценогенетический комплекс подового эфемеретума.** Ареал комплекса охватывает Причерноморье Украины и приурочен почти исключительно к подам, где в течение вегетационного периода поддерживается необходимая влажность. Однако это не мешает ряду видов распространяться и на другие экотопы с сырыми грунтами, например, на влажные аллювиальные пески, причем некоторые из видов выходят за пределы территории. Существенного значения в структуре растительности комплекс не играет.

Комплекс включает в себя 28 видов, из которых однодольных — 21. Это обстоятельство, а также значительное участие малолетников сближают его с гигрофильными фациями растительности саванны. Ареагенетический комплекс довольно однородный и сложен почти исключительно видами с древнесредиземноморскими связями. Видов с европейско-древнесредиземноморским распространением 7: *Crypsis schoenoides*, *C. alopecuroides*, *Carex distans*, *Rumex ucrainicus* (сильно иррадиировавший, что характерно для гигрофитов вообще) и другие, древнесредиземноморских 8: *Eleocharis uniglumis*, *E. sareptana*, *Damasonium alisma*, *Lythrum thymifolia* и другие), понтическо-туранских 6: *Mentha micrantha*, *Carex diluta*, *Lythrum tribracteatum* и другие, с причерноморским распространением 5: *Puccinellia bilykiana*, *Eleocharis macrocarpa*, *E. zinserlingii*, *E. scythica*, *Lythrum sophiae*. *Puccinellia bilykiana* появился в результате плейстоценовой гибридизации *P. tenuissima* с *P. dolicholepis* subsp. *fominii* и отчасти с *P. limosa* [225]. Следующие два вида описаны из *Eleocharis uniglumis*, с которым в последнее время оба они отождествляются. Болотница скифская

выделена из *E. klingei*, заходит несколько севернее Причерноморья. Дербенник Софии относится к секции *Salzmannia Koehe* и не раз отмечался коллекторами в Аскании-Нова, где и был описан.

Комплекс, из всех выделенных нами, самый молодой, по-видимому, едва оформившийся в конце плиоцена — начале плейстоцена. Ареалогически он очерчен довольно четко, хотя экологически представляется в какой-то мере «размытым», т. е. многие виды по отношению к подам являются факультативными. Это обстоятельство дает основание непредубежденному читателю считать его проблематичным и спорным. Поды Причерноморья Украины, расположенные между рекой Молочной и Днепром, целиком связаны с современным рельефом этой территории, развитие которого началось после отступления Понтического моря. Морфогенетически поды представляют собой молодое образование. Несмотря на известное сходство с другими гигрофильными экотопами, они представляют принципиально новый тип местообитаний. Как обычно, когда образуются свободные зоны жизни, они были освоены свитой готовых видов, в основном из разрушенного саванноидного палеокомплекса. В результате экологического соответствия, разумеется неполного, он оказался «вкладчиком».

Поды Причерноморья представляют собой уникальнейшее геологически молодое образование. Поэтому, из-за ограниченности времени, ярко выраженные видообразовательные процессы в них не произошли.

**Песчаный приморский галомезогигрофильный флороценогенетический комплекс.** Распространен преимущественно в южной полосе Причерноморья на песчано-ракушечных косах, островах и полуостровах, эстуариях рек. Он близок к черноморскому литоральному псаммогалофитному комплексу, выделенному М. В. Клоковым [93], по мнению которого на севере Европы он замещается балтийскими и беломорскими комплексами, на западе — атлантическим, на юге — средиземноморским.

Рассматриваемый комплекс приурочен к сырым и мокрым солончакам, влажным приморским пескам. Включает в себя 32 вида, из которых 12 — маревые. Мятликовые представлены 6 видами, орхидных 2 вида. Ареалогический спектр близок к спектру предыдущего комплекса. Видов с европейско-древнесредиземноморским распространением 11: *Suaeda prostrata*, *Limonium caspicum*, *Carex extensa*, *Atriplex littoralis*, *A. oblongifolia* и другие, древнесредиземноморским — 2: *Frankenia hirsuta*, *F. pulverulenta*, понтичско-туранским — 5: *Ofaiston monandrum*, *Atriplex heterosperma*, *Puccinella fominii*, *Halimione verrucifera*, *Salsola soda*, причерноморским — 9. Некоторое разнообразие вносят голарктико-древнесредиземноморские виды: *Chenopodium glaucum*, *Atriplex hastata*, *Spergularia marina*, *Tripolium vulgare*, а также псевдоатлантический *Orchis palustris*. *Apera maritima* описан М. В. Клоковым [91] из *A. spica-venti* в качестве причерноморско-азовской расы последнего, экогенетически связанной с влажными приморскими

песками. *Puccinellia brachylepis* выделен М. В. Клоковым из очень полиморфного *P. gigantea*. Предположение о существовании этого вида было высказано В. И. Кречетовичем [115]. *Molina euxina* — совершенно неожиданный и, как отмечает М. В. Клоков [93], загадочный вид. Выделен из *M. coerulea*. *Agrostis maeotica* рассматривается М. В. Клоковым в качестве азово-сивашского литорального эндема. Выделен из полевицы гигантской. *Polygonum hypanicum* отличается широкой экологией и распространением, проникает в некоторые лесостепные районы. Первоначальный причерноморский ареал — *Peucedanum latifolium*, впоследствии расширившийся до Волги. В комплекс также входят *Trachomitum sarmatiense*, *T. rusanovii*. Кендырь Русанова описан с о-ва Джарилгач в Черном море Е. Г. Победимовой (1949), которая предполагает, что он возник в результате гибридизации западноевропейского *T. venetum* L. с восточноевропейским *T. sibiricum* Pall.

Эндемизм комплекса самый высокий среди остальных. Это характерно для комплексов, имевших длительное автохтонное развитие. Несомненно, что исходный пракомплекс, давший впоследствии веер параллельных комплексов, сформировался на литорали Тетиса. Первичные экогенетические связи в ходе дальнейшей адаптации стали теряться, да и сами последующие формы приобретали признаки, способствовавшие их экспансии во внутренние континентальные области.

Разобранные эндемы, в их числе и гибридогенного происхождения, экогенетически связаны с литоральными естественно-исторического района Причерноморья, их адаптации к местным условиям. Комплекс непосредственно выводится из предшествующего протокомплекса, имевшего обширный евразийско-североамериканский ареал, впоследствии дифференцированный на региональные варианты. Предпоследнюю фазу его развития фиксируют виды понтическо-туранского распространения.

**Мелколиственный древесный мезогигрофильный флороценогенетический комплекс.** Немногочисленный, включает в себя 26 видов, из которых деревьев и кустарников 15. Приурочен к сырым и заболоченным грунтам Полесья и северной полосы Лесостепи, долинам рек степной зоны. Ряд видов отличаются высокой ценотической активностью (*Salix alba*, *Populus tremula*, *Betula pubescens*, *Callamagrostis canescens*), принимая тем самым значительное участие в структуре растительности. Систематически преобладают ивовые — 12 видов, из которых 9 представители рода *Salix* L. Березовых и лютиковых — по 3 вида. Остальные немногие семейства представлены 1—2 видами. Ареалогическая картина довольно пестрая. Почти полностью отсутствуют широкоареальные виды, за исключением *Eupatorium cannabinum*. Евразийско-древнесредиземноморских и голарктико-древнесредиземноморских видов 9, бо-реальных — 9. Видов с псевдоатлантическим, европейским, понтическо-туранским, древнесредиземноморским и причерноморским распространением — по 1—2.

Для выяснения истории комплекса рассмотрим более подробно видовой состав.

*Apera longiseta*. Описан М. В. Клоковым [91] из родства *A. spica-venti*. Экогенетически связан с влажными аллювиальными песками Нижнего Днепра.

*Betula borysthena*. Выделен из *B. pubescens* в качестве эндемичного для низовий Днепра и Ю. Буга. За пределами Украины близкая форма отмечена в долине р. Еруслан — притока Волги близ г. Саратова. Очевидно, такая обширная дизъюнкция (если форма из р. Еруслан тождественна южно-украинской) объясняется новейшими изменениями климата и антропогенным фактором. Понтическо-туранский (саранский, по А. К. Скворцову [190]) *Salix vinogradovii* занимает в комплексе несколько изолированное положение. Эта ива относится к секции *Helix Dum.*, в которую входят также *S. caprea*, *S. purpurea* с замещающими ареалами. По-видимому, все виды этой секции экогенетически связаны с сырыми песками. Сильно измененный ареал в основе древнесредиземноморского и экологически довольно пластичного у *Polygonum dumetorum*. Из европейских видов заслуживает внимания *Alnus incana*, редкий для исследуемой территории. На севере европейской части выступает элементом бореального мелколиственного макрокомплекса. Собственной свиты видов, по аналогии с *A. glutinosa*, по-видимому, не имеет. Другой европейский вид — *Thalictrum lucidum* — характеризуется широкой экологической амплитудой, как и все виды секции *Thalictrum*, куда он входит. Европейско-древнесредиземноморские декоративные *Salix purpurea*, *S. alba*, *Populus alba* представляют собой фрагменты сборного долинного пракомплекса. С последним также связаны травянистые *Poa remota* и довольно бореализованный *Molinia coerulea*. Евразийско-древнесредиземноморскими на широкой голарктической основе являются *Salix triandra*, *Populus nigra*, элементы какого-то разрушенного палеокомплекса, физиономически близкого среднеазиатским тугаям. Особое место в комплексе занимает *Betula pubescens*, очевидно, позднеплиоценовое включение. На равнинах севера Евразии это один из основных компонентов гигрофильного варианта бетулярного макрокомплекса, представленного в обедненном виде и на нашей территории, так как немногие спутники, мигрировавшие вместе с березой пушистой, были поглощены другими комплексами. Этот вид березы на Полесско-Припятской низменности часто выступает ценозообразователем. Было бы интересно в деталях проследить ее плейстоценовую историю, но единственно приемлемый в данном случае спорово-пыльцевой метод бессилён из-за невозможности идентификации пыльцы березы по видам. *Frangula alnus* представляет собой, по-видимому, пребореальный вид, ценотически активный в смысле инвазий в разные группировки растительности.

*Senecio fluviatilis*. Относится к секции *Crociseris Reichenb.*, где много гигрофильных видов. *Eupatorium cannabinum* указывает на прошлые евразийско-американские связи. Сам род относится

к трибе *Eupatorieae* Cass., необычной для Палеарктики и многочисленной и разнообразной в Новом Свете.

Комплекс сложен из фрагментов нескольких разрушенных палеокомплексов, близких по экологии. Формирование его, начавшееся в конце плиоцена, было прервано событиями плейстоцена, что видно по его довольно сборному характеру. В конце миоцена — начале плиоцена, безусловно, существовал какой-то физиономически сходный палеокомплекс, на что указывают ископаемые гигрофильные роды *Salix*, *Alnus*, *Populus* [8, 60, 117, 141, 142, 157]. В их составе отмечены некоторые формы, соответствующие современным, например, *Alnus incana* Willd. var *fossilis* из с. Амвросиевка. В целом же этот комплекс к концу плиоцена начал формироваться заново. Современный неоккомплекс четко разделяется на 2 субкомплекса — лесостепной неморально-бореальный и степной. Первый обогащен бореальными включениями — *Calamagrostis canescens*, *Salix aurita*, *S. myrsinifolia*, *Populus tremula*, *Betula pubescens* и другими. Он сложился на основе элементов прерийного и уремного (бореального) палеокомплексов. Степной субкомплекс представляет собой остатки какого-то разрушенного палеокомплекса, аналог которому подобрать трудно, хотя какой-то свет проливают немногие причерноморские и понтическо-туранские виды, но и этих данных пока недостаточно.

Рассмотренный комплекс неустойчивый, связи между видами носят размытый характер. В исторический период на его развитие сильно повлиял антропогенный фактор.

#### **Неморальный гигрофильный флороценогенетический комплекс.**

Представляет собой гигрофильный вариант неморального макрокомплекса. В него входит всего 8 видов, встречающихся почти по всей территории в сырых и влажных дубово-грабовых, дубовых, дубово-ясеневых и ясеневых лесах по неглубоким днищам балок, подножьям склонов, преимущественно в лесной и лесостепной зонах. Наиболее распространен *Ficaria verna*, образующий весной яркий красочный аспект, *Scrophularia nodosa*, *Glechoma hirsuta*, *Aegopodium podagraria*. Последний часто сорничает почти по всей европейской части, исключая самые северные и южные районы. Локальное распространение имеют *Carex pendula*, *Lysimachia verticillaris*, *Omphalodes scorpioides*, *Lythrum hybridum*.

Почти все виды комплекса с европейскими и европейско-западно-сибирским распространением, за исключением последнего, встречающегося на влажных местах по рекам Грузский Еланчик, Кальмиус, Каратыш. Поэтому связать флорогенетически и ареагенетически эту малочисленную группу видов с близким аналогом, каким могли бы быть притихоокеанские влажные листовенные долинные леса Дальнего Востока, довольно затруднительно. Впрочем, близким к мезотерному *Carex pendula*, относящемуся к секции *Maximae*, является *C. jaluensis* Kom., распространенный на юге Приморского края и в Корее по берегам рек. К этой же секции относится среднеевропейский *C. strigosa* Huds., заходящий на

Кавказ и Северную Турцию и близкий по экологии к *C. pendula*. *Scrophularia nodosa* относится к многочисленной и, по-видимому, сборной секции *Vernales*, ряду *Nodosae*, куда входит дальневосточный *S. oldhamii* Oliver, распространенный на заливных и заболоченных лугах, что, по-видимому, представляется вторичным. Заметим, что в подобных условиях нередко встречается и *S. nodosa*. Другой, близкий вид *S. macrobotrys* Ldb. растет в Западном и Южном Закавказье в лесах среднего и верхнего пояса. *Aegopodium podagraria* Б. К. Шишкин [237] относит к ряду *Podagrariae* В. Schischk. Сюда же входят *Ae. latifolium* Turcz., распространенный на осыпях в тенистых ущельях Средней Азии, и *Ae. tadshikorum* Schischk., встречающийся в еловых и ореховых лесах около ручьев. На Дальнем Востоке в Приморье, на Амуре, Охотии, Сахалине и Курильских островах встречается *Ae. alpestre* Ldb. *Ficaria verna* — представитель средиземноморского рода. На юге степной зоны замещается *F. calthifolia* Rchb., *F. stepporum* P. Smirn. *Lythrum hybridum* М. В. Клоков относит к ряду *Hybrida* Klok., куда также входят *L. schelkovnikovii* D. Sosn. (рисовые поля), *L. theodori* D. Sosn., *L. hylaicum* Klok., *L. melanospermum* Savul. et Zachariadi. Первые три вида распространены на юго-западном побережье Каспийского моря, последний — бессарабский эндем. *Lysimachia verticillaris* относятся к секции *Verticillata* R. Kunth. Кроме нашего вида, крымско-новороссийского по распространению, в секцию также входит *L. punctata*. *Omphalodes scorpioides* Д. Н. Доброкаева [54] относит к монотипной секции *Maschalanthus* DC.

Малочисленность комплекса, сложенного исключительно травами, неслучайная. Еще В. Б. Сочава [192] происхождение неморальной флоры непосредственно связывал с лесами маньчжурской фратрии, для которых характерными были многоярусность и полидоминантность древесных пород, преобладание кустарников и лиан и бедность травянистыми спутниками. Эволюция и расселение неморальной флоры сопровождалось обеднением состава древесно-кустарникового яруса и в меньшей степени — травянистого. По-видимому, склонность некоторых видов комплекса к внедрению в травянистые группировки представляет собой отработанный адаптационный признак при распаде древесного яруса, закрепленный впоследствии расселением этих видов. Этот процесс усилился, видимо, в конце плиоцена — начале плейстоцена, когда вследствие аридизации климата в пределах юго-западной России выработались однолетние формы ряда *Hybrida* рода *Lythrum*. Филогенетически входящие в комплекс виды различны, что было показано в предыдущей главе.

Отметим, что неморальная флора с точки зрения экологических условий формирования представляет собой глубоко мезофильное образование. Зарождение и вычленение из ее состава ксеромезотермного варианта [231] происходило в области Древнего Средиземноморья много позднее. Гигрофильная линия развития для неморальной флоры нехарактерна и едва намечается, на что,

в частности, указывает и экология рассмотренных видов. В голоцене они начали поглощаться альнетальным и некоторыми другими комплексами.

**Боровой мезотрофный мезогигрофильный комплекс.** Как и распространенный выше неморальный, представляет собой мезогигрофильный вариант борового (или пиниетального) макрокомплекса. Включает в себя 6 видов, распространенных преимущественно в пределах Полесья. Виды комплекса, несмотря на малочисленность, являются ценотически активными и на сырых и заболоченных грунтах часто формируют насаждения сосны, под пологом которых, а также в редколесьях и на вырубках растут *Dryopteris carthusiana*, *Rhododendron luteum*, *Calluna vulgaris*, *Poa vohlynensis*, *Minuartia piskunovii*.

Первый из указанных видов с бореальным распространением. *Rhododendron luteum* — третичный реликт с разорванным полесско-кавказским ареалом. Ареал *Calluna vulgaris* — амфиатлантический. *Poa vohlynensis*, по-видимому, полесский эндем, *Minuartia piskunovii* — восточно-европейский вид. Центральное положение в комплексе занимает сосна.

*Pinus sylvestris* относится к роду, включающему в себя до 100 видов, распространенных почти исключительно в Северном полушарии. Современный экологический диапазон вида широкий — от бедных олиготрофных песков до мезотрофных и олиготрофных болот. Часто формирует моnodоминантные насаждения. Входит также в состав суборей и сугрудков. В. Н. Сукачев [198], Р. И. Аболин [1] и другие выделяют ряд форм, растущих на болотах. Как показали исследования Е. Н. Кондратюка [103], любая суходольная форма сосны в соответствующих условиях может дать болотную форму. *Dryopteris carthusiana* — умброфильный вид, отличающийся широким географическим и эколого-ценотическим диапазоном и относительно сильной мощностью образуемых синузий в ненарушенных насаждениях. Древность ингрегации была отмечена Б. А. Быковым. *Rhododendron luteum* несомненно ранее произрастал в горной системе Украинского кристаллического щита. Вполне возможно, что в миоцен-плиоцене род был более многочислен. *Calluna vulgaris* представляет собой элемент какого-то варианта пустошей, на что указывают некоторые особенности экологии и фитоценологии. Его нынешняя связь с сосновыми лесами — плейстоценовая. *Poa vohlynensis* — пока слабо изученный вид. К комплексу отнесен предположительно.

Рассматриваемый комплекс — это слабо выраженный гигрофильный вариант мезоксерофильного по своей природе борового макрокомплекса, ареагенетически несвязанного с высокими широтами. Формирование борового комплекса происходило в более южных горных системах, в условиях которых и произошло становление *Pinus sylvestris* как вида [210]. Палеонтологическая история сосны обыкновенной из-за отсутствия необходимого материала остается неясной. Однако можно предположить, что на равнины северной части Евразии вид спустился в середине или



в конце плиоцена, когда стали выпадать термофильные породы, экониши которых он занял, т. е. проникновение его на нашу территорию было связано с модернизацией флоры. Экспансии вида способствовала его экологическая пластичность, которая могла реализоваться на просторах Евразии. При этом ареал сосны обыкновенной наложился на ареалы реликтовых видов более узкой экологической амплитудой — *P. cretacea* Kalen., *P. fominii* Kondr. В течение верхнего плиоцена и в квартере происходила дальнейшая экологическая дифференциация, в то время успели выработаться особые формы, приуроченные к специфическим субстратам, хотя до видообразовательных процессов из-за ограниченности времени дело не дошло. Выявление ядра видов, филогенетически связанных с формацией *Pineta sylvestris*, представляет довольно трудную задачу. Разные исследователи один и тот же вид, например, *Convallaria majalis* L., относят к разным ценогенетическим группам.

**Таежный гигрофильный флороценогенетический комплекс.** Представляет собой гигрофильный вариант таежного макрокомплекса. Включает в себя 8 видов довольно широкой экологии, распространившихся на территорию в конце плиоцена — начале плейстоцена. Нынешняя приуроченность их в основном к Полесью и северной полосе Лесостепи фиксирует предел их миграционных возможностей.

На фрагментарность комплекса указывает состав жизненных форм, где преобладают древесно-кустарниковые (4), споровых 2 вида, других травянистых — 2. Несмотря на малочисленность, виды принимают заметное участие в структуре растительности. Ель европейская (*Picea abies*) образует острова насаждений в Полесье. Остальные являются спутниками лесов разных типов на минеральных сырых и переувлажненных почвах. Береза приземистая (*Betula humilis*) растет на низинных и переходных болотах.

Ареогенетически комплекс сложен видами бореального пространства. Нежный умброфит *Equisetum sylvaticum* с циркумбореальным ареалом часто образует заросли на склоновых экспозициях с выходами грунтовых вод. Ингрегация его — самая древняя и архаичная, очевидно, не связанная жестко, по крайней мере, в Восточной Европе, с каким-либо палеокомплексом. *Dryopteris austriaca* также с циркумбореальным ареалом — своеобразный гигрофильный и мезогигрофильный папоротник с красивыми крупными вайями. Загадочно его отсутствие в Белорусском Полесье. Приводится для Минской возвышенности. Многочисленные лакуны в распространении и ценогенетические особенности дают основание отнести его к древнему комплексу уремы, сформировавшемуся в долинах рек Евразоамерики. *Picea abies* отличается широкими преадаптивными возможностями, что, впрочем, характерно и для близких видов, в частности, *P. obovata*, замещающего *P. abies* в азиатской части и нередко произрастающего на сильно обводненных местах. По Е. Г. Боброву [26], род *Picea* A. Dietr., как и другие темнохвойные, непосредственно связан

с арктотретичной флорой. *Betula humilis* — невысокий кустарник, находящийся на пределе экологического и ценотического ареалов и весьма обычный в северной половине европейской части. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами и в комплексе занимает несколько изолированное положение. *Trollius europaeus* — своеобразный по экологии вид. Очевидно, элемент не сформировавшегося бореального эфемеретума, ассимилированный таежным флороценогеном. *Rubus idaeus*, *R. caesius* является глубоко бореализованными формами с утраченными экогенетическими связями. *Circaea alpina* — типичный таежный элемент еловых лесов европейского севера.

Рассмотренный комплекс полностью представляет собой бореализованное включение в составе гигрофильной флоры исследованной территории, связанное с поздним плиоценом и началом плейстоцена. Преобладают деревья и кустарники, что объясняется малочисленным составом гигрофильной фракции самого таежного макрокомплекса, для которого все-таки характерна мезофильная линия развития. С другой стороны, таежные гигрофильные элементы в экологическом отношении довольно специфичны и избирательны, что сдерживает их миграционные возможности.

**Альнетальный флороценогенетический комплекс.** Занимает центральное положение среди лесных комплексов и принимает значительное участие в структуре лесной гигрогидрофильной растительности Полесья и северной полосы Лесостепи на богатых евтрофных почвах. В основном это леса с доминированием в древесном ярусе *Alnus glutinosa*.

Комплекс включает в себя 68 видов, из которых споровых — 5, мятликовых — 4, осоковых — 10, капустных — 6; входит и ряд других семейств, свойственных именно этому комплексу (например, фиалковые). Соотношение однодольных и двудольных (соответственно 17 и 46 видов) достигает 1:2,7. Древесно-кустарниковых форм 12 видов. Ареалогическая структура следующая. Голарктико-древнесредиземноморских видов 21, европейско-древнесредиземноморских — 12, европейских — 14, бореальных — 16, циркуматлантических — 3, древнесредиземноморских и плюрирегиональных — по одному.

Наиболее древнее ядро составляют виды с голарктико-древнесредиземноморскими связями, которые в общем соответствуют ареалу анцестральной формы ольхи, давшей систематический ряд *Glutinosae*. Эта эуальнетальная свита видов характеризуется приуроченностью к лесным болотным ценозам, хотя некоторые из них и растут на травянистых и травяно-гипновых болотах, например *Calla palustris*, *Carex pseudocyperus*. Они тенелюбивы и приурочены к экотопам с почвенным или поверхностным увлажнением, однако без застойности. Большинство видов отличается требовательностью к повышенному богатству почв. На древность этой группы указывают прежде всего папоротники. *Matteuccia struthiopteris* представляет собой архаичный компонент сборного долинного палеокомплекса. *Athyrium filix-femina* — типичный гидро-

фит, селящийся иногда на гниющей древесине. Судя по сплошному ареалу, высокой ценотической активности, разнообразию форм он является примером древнего «процветающего» вида, адаптировавшегося к изменяющимся условиям. Экологически более пластичный, чем предыдущий вид. Состав ингрегации, характерные виды его слоя, так же как и виды подчиненных ему слоев, указывают на одно из интересных и древних явлений растительности. По нашим наблюдениям, в сильно переувлажненных условиях на растениях появляются образования, которые можно аналогизировать с воздушными корнями. *Oreopteris limbosperma* — элемент долинного протокомплекса. Исключительно теневой папоротник, нуждающийся в повышенной влажности воздуха. Примечательны осоки — *Carex riparia*, *C. vesicaria*, *C. pseudocyperus*. Первые две отсутствуют в Северной Америке, замещаясь близкородственными видами, последняя — с голарктическим ареалом. Осока береговая отличается от многих осок широкими листовыми пластинками и высотой, что косвенно подтверждает ее связи с лесными группировками. Второй вид несколько бореализован. *C. pseudocyperus*, часто встречающаяся и на послелесных болотах, по внешнему облику явно теневая осока. Близкий вид *C. capricornis* Meinsch. ex Maxim. растет на Дальнем Востоке, в Корее и Японии на песчаных берегах и отмелях. Древним архаичным элементом комплекса является *Calla palustris*, довольно сильно бореализованный, хотя и сохраняет четкие палеотропические связи. Очевидно, на миоцен-плиоценовых лесных болотах был представлен большим количеством узкоспециализированных форм, которые выпали перед плейстоценом. Загадочно его отсутствие в Талыше и Колхидской низменности. *Urtica dioica* представляет собой агрегацию нескольких видов, один из которых связан с эуальнетальной свитой, остальные — с какими-то распавшимися экогенетическими группами и неформировавшимися неоконструкциями. В плейстоцене они вошли в контакт и образовали агрегацию. Нынешние полесские «крапивные» ольсы-черноольшаники в большинстве, видимо, являются вторичными, возникшими вследствие хозяйственной деятельности. Специфические экотопы занимает *Chrysosplenium alternifolium*, нередко образующий синузию вдоль ручьев и в тальвегах балок.

К этой же ареагенетической группе относятся *Dryopteris cristata*, *Rumex obtusifolius*, *Barbarea stricta*, *Geum rivale*, которые с разной долей условности можно отнести к псевдоамфиатлантическим.

Следующая, древнеальнетальная свита объединяет виды с евразийскими ареалами, соответствующими прошлому (несовременному, сокращенному) ареалу *Alnus glutinosa*. В ценотическом отношении большинство видов связано с гигрофильными лесными сообществами. Нынешняя приуроченность ряда видов к открытым травянистым группировкам объясняется вырубкой лесов, после которой длительное время сохраняются травянистые спутники. Центральное место в этой группе видов, безусловно, занимает

ольха черная. В палеогене, согласно данным С. К. Черепанова [226], от Атлантического побережья Северной Америки до Западного Средиземноморья была распространена форма, которую можно считать анцестральной для систематического ряда *Glutinosaе*. В этот ряд входят *A. glutinosa* (Европа, Северная Африка, Малая Азия), *A. barbata* (Кавказ, Малая Азия), *A. serrulatooides* (Япония) и *A. serrulata* (Атлантическая Северная Америка). Можно сделать допущение, что *A. glutinosa* как вид сформировался не позднее миоцена. Из всех видов этого ряда ольха черная имеет наибольший ареал и является, пожалуй, наименее термофильной, хотя и избегает областей с резко континентальным климатом. И все же ее прежние связи с более теплолюбивой флорой несомненны. На это указывает отсутствие осенней окраски листьев. Сам листопад происходит глубокой осенью и листовые пластинки не имеют яркой окраски, что свойственно, например, березам. Черноольшаники невозможно представить без *Humulus lupulus* которая является едва ли не единственной лианой лесной зоны. Растений таких жизненных форм, разумеется, было больше в составе мезогигрофильных миоценовых и даже плиоценовых лесов, но почти все они выпали перед плейстоценом вместе с древесными спутниками. *Myosoton aquaticum* — экогенетически «подогнанный» к комплексу вид, ранее связанный с неморальным протокомплексом. К альнетальному комплексу предположительно может быть отнесен *Cardamine impatiens*. Ценогически индифферентный (и систематически, по-видимому, собранный) *Scutellaria galericulata* был связан с какой-то специфической экогруппой или палеокомплексом, позднее распавшимся. В пределах территории поглощаются несколькими комплексами, более активно-альнетальными. *Impatiens noli-tangere* представляет собой древний автохтонный элемент, исходно приуроченный к влажным долинным лесам субтропического, местами, может быть тропического облика. *Ribes nigrum* — типичнейший компонент свиты, связанный через анцестральную форму с ядром древнеморальных видов. Входит в подрод *Eucorea* Jancz. в серию *Nigra*, распространенную от Атлантического побережья Европы до Тихого океана. Восточнее замещается группой близкородственных видов с ограниченными ареалами, растущими в горах и на равнинах.

Близкими по ареалогенетическим связям выступают виды европейско-древнесредиземноморского распространения. Рассмотрим их.

*Carex acutiformis* представляет собой фрагмент травянистых фаций долинных лесов, где анцестральная форма, по-видимому, исходная для всего ряда *Paludosae* Fries et Kük., могла образовывать самостоятельную ингрегацию. *Carex elongata* — элемент гигрофильного варианта палеонеморального комплекса. В. И. Кречетович [114] объединяет его в цикл *Euleptovignea* V Crecz., почти все виды которого растут на Дальнем Востоке в составе лесных и травяных болот. Плиоцен-плейстоценовое охлаждение привело к сужению и сдвигу ареала обсуждаемого вида, что происходило на общем фоне распада всего строя термофильных

долинных лесов, составной частью которых был палеонеморальный комплекс. Близкородственным является *C. traiziscana* F. Schmidt (о-в Сахалин), который представляет собой измененный гибридизациями плиоценовый тип *C. elongata* [167]. Компонентом крупнотравья выступает *Iris pseudacorus*, экогенетически связанный с текучими и выклинивающимися водами. В миоцен-плиоцене мог образовывать самостоятельную ингрегацию. *Geranium robertianum* входит в монотипную секцию *Robertiana* Boiss. и представляет собой компонент временной синузии малолетних форм, очевидно, нескольких палеокомплексов гигрофильного облика. Жилибер [254] приводит этот вид под названием *G. foetidum* Gilib., относя его к растениям из окрестностей городов Гродно и Вильнюса.

*Viburnum opulus* относится к олиготипной секции *Opulus*, ряду *Opulus* Pojark. Ареал последнего, куда также входят *V. sargentii* Koehne (Дальний Восток, Корея, Северная Америка), *V. trilobum* March. (Северная Америка), напоминает ареал ольх ряда *Glutinosa*, что указывает на их ареагенетическую общность. *Scirpus sylvaticus*, несмотря на распространение на травяных и травяно-моховых болотах, уже с первого взгляда производит впечатление лесного по своей природе растения, на что указывают прежде всего широкие, с желтоватым оттенком листья. Слегка океанический вид, чем, очевидно, и объясняются разрывы в ареале, приходящиеся на Сибирь. Экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами. Нынешняя ценотическая активность (доминант-коннектор 3-го яруса) унаследована от исходной формы.

Собственно альнетальная свита включает в себя виды, совпадающие с европейской частью ареала ольхи черной. Они отличаются тенелюбием и в этом могут считаться более или менее постоянными спутниками черноольшаников, почти не встречающимися на естественных травяных и травяно-гипновых болотах. Это прежде всего относится к *Filipendula denudata*, *Urtica galeopsifolia*, *Carex hylaea*. Крапива ладанниколистная — восточноевропейский эндем. Систематически слабо обособившийся *Carex hylaea* — глубоко теневой вид, как и очень близкий *C. elongata*, с которым часто отождествляется. Виды *Polygonum mite*, *Stellaria nemorum*, поглощаемые также гигрофильным вариантом неморального комплекса, систематически, очевидно, начали обособляться в древнеальнетальном комплексе.

Примечательны два кустарника — *Ribes spicatum*, *Grossularia reclinata*. — Смородина колосистая относится к подроду красных смородин *Ribesia* (Berl.) Jancz., ряду *Rubra*, который включает в себя 6 видов [170]. Один из них встречается на Британских островах, а остальные, замещая один другого, распространены от Атлантического до Тихого океана. Все виды ряда скорее происходят от анцестральной формы, связанной с региональным (палеарктическим) гигрофильным вариантом неморального палеокомплекса, впоследствии частично разрушенного, а частично и трансформированного в другие неоконплексы. *Grossularia reclinata*,

по-видимому, в Евразии не имеет близкородственных видов, которые следует искать в Северной Америке, где они наиболее разнообразны. Довольно спорным является ареал. А. И. Пояркова [170] считает, что в естественном состоянии этот вид растет на Кавказе и, быть может, в Западной Украине. Обнаруженные нами в свое время местонахождения на Волынском лессовом плато — природные. В миоцен-плиоцене — компонент древненеморального палеокомплекса, ассимилированный позднее альнетальным. *Fraxinus excelsior* — представитель, по М. Г. Попову [168], гибридогенного арктотретичного рода с основной массой видов во флоре Гинкго. По-видимому, состоит из нескольких рас, поглощаемых разными комплексами. Альнетальная раса, более молодая, чем древненеморальная, отличается некоторыми, явно вторичными, морфобиологическими признаками, указывающими на приспособленность к избыточному увлажнению, к числу которых относится способность образовывать некоторое подобие поверхностных, далеко расходящихся досковидных корней. Близкий вид *F. manshuriensis Rupr.* со сходной экологией растет в долинах рек в полосе разливов на Дальнем Востоке, в Маньчжурии, Северном Китае и Японии. Между обоими видами — огромная дизъюнкция в Сибири, обусловленная разрывом в плиоцене неморального палеокомплекса, простиравшегося сплошной полосой через Евразию. *Viola uliginosa* относится к секции *Rostratae Kupff.*, подсекции *Repentes Kupff.*, где занимает изолированное положение. Слегка субокеанический вид, исходно связанный через анцестральную форму с древненеморальным палеокомплексом. *Circaea lutetiana* относится к палеарктической секции *Bilocurales Aschers. et Magnus.* связанной с влажными тенистыми лесами. На Дальнем Востоке, где последние довольно хорошо сохранились, встречаются три других вида секции *C. quadrisulcata (Maxim.) Franch. et Sav.*, *C. mollis Sieb. et Zucc.*, *C. cordata Royle.*

Незабудки — литовская и шершавая — *Myosotis lithuanica*, *M. strigulosa* — представляют собой результат продолжающейся морфологической и экологической дифференциации *M. palustris*, к родству которого они относятся. С альнетальным комплексом оба вида связаны скорее факультативно, и какие-то популяции поглощаются близкими комплексами. *Galium maximum* через анцестральную форму входил в европейский региональный вариант долинного протокомплекса. Вид слабо бореализирован, что сдерживает его распространение в северные районы. *Valeriana simplicifolia*, как и весь ряд *Montanae Grub.*, в основе представляет собой монтанный вид, спустившийся на равнины перед плейстоценом, где стал поглощаться альнетальным комплексом и параллельно, но менее активно, гигрофильным высокотравьем.

Формирование и эволюция альнетального флороценогенетического комплекса тесно переплетаются с долинным протокомплексом, в недрах которого следует искать истоки других комплексов, в частности, древненеморального. Долинный протокомплекс, или точнее пракомплекс, кроме Евразии, в виде регионального ва-

рианта был распространен в Северной Америке. О составе долинных лесов некоторое представление дают их современные аналоги в Приморье и Южном Приамурье на Дальнем Востоке, характеризующиеся прежде всего обилием древесно-кустарниковых форм. Альнетальная фракция в структуре долинного пракомплекса была представлена упоминавшейся выше исходной формой ольх, давшей впоследствии систематический ряд *Glutinosae* и ее спутников. Эволюция природных условий, обусловленная изоляцией Полярного бассейна и сопровождавшаяся континентализацией и бореализацией климата, привела к сокращению и разрывам пояса долинных лесов и разрушению в разной степени самого их строя. Выпали термофильные формы, те, которые сохранились, переработались в мезо-микротермные, что коснулось и интересующих нас ольх.

Очевидно, к концу плиоцена произошла окончательная морфологическая дифференциация родительской для ряда *Glutinosae* формы на географически замещающие расы *Alnus glutinosa*, *A. barbata*, *A. serrulata*, *A. serrulatoides*. Ареалы первых двух ольх частично перекрываются, и на Кавказе ольха клейкая ценотически замещается ольхой бородатой. Однако имеется огромный разрыв между *A. glutinosa* и *A. serrulatoides*, растущей в Японии, что связано с существованием в плиоцене огромного Сибирского моря, а после его редукции с установлением резко континентального климата. Именно этим обусловлен и разрыв между европейскими и дальневосточными широколиственными лесами. Наличие в Северной Америке регионального варианта комплекса с *A. serrulata* объясняется расхождением континентов. В Европе альнетальный комплекс из состава влажных долинных лесов стал вычленяться с миоцена. Рассмотренные исторические свиты видов, разные по времени, соответствуют этапам его формирования, последний из которых охватывает поздний плиоцен-плейстоцен. Именно в этот период комплекс обогатился бореальными включениями. Их насчитывается 12 видов, ассимилированных в основном из комплекса уремы, который на севере является замещающим. Прежде всего следует отметить *Salix pentandra*, *S. cinerea*, *S. caprea*, *Padus avium*, занявших освободившиеся экониши после выпадения термофильных древесно-кустарниковых форм. Из травянистых — это *Glyceria plicata*, *Cardamine amara*, *Viola palustris*, *V. epipsilla*. Некоторые бореальные виды представляют собой теневые (умброфильные) популяции открытых травянистых группировок: *Carex appropinquata*, *Cirsium palustre*, *Galium palustre*.

**Лесолуговой мезогигрофильный флороценогенетический комплекс.** Представляет собой гигрофильный вариант обширного и почти нераскрытого лесолугового макрокомплекса, очевидно, физиономически более четко выраженного в доагрикультурный период. Комплекс распространен в основном в Полесье и северной полосе Лесостепи и далее переходит в северные и более западные районы европейской части. В Прибалтике, отличающейся субокеа-

ничностью, первичные лесолуга местами играют существенную роль в структуре современного растительного покрова, хотя в ряде случаев они явно вторичные. В пределах территории виды в большинстве не отличаются высокой активностью. Доминантами и субдоминантами на торфянистых и заболоченных лугах являются *Deschampsia caespitosa*, *Carex panicea*, *C. hirta*, *C. caespitosa*, *C. nigra*. Остальные выступают в качестве ассектаторов и солитариев в лесах, кустарниках, на лугах и болотах.

Комплекс включает в себя 33 вида. Значительно участие орхидных и осоковых (соответственно 10 и 8 видов), однодольных — 21 вид. Большинство европейских представителей семейства орхидных ценогеномически связано с открытыми травянистыми и полулесными группировками, что отражает их прошлые экогенетические связи. Остальные семейства представлены 1—2 видами, в числе которых и мятликовые. Биоморфологически комплекс сложен травянистыми формами. Таким образом, систематическая структура, если не переоценивать участия орхидных, пестрая и в целом малооригинальная. Ареалогенетическая картина довольно своеобразна: 8 видов с атлантическим (в широком смысле) распространением: *Ophioglossum vulgatum*, *Agrostis gigantea*, *Orchis coriophora*, *Carex flava*, *C. nigra*, *C. echinata* и другие, по 7 видов с голарктико-древнесредиземноморским и европейско-древнесредиземноморским. К первым относятся *Herminium monorchis*, *Orchis militaris*, *Iris sibirica* и другие, ко вторым — *Atriplex nitens*, *Mentha pulegium*, *Linum catharticum* и другие. Европейский ареал у *Polygala decipiens*, *P. vulgaris*. Довольно много видов с бореальным распространением — 8.

Ценогеномически центральное положение в комплексе занимают виды, ранее связанные с прерийным палеокомплексом, их 15—17. Это *Agrostis gigantea*, *Corallorhiza trifida*, *Platanthera bifolia*, *Orchis militaris*, *Herminium monorchis*, *Carex hirta*, *C. flacca*, *C. nigra*, *Glechoma hederacea* и другие.

На прошлую приуроченность этих видов с полулесными группировками указывают их нынешняя экология и фитоценология. Возможным выходцем предшествующего палеокомплекса являются *Ophioglossum vulgatum* с явно сокращенным ареалом, о чем косвенно свидетельствуют обширные дизъюнкции, очевидно, обусловленные событиями плейстоцена. В Памиро-Алае замещается близкородственным *O. bucharicum* O. et B. Fedtsch., произрастающим в солонцеватых низинах в поймах рек. Примечательная орхидея *Orchis coriophora*, скорее всего, была компонентом палеокомплекса, чем-то напоминающего современные приатлантические пустоши, которые в плиоцене и, может быть, в начале плейстоцена заходили на крайний северо-запад исследуемой территории. Выходцами саванноидного палеокомплекса является *Mentha pulegium* и предположительно *Atriplex nitens*. Неизвестны связи *Orchis fragrans*, *Eleocharis carniolica*. Первый представляет собой несомненный элемент третичных лесов, локально распространен на Донецком кряже. Бореальная фракция флорцено-



генетически представлена видами березняковой исторической свиты, четко выраженной в северных районах европейской части — *Deschampsia caespitosa*, *Malaxis monophyllos*, *Ranunculus repens*, *Cardamine pratensis*. Существование лесолугов макрокомплекса поддерживается спецификой равновесных ценологических отношений древесно-кустарникового и травянистого ярусов, когда компоненты тех и других оказываются относительно независимыми. Подобные образования в фитоландшафтах прошлой и современной растительности, по крайней мере умеренных широт, обычны, хотя и не всегда проявляются в «чистом» виде. Рассматриваемый комплекс непосредственно выводится из прерийного палеокомплекса, распространенного в плиоцене в Европе и, по-видимому, в Азии в пребореальной (по терминологии М. Г. Попова [168]) полосе. Южнее он замещался саванноидным палеокомплексом. Прерии ассоциируются с безлесными равнинами Северной Америки. Они являются аналогом восточно-европейских степей и отличаются от последних преобладанием тропических родов злаков цветущих в конце лета. Фитоценогенетически североамериканские прерии представляют собой более древнюю формацию по сравнению с восточно-европейскими степями. Однако подобных различий, по крайней мере, во второй половине плиоцена, очевидно, не было, и на всем евразоамериканском континенте существовал пояс прерий с субтропическими родами *Andropogon*, *Panicum* и другие. Последующие события плейстоцена по-разному повлияли на этот тип растительности в Евразии и Северной Америке. Если в Старом Свете она была полностью уничтожена, за исключением отдельных фрагментов, то в Новом Свете картина была несколько иной. Во всяком случае, современная степная флора черноземов ареагенетически носит сборный характер и, в общем, мало оригинальна. В Северной Америке послеплейстоценовое ее восстановление происходило в основном с юга, куда она была оттеснена надвигающимся ледником. Краткий экскурс в историю степной флоры дан для обоснования названия исходного палеокомплекса.

Прерии, как и степи, рассматриваются и как ландшафтное явление. Они многолики и их безлесье представляет собой частый, хотя и частный случай. Разбираемый комплекс связан с ландшафтами лесостепного характера, где, несомненно, были и свои мезогигрофильные варианты.

## Глава 6

### ГЕНЕЗИС И ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕРНООЛЬХОВЫХ ЛЕСОВ ПОЛЕССКО-ПРИПЯТСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Сложные процессы взаимодействия флорценогенетических комплексов, обусловившие современную ценоотическую структуру гидрофильной растительности, раскрывает формация *Alneta glutinosae* Полесско-Припятской низменности. В пределах этой территории ольха черная находится в экологическом и ценоотическом оптимумах. Далее на запад эколого-ценоотический оптимум охватывает часть Польши и Германии. На остальной территории ареала этот вид ослабляет ценоотические позиции и в сложении растительности переходит к роли ингрдиента.

В растительности Полесья преобладают сосновые и дубово-сосновые леса, а также различные по трофности болота. Черноольшаники занимают от 10,3 до 12,6 % лесопокрываемых площадей. Значительной их роли в общей структуре лесной растительности благоприятствуют геоморфологические и гидрологические факторы. Наибольшие массивы черноольшаников сосредоточены в районах, сложенных моренной, особенно в поймах слабообработанных долин малых рек, например, расположенных в междуречье Тетерева и Припяти.

По нашим данным и данным других авторов [31, 45, 46, 243], формация *Alneta glutinosae* представлена следующими ассоциациями: *Alnetum coryloso-oxalidosum*, *Alnetum coryloso-aegopodiosum*, *Alnetum padoso-caricosum (acutiformis)*, *Alnetum padoso-caricosum (ripariae)*, *Alnetum franguloso-dryopteridosum (spinulosae)*, *Alnetum franguloso-athyriosum (filicis-feminae)*, *Alnetum athyriosum (filicis-feminae)*, *Alnetum urticosum (galeopsisifoliae et dioicae)*, *Alnetum filipendulosum denudatae*, *Alnetum dryopteridosum (thelypteris)*, *Alnetum caricosum (ripariae)*, *Alnetum caricosum (acutiformis)*, *Alnetum caricosum (vesicariae)*, *Alnetum caricosum (elongatae)*, *Alnetum phragmitosum*. Они образуют экологический ряд, начинающийся почти мезофильной ассоциацией черноольшаника лещино-кисличного и кончающийся сильно обводненным черноольшаником тростниковым. Подобные экологические ряды характерны и для лесостепных районов Украины. Ряд близких ассоциаций встречался на юго-западе Вологодской области, на побережье оз. Ильмень, в Челябинской и других областях. Диапазон изменения черноольшаников с учетом фактора обводнения очень широкий — от мезофильных до гидрофильных. Последние индицируют начало или конец гидрогенного сукцессионного ряда. Однако типичными являются мезогигрофильные и гигрофильные

экотопы, для которых характерны грунтовые выклинивающиеся воды.

Общезвестна требовательность ольхи черной к богатству почв, черноольшаники довольно редки в задровых районах Полесья, хотя гидрологические условия для них вполне благоприятны. Более широкое их распространение ограничивается здесь бедными песчаными почвами, неоднократно в прошлом перемытыми водами и перевейными ветрами.

Рассмотрим более подробно эколого-топологическую приуроченность черноольшаников, для чего обратимся к разработанной нами системе занимаемых ими экотопов.

1. Депрессии на водоразделах
  - 1.1. Сточные
    - 1.1.1. Элементы внутренней гидрографической сети
    - 1.1.2. Истоки рек
    - 1.1.3. Дренируемые окраины
  - 1.2. Бессточные
    - 1.2.1. Дренируемые окраины
  - 1.3. Депрессии надпойменных террас
    - 1.3.1. Дренируемые окраины
  - 1.4. Озера
    - 1.4.1. Дренируемые окраины
    - 1.4.2. Устья рек
    - 1.4.3. Истоки рек
2. Поймы
  - 2.1. Аллювиально деятельные реки
    - 2.1.1. Притеррасье
    - 2.1.2. Заливообразные расширения
    - 2.1.3. Меженные берега
    - 2.1.4. Окраины притеррасных речек
  - 2.2. Реликтовые долины аллювиально недействительных рек
    - 2.2.1. Притеррасье
    - 2.2.2. Заливообразные расширения
    - 2.2.3. Центральная пойма
    - 2.2.4. Вся пойма
3. Балки, унаследованные реками 5—6-х порядков
  - 3.1. Днища (тальвеги)
    - 3.1.1. Вдоль водотоков
    - 3.1.2. Подножья склонов
    - 3.1.3. Днище
  - 3.2. Верховья балок
    - 3.2.1. Источники (ключевины)
    - 3.2.2. «Выпоты»
4. Склоны
  - 4.1. Коренные берега рек
    - 4.1.1. Геологически обусловленные террасы в тыловой части
    - 4.1.2. «Выпоты»
    - 4.1.3. Выходы подземных вод
    - 4.1.4. Днища эрозионных балок, питаемых подземными водами
  - 4.2. Горные районы
    - 4.2.1. Горные ручьи и речки
    - 4.2.2. Источники
    - 4.2.3. «Выпоты»

Как видно, ольха черная и формируемые ею ценозы занимают преимущественно экотопы текущих и выклинивающихся вод. Связи эти глубокие, экогенетические. Сам вид показывает широкую

аутэкологическую амплитуду, оптимум которой приходится на мезогигрофильные экотопы, несколько смещенные в сторону мезофильных. Однако в этих условиях ольха черная вступает в конкуренцию с более сильными ценозообразователями, в частности, с дубом черешчатым и ясенем. Поэтому синэкологический оптимум сдвинут в сторону большего обводнения.

Ценотически формация ольхи черной представлена субформациями *Alneta glutinosae nemorosa* (неморального облика, или настоящих лесов) и *Alneta glutinosae paludosa* (болотная лесная). Площади первой невелики, но она достаточно характерна для Полесья. Неморальные черноольшаники занимают несколько более возвышенные уровни по периферии черноольховых топей, на склонах балок, вдоль незаболоченных берегов ручьев и рек 5—6-х порядков. Они встречаются в комплексе с дубовыми и дубово-грабовыми лесами нередко со значительной примесью *Fraxinus excelsior*.

Наибольшие площади, однако, заняты черноольховыми болотными лесами, часто приуроченными к притеррасьям, которые представляют собой классическое местообитание *Alnus glutinosa*. Черноольховые болота также характерны для депрессий надпойменных террас и водоразделов, многочисленных реликтовых долин, довольно обычных в Полесье.

Флору формации составляют 145 видов. Несколько большее количество — 147 видов (с учетом мхов) — приводит для черноольшаников Литвы В. П. Мотекайтис [139]. Для Припятского заповедника их число составляет 92 [241]. Экологический спектр флоры довольно разнообразный. В нее входят типичные болотные (гелофильные) и водно-болотные виды. Значительную группу составляют лесные мезофиты. Причина такой пестроты объясняется широким экологическим диапазоном самой черной ольхи, а также ее способностью создавать собственную микросреду. Это приводит к мозаичности растительности и разнообразию экоморф.

Ядро флоры современных черноольшаников низменности образуют 67 видов альнетального флороценогенетического комплекса. Все они являются более или менее постоянными спутниками черноольшаников, большинство встречается в любом соответствующем экологическом типе. Однако в ценотическом отношении постоянных видов в черноольшаниках почти нет, если не считать *Carex elongata*, *C. hylaea* и немногие другие. Почти все виды, отмеченные в черноольшаниках, встречаются и в других типах растительности. Для всего комплекса сообществ *Alneta glutinosae* общие постоянные виды несвойственны. Объяснение этому отчасти можно найти в способах хозяйственного использования черноольшаников. Большинство насаждений представляют собой 3—5-е поколения деревьев порослевого происхождения на месте рубок. Древесина ольхи с давних пор широко используется для разных хозяйственных нужд.

Осушительная мелиорация и другие виды хозяйственной деятельности нарушили первичную пространственную мозаику ком-

плексов, обусловили их антропогенную интеграцию. Поэтому чаще всего исследователь имеет дело с дериватами черноольшаников.

Но, очевидно, не только хозяйственная деятельность обусловила ценотическую и флористическую гетерогенность черноольшаников. Она предопределена историей самого альнетального флороценогенетического комплекса, сложными процессами взаимодействия с другими комплексами.

Как уже отмечалось, *Alnus glutinosa* экогенетически связан с текучими и выклинивающимися водами. Следует остановиться на эволюционной роли подобных экотопов для флороценогенеза. В силу своей природы они постоянно развиваются в пространстве и времени. Причем оба основных компонента — субстрат и водная среда — находятся в динамическом равновесии. В геологической истории Земли эти экотопы всегда «пионерные», в то же время они обладают одним несомненным качеством, которое на современном языке называется «краевым эффектом». Отсюда их перенасыщенность видами, не только растительными. Текучие и выклинивающиеся воды — это основная зона жизни для видообразовательных процессов у гигрофитов, их последующего расселения и территориальной дифференциации. Экологические условия ее накладывают отпечаток и на эволюцию ценотических (в широком смысле) структур. Как все это отразилось на ценотических и флористических особенностях черноольшаников вполне конкретной территории Полесско-Припятской низменности.

Об истории ольх систематического ряда *Glutinosae Czerep.* говорилось в предыдущей главе. Наиболее бореализованный из 4 в настоящее время существующих видов ряда *Alnus glutinosa*. Впрочем, этот вид достаточно требователен к теплу. Листопадные формы сережкоцветных, в частности, ольхи и лещины, обнаружены на Украине в палеогеновых отложениях, относящихся к вечнозеленой флоре. Они известны также из палеогена южных районов Европы, где их, однако, связывают с горными поднятиями. Для нас существенно отметить, что в палеогене на территории Украины и соседних с ней районов наряду с пальмами, миртами, циннамомумами, проотейными, лаврами, лириодендронами в составе растительности существовали и типичные листопадные формы. Несомненно, в их составе пребывала анцестральная форма ольхи, давшая впоследствии систематический ряд *Glutinosae Czerep.* с обширным евразийско-американским ареалом. Она занимала такой же набор экотопов, как и современная *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и другие родственные виды. Однако ценотические позиции исходной формы были, конечно, более скромными и определялись тем, что долинный пракомплекс, в состав которого она входила, характеризовался полидоминантностью. Это были смешанные леса, отдаленный и сильно обедненный дериват которого представляет в Полесье нынешнее чернолесье [151]. Долинный пракомплекс экологически и физиономически был гетерогенным. Из него вычленился ряд комплексов: интересующий нас альнетальный, высокотравья, лесной мелколиственный и, вероятно,

впоследствии разрушенные — прерийный и саванноидный. Долинный пракомплекс служил «вкладчиком» при формировании других неоконплексов.

Общий строй растительности долинного пракомплекса, разумеется, определяла лесная. На болотах и заболоченных местах росли пальмы рода *Nipa*, болотный кипарис, маклинтокия и другие. В его составе были ивовые, робуроидные дубы, клены, ясени и другие листопадные формы [92, 141, 142, 240]. Однако специфичность экотопов, обусловленная их динамизмом, давала возможность появления моnodоминантных группировок древесных пород. Они носили временный характер и не могли полностью реализовать ценотические потенции из-за мощной конкуренции со стороны других древесных форм. Пионерный характер экотопов способствовал выработке широких преадапционных приспособлений *Alnus glutinosa*. Наиболее близкий к альнетальному неморальный комплекс (или кверцетальный в более узком понимании) развивался параллельно. Нельзя не обратить внимания на то, что ольхи систематического ряда *Glutinosaе* и робуроидные дубы в пределах современного распространения растут вместе, экологически заменяя друг друга на соответствующих экотопах. Экологический ареал *A. glutinosa* в Полесье и вообще в европейской части СССР шире, чем *Quercus robur*, но вследствие высокой конкуренции последнего синэкологический ареал оказался суженным, что довольно четко проявляется в природе. Аналогичная картина, впрочем, характерна и для взаимоотношений кавказско-малоазиатского *Alnus barbata* с широколиственными породами.

Обратимся теперь к травянистым элементам. Общий строй физономии долинного пракомплекса определяла лесная растительность. Следовательно, травяной покров в целом должен был состоять из умброфильных форм. Однако у травянистых видов довольно широкий диапазон поглощения световой энергии [247]. В черноольшаниках преобладают виды, индифферентные к свету, в противоположность, например, параллельно развивающемуся кверцетальному комплексу, где отбор совершался направленно и шел в сторону адаптации именно теневых форм. Между тем, под пологом черноольшаников те же условия освещенности, что и в лесах дуба черешчатого. Причину подобного несоответствия травяного покрова черноольшаников можно было бы объяснить молодостью формации по сравнению с *Querceta roboris*. На самом деле обе ингрегации — ольхи черной и дуба черешчатого — вычленились, по-видимому, синхронно. Различия в экологическом соответствии травянистых спутников, их «верности» указанным формациям объясняются тем, что они унаследовали разные типы ценотических структур. В гигрофильных (болотных) условиях эволюция ценотической структуры травяного покрова менее зависела от древесного яруса, чем в мезофильных типах растительности.

В плиоцене в связи с общим изменением физико-географических условий, прежде всего бореализации и континентализации

климата, чередования времен года, произошло выпадение термофильных древесных форм (*Glyptostrobus*, *Nyssa*, *Taxodium* и др.), хотя некоторые из них существовали в Полесье и в начале плейстоцена [19]. Освободившиеся экониши были заняты ольхой черной, ценотический ареал которой расширился. В отличие от берез, у ольх перестройка физико-географической обстановки в миоцен-плиоцене не сопровождалась вспышкой видообразовательных процессов. Усиление континентальности климата обусловило сокращение ареала ольхи черной. Ценотический ареал ее все более локализовывался в районах с умеренно континентальным климатом с субатлантическими чертами.

Дальнейшая эволюция происходила под знаком реализации преадаптационных возможностей и усиливающегося контакта с формацией *Querceta roboris*.

В миоцене — начале плиоцена ингрегации исходных форм этих видов редко контактировали из-за полидоминантного строя третичных лесов. Выпадение макротермных пород и освобождение экониш способствовали прежде всего формированию обширного экологического и ценотического ареала дуба черешчатого, который несколько оттеснил *Alnus glutinosa*. Дуб черешчатый — более сильный эдификатор, чем ольха черная, он уступает свои позиции последней только в более гигрофильных экотопах. Наблюдения и имеющиеся материалы по ценологии и экологии черноольховых лесов в пределах Полесско-Припятской низменности показывают, что ольха черная может успешно расти и развиваться в гигромезофильных условиях, образуя ряд корреспондирующих ассоциаций с преобладанием в травяном покрове неморальных видов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие региональных и экологических типов флоры и растительности, подчиняясь общим закономерностям, неповторимо в каждом отдельном случае. Из этих частных и складывается ход флороценогенеза, который осуществляется на фоне непрерывно изменяющейся природной обстановки. При этом главными действующими факторами выступают соляно-тепловые, развивавшиеся на протяжении миоцен-плиоцена от макротермных субтропических океанического характера до мезо-микротермных континентальных. Внутренние факторы обусловлены эволюцией ценотических структур от самых простейших до более сложных модернизированных. Единый процесс эволюции флоры и растительности на надвидовом уровне совершается в флороценогенетических комплексах — группах видов, объединенных экогенетически и ареагенетически на определенной территории с какого-либо момента их истории. Комплексы представляют собой открытые системы с невысокой степенью целостности. Очевидно, следует считать нормой, когда какие-то популяции поглощаются экологическими близкими комплексами.

Флороценогенетические комплексы являются исторически проходящей формой организации флоры и растительности. В ходе направленного развития физико-географической среды и появления новых зон жизни они сменяются неокомплексами. Постоянно обновляется, модернизируется и их структура. Новейшей более продвинутой формой организации флоры и растительности является ассоциация, по-разному выраженная в типах растительности: в более современной структуре мезо- и ксерофильной, менее — в гигрофильной. Последнее объясняется известным «консервирующим» влиянием водной и околородной среды, которая представляет собой далеко еще не освоенную морфофизиологически и ценотически интегрированную в пространстве и во времени систему экотопов.

Экология флоры и растительности, в том числе и гигрофильной, юго-запада Русской равнины, как и большинства умеренных областей Европы, совершалась на фоне исторического развития всего растительного покрова и сопряженно с ним. На протяжении миоцен-плиоцена в недрах полтавской и в сменявшей ее тургайской флоры происходило выделение рассмотренных флороценогенетических комплексов, оформившихся к концу плиоцена. Их становление в каждом конкретном случае происходило по-разному. Типичным для рассматриваемой флоры и растительности (в целом для всей территории, но не отдельных ее районов) является непрерывность их развития на основе предшествующих. Это характерно для флоры автохтонного типа. При этом исходный



протокомплекс образует веер неоконплексов. Вполне возможно, что последние могли поглотить фрагменты разрушающихся палеоконплексов, но роль этих включений была незначительной. Иная картина у флоры аллохтонного типа, хотя, по-видимому, в «чистом» виде она представляет исключение. Флороценогенетические комплексы в этом случае формируются (не эволюируют!) из материала, поставляемого миграциями вследствие смещения природных зон. От исходных комплексов они отличаются обедненным составом и преобладанием эвритопных видов с широкими ареагенетическими связями. Для флоры с заметным участием аллохтонной фракции характерны тесные переплетения местных комплексов с миграционными. Не подавляя автохтонную флору и не низводя весь ее региональный состав до конгломерата, это стимулирует видообразовательные процессы и развитие неоконплексов.

Формирование структур гигрофильной флоры и растительности изученной территории и их последующее развитие в целом характеризовалось преобладанием автохтонных элементов над аллохтонными и направлялось прогрессирующей континентализацией и бореализацией климата вследствие редукции Тетиса и изоляции Полярного бассейна от Мирового океана. В результате давления этих факторов, непрерывно взаимодействующих с внутренними, под которыми понимается наследственная информация, присущая популяциям и, по-видимому, сообществам, рассматриваемый экологический тип флоры и растительности оказался дифференцированным на ряд флороценогенетических комплексов. Источники их формирования различные. Первую группу составляют комплексы (неоконплексы), исходно связанные с предшествующими — пресноводным, гидрофильного высокотравья, альпнотальным и другими. Во вторую группу входят гигрофильные варианты мезофильных или мезоксерофильных по своей природе крупных макроконплексов — неморальный, боровой, таежный, мелколистный древесный. К третьей группе относятся комплексы, сложенные из миграционных элементов, — травяно-мохово-кустарничковый, травяно-моховой евтрофный. Флористический состав рассмотренных комплексов разный. Наиболее многочисленными оказываются «проявляющие» комплексы, преемственно связанные с предшествующими палеоконплексами, основу которых составляют мезотермные по прошлым связям формы. К настоящей тропической флоре исследуемая не имеет непосредственного отношения. На это, в частности, указывает отсутствие в ископаемом состоянии родов, распространенных в настоящее время в тропиках, исключая горные системы. Менее многочисленными являются миграционные по происхождению комплексы. Малочисленностью отличаются местные эндемические автохтонные неоконплексы, например, подового эфемеретума.

Современная ценотическая структура растительного покрова обусловлена сложными процессами дифференциации и интеграции флороценогенетических комплексов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аболин Р. И. Болотные формы *Pinus silvestris* L.//Тр. ботан. музея Акад. Наук.—1915.—Вып. 14.—С. 28—64.
2. Авдулов Н. П. Карно-систематическое исследование семейств злаков.—Л.: Изд-во АН СССР, 1931.—426 с.
3. Александрова В. Д. Классификация растительности.—Л.: Наука, 1969.—257 с.
4. Александрова В. Д. О некоторых аспектах флористической классификации растительности// Ботан. журн.—1982.—Т. 67, № 11.—С. 1449—1458.
5. Алексеев Ю. Е. О распространении *Carex hostiana* DC. в СССР// Укр. ботан. журн.—1977.—Т. 34, № 6.—С. 647—648.
6. Алехин В. В. География растений.—М.: Изд. Наркомпроса, 1938.—328 с.
7. Алисов Б. П. Климат СССР.—М.: Изд-во МГУ, 1956.—126 с.
8. Ананова Е. Н. Пыльца в неогеновых отложениях юга Русской равнины.—Л.: Изд-во ЛГУ, 1974.—197 с.
9. Андреев В. Н. Растительный покров восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию.—Автореф. дис. д-ра биол. наук.—Л.: БИН АН СССР, 1954.—40 с.
10. Андриенко Т. Л. Изменение флоры болот УССР под влиянием мелиорации: Редкие виды флоры болот УССР//Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации.—Киев, 1982.—С. 49—97.
11. Андриенко Т. Л., Попович С. Ю., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Полесский государственный заповедник.—Киев: Наукова думка, 1986.—205 с.
12. Андриенко Т. Л., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Растительный мир Украинского Полесья в аспекте его охраны.—Киев: Наукова думка, 1983.—216 с.
13. Артюшенко А. Т. Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде.—Киев: Наукова думка, 1970.—173 с.
14. Атлас палеогеографических карт Украинской и Молдавской ССР.—Киев: Изд-во АН УССР, 1960.
15. Афанасьев Д. Я. Прибрежно-водная растительность лесостепного и степного Днестра и водоемов его поймы//Укр. ботан. журн.—1966.—Т. 23, № 4.—С. 44—49.
16. Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Алтая и Саян.—Новосибирск: Наука, 1974.—168 с.
17. Барсегян А. М. Водно-болотная флора и растительность Армении. Автореф. дис. д-ра биол. наук.—Ереван: Ин-т ботаники АН АрмССР, 1982.—57 с.
18. Бачурина А. Ф. Торфяные болота Украинского Полесья.—Киев: Наукова думка, 1964.—208 с.
19. Безусько Л. Г. К вопросу о развитии растительности Левобережной лесостепи Украины в голоцене по данным спорово-пыльцевых исследований// Укр. ботан. журн.—1973.—Т. 30, № 2.—С. 228—237.
20. Бекетов А. Н. География растений.—СПб., 1896.—358 с.
21. Беклемишев В. Н. Об общих признаках организации жизни//Бюл. Моск. об-ва испыт. природы.—1964.—Т. 69, № 2.—С. 22—38.
22. Белоконь Г. С. Высшая водная растительность каналов юга Украины.—Автореф. дис. канд. биол. наук.—Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1975.—25 с.

23. Билык Г. И. Принципы классификации и классификационная схема растительности степей УССР//Растительность УССР. Степи, каменистые обнажения, пески.— Киев, 1973.— С. 29—32.
24. Билык Г. И. Растительность засоленных почв Украины, ее развитие, использование и улучшение.— Киев: Наукова думка, 1963.— 299 с.
25. Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация и геонисторические смены формаций таежной зоны СССР//Ботан. журн.— 1983.— Т. 68, № 1.— С. 3—9.
26. Бобров Е. Г. История и систематика рода *Picea* L. Dietr.//Новости систематики высших растений.— Л., 1971.— Т. 7.— С. 5—42.
27. Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР.— Л.: Наука, 1978.— 186 с.
28. Богдановская-Гиенэф И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии//Мат-лы по истории флоры и растительности СССР.— М.; Л., 1946.— Вып. 2.
29. Борщов И. Г. Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края//Зап. Импер. Акад. Наук.— Спб.— 1865.— Т. 7.— 190 с.
30. Брадис Е. М. Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания//Основные принципы изучения болотных биогеоценозов.— Л., 1972.— С. 29—38.
31. Брадис Е. М., Бачурина А. Ф. Растительность УССР: Болота.— Киев: Наукова думка, 1969.— 241 с.
32. Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии.— Л.: Наука, 1983.— 246 с.
33. Быков Б. А. Геоботаника.— Алма-Ата: Изд. АН КазССР, 1957.— 381 с.
34. Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. 3./Пер. с нем.— М., 1975.
35. Варминг Е. Ойкологическая география растений/Пер. с нем.— М., 1981.
36. Вильямс В. Р. Общее земледелие с основами почвоведения.— М.: 1927.— 494 с.
37. Вульф Е. В. Историческая география растений.— М.; Л.: Изд. АН СССР, 1936.— 322 с.
38. Вульф Е. В. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов//Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции.— 1934.— Сер. 1, № 2.— 66 с.
39. Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк.— Пг., 1915.— 331 с.
40. Гельтман В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии.— Минск: Наука и техника, 1982.— 324 с.
41. Гельтман Д. В. *Urtica kioviensis* Rogov.— Редкое водное растение флоры СССР//Тез. Всес. конф. молодых ученых.— М., 1983.— С. 35—37.
42. Голенкин М. И. Победители в борьбе за существование.— М.: Сов. наука, 1947.— 156 с.
43. Горбик В. П., Клоков В. М. Эколого-ценотические особенности произрастания альдрованды пузырчатой в Киевском водохранилище//Гидробиологические исследования пресных вод.— Киев, 1985.— С. 77—81.
44. Гордягин А. Я. Материалы по познанию почв и растительности Западной Сибири//Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те.— 1900.— Т. 34, вып. 3; Т. 35, вып. 2.
45. Григора И. М. Лесные болота северо-западной части Черниговского Полесья//Укр. ботан. журн.— 1975.— Т. 32, № 6.— С. 734—740.
46. Григора И. М. Происхождение и динамика болот Украинского Полесья.— Автореф. дис. д-ра биол. наук.— Киев: Ин-т ботаники АН СССР, 1988.— 44 с.
47. Гринь Ф. А. Реликтовые элементы во флоре Диканьских лесов//Ботан. журн. АН УССР.— 1949.— Т. 6, № 2.— С. 39—50.
48. Гринь Ф. А. Рефугиум межледниковых лесных реликтов на Сумщине//Укр. ботан. журн.— 1957.— Т. 14, № 1.— С. 15—30.
49. Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа.— Баку: Изд-во Азер. фил. АН СССР, 1936.— 257 с.

50. Гроссгейм А. А. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ СССР Азербайджана//Тр. геоботан. обследований пастбищ СССР Азербайджана.—1929.—Сер. А, № 1.—С. 1—75.
51. Гроссет Г. Э. Лес и степь в их взаимоотношениях в пределах Лесостепной полосы Восточной Европы.—Воронеж: Изд. Облплана ЦЧО, 1930.—94 с.
52. Гроссет Г. Э. О происхождении флоры Крыма// Бюл. Моск. об-ва испыт. природы.—1979.—Т. 84, № 1.—С. 64—84.
53. Гроссет Г. Э. Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территории Одесской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов//Бюл. Моск. об-ва испыт. природы.—1967.—Т. 72, № 5.—С. 47—76.
54. Доброчаева Д. Н. Семейство *Hydrocharitaceae*//Флора УССР.—Киев, 1955.—Т. 7.—С. 445—454.
55. Доктуровский В. С. О растительности Черного леса (Херсонской губернии)//Тр. Ботан. сада Юрьевского ун-та.—Юрьев, 1907.—Т. 7.—С. 232—248.
56. Доктуровский В. С. Предварительный отчет об исследованиях болот Волынской губ. в 1913 году//Тр. об-ва исслед. Волыни.—Житомир.—1914.—Т. 7.—С. 161—179.
57. Дорофеев П. И. Ископаемые *Potamogeton*.—Л.: Наука, 1986.—132 с.
58. Дорофеев П. И. Об ископаемых видах рода *Salvinia* (*Salviniaceae*) СССР//Ботан. журн.—1987.—Т. 72, № 7.—С. 865—872.
59. Дорофеев П. И. О мезаспорах *Salvinia*, *Azolla*, *Pilularia* (*Salviniaceae*) из неогеновых отложений Украины//Укр. ботан. журн.—1968.—Т. 25, № 6.—С. 63—71.
60. Дорофеев П. И. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований.—Автореф. дис. д-ра биол. наук.—Л.: БИН АН СССР, 1964.—43 с.
61. Дохман Г. И. История геоботаники в России.—М.: Наука, 1973.—268 с.
62. Дубовик О. Н., Клоков В. М., Краснова А. Н. Флористические историко-географические районы степной и лесостепной зоны Украины//Ботан. журн.—1975.—Т. 60, № 8.—С. 1092—1107.
63. Дубына Д. В. Кувшинковые Украины.—Киев: Наукова думка, 1982.—229 с.
64. Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Плавни Причерноморья.—Киев: Наукова думка, 1989.—272 с.
65. Егорова Т. В. Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*.—Л.: Наука, 1966.—265 с.
66. Егорова Т. В. Семейство *Gyneraceae*//Флора европейской части СССР.—Л., 1976.—Т. 2.—С. 83—219.
67. Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран.—М.: Наука, 1978.—258 с.
68. Завадский К. М. Основные формы организации живого и их подразделение//Философские проблемы современной биологии.—М.; Л., 1966.—С. 29—47.
69. Заверуха Б. В. Сохранение генофонда редких растений на Вольно-Подольской возвышенности//Укр. ботан. журн.—1976.—Т. 33, № 3.—С. 279—283.
70. Заверуха Б. В. Флора Вольно-Подольи и ее генезис.—Киев: Наукова думка, 1985.—192 с.
71. Зеров Д. К. Болота УССР: Растительность и стратиграфия.—Киев: Изд-во АН УССР, 1938.—164 с.
72. Зеров Д. К. Основные черты послеледниковой растительности Украинской ССР//Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу.—М., 1950.—С. 43—61.
73. Зеров Д. К. Формирование растительности и зарастание водохранилищ днепровского каскада.—Киев: Наукова думка, 1976.—140 с.
74. Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности//Ботан. журн.—1970.—Т. 55, № 1.—С. 23—33.

75. Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР//Ботан. журн.— 1973.— Т. 58, № 8.— С. 1081—1092.
76. Зосимович В. П. Эволюция маревых и рода *Beta*//Сб. науч. тр. по селекции, агротехнике, механизации и защите культур.— 1958.— Т. 38.— С. 59—73.
77. Иванова И. Е. Эволюция адаптации на примере семейства рясковых *Lemnaceae* S. F. Gray//Тр. Ярославского пед. ин-та.— 1976.— Вып. 159.— С. 104—109.
78. Ильин М. М. Семейство *Chenopodiaceae*//Флора УССР.— Киев, 1952.— Т. 4.— С. 260—400.
79. Ильинский А. П. К истории развития флоры Средней России//Изв. Главного ботан. сада.— 1922.— Т. 21, № 1.— С. 54—61.
80. Ильинский А. П. Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений//Изв. Главного ботан. сада.— 1921.— Т. 20, № 2.— С. 161—166.
81. Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии.— Л.: Наука, 1979.— 117 с.
82. Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии.— Л.: Наука, 1973.— 354 с.
83. Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения.— Л.: Наука, 1981.— 187 с.
84. Кац Н. Я. Болота европейской части Союза ССР. Типы торфяно-болотных образований и их географическое распределение//Ботан. журн.— 1936.— Т. 21, № 3.— С. 293—343.
85. Кац Н. Я., Кац С. В., Кипиани М. Г. Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР.— М.: Наука, 1965.— 366 с.
86. Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР//Матер. по истории флоры и растительности СССР.— М.; Л., 1941.— Вып. 1.— С. 183—256.
87. Клеопов Ю. Д. Проект классификации географических элементов для анализа флоры УССР//Журн. ин-та ботаники АН УССР.— 1938.— № 17(25).— С. 209—219.
88. Клоков В. М. Водная растительность и флористические особенности Килийской дельты Дуная.— Автореф. дис. канд. биол. наук.— Киев: МГУ, 1978.— 20 с.
89. Клоков М. В. Географическая раса как историческое явление//Природная обстановка и фауны прошлого.— Киев, 1974.— Вып. 8.— С. 105—111.
90. Клоков М. В. Новые украинские злаки//Ботан. мат-лы Ботан. ин-та АН СССР. 1950.— Т. 12.— С. 35—60.
91. Клоков М. В. Основные этапы развития равнинной флоры Европейской части СССР//Мат-лы по истории флоры и растительности СССР.— М.; Л.— 1960.— Вып. 4.— С. 376—406.
92. Клоков М. В. Псаммофильные флористические комплексы на территории УССР (опыт анализа псаммофитона)//Новости систематики высших и низших растений.— Киев, 1981.— С. 90—150.
93. Клоков М. В. Расообразование в роде тимьянов — *Thymus* L. на территории СССР.— Киев: Наукова думка, 1973.— 198 с.
94. Клоков М. В. Эндемизм украинской флоры: Дис. д-ра биол. наук: Киев, 1946.— 1252 с.
95. Клоков М. В., Краснова А. Н. Заметка об украинских рогозах (*Typha* L.)// Укр. ботан. журн.— 1972.— Т. 29, № 6.
96. Козловская Н. В., Парфенов В. И. Географические связи и видовая общность флоры Белоруссии//Ботаника: Исследования.— Минск, 1971.— Вып. 13.— С. 21—27.
97. Козловская Н. В., Парфенов В. И. Хорология флоры Белоруссии.— Минск: Наука и техника, 1972.— 312 с.
98. Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии//Тр. Спб. ботан. сада.— 1908.— Т. 29, вып. 1.— С. 1—176.
99. Комаров В. Л. Вид и его подразделения//Дневник II съезда русских естествоиспыт. и врачей.— 1911.— № 6.— С. 250—251.

100. Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Т. I.— Спб., 1911.— 559 с.
101. Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатки.— Л.: Изд-во АН СССР.— Вып. 1.— 1927.
102. Комаров Н. Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей.— М.: Географиз, 1951.— 328 с.
103. Кондратюк Е. М. Дикорастущие хвойные Украины.— Киев: Изд-во АН УССР, 1960.— 119 с.
104. Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища.— Киев: Наукова думка, 1977.— 198 с.
105. Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов.— Спб., 1899.— 49 с.
106. Коржинский С. И. Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях//Изв. Томск. ун-та.— 1892.— Вып. 5.— С. 71—299.
107. Краснов А. Н. Из поездки на Дальний Восток Азии. Заметки о растительности Явы, Японии и Сахалина//Землеведение.— 1894.— Т. 2.— С. 7—30.
108. Краснов А. Н. Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня.— Спб., 1888.— 413 с.
109. Краснов А. Н. Основы землеведения.— Харьков, 1899.— Вып. 4, ч. 1.— 499 с.
110. Краснова А. Н. К систематике рогоза широколистного (*Typha latifolia* L. на территории СССР//Фауна и биология пресноводных организмов.— Л., 1987.— С. 43—59.
111. Краснова А. Н. К филогении рода *Typha* L.//Мат-лы Пятого Моск. совещ. по филогении растений.— М., 1976.— С. 81—83.
112. Краснова А. Н. Очерк флоры Северного Приазовья.— Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1974.— 28 с.
113. Крашенинникова И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена//Советская ботаника.— 1937.— Т. 5, № 4.— С. 16—45.
114. Кречетович В. И. Род *Carex* L.//Флора СССР.— Л., 1935.— Т. 3.— С. 124—464.
115. Кречетович В. И. Сем. *Cyperaceae* /Флора УССР.— Киев, 1940.— Т. 1.— С. 386—563.
116. Криштофович А. Н. Последние находки остатков сарматской и мэотической флоры на юге России//Изв. Акад. Наук.— 1914.— Сер. 8, т. 8.— С. 591—602.
117. Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы//Мат-лы по истории флоры и растительности СССР.— Л., 1946.— Вып. 2.— С. 21—86.
118. Крылов П. Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения//Науч. очерки Томского края.— Томск, 1898.— С. 1—15.
119. Кузьмичев А. И., Краснова А. Н. Растительность и флористические особенности Бердянской косы//Укр. ботан. журн.— 1974.— Т. 31, № 3.— С. 304—310.
120. Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР.— М.: Наука, 1973.— 203 с.
121. Лавренко Е. М. Болота Украины//Вестн. природоведения.— 1928.— № 3, 4.— С. 141—156.
122. Лавренко Е. М. Бореальная растительность Лиманской группы болот и озер в долине Среднего Донца//Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии.— Л., 1973.— С. 125—156.
123. Лавренко Е. М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова//Изв. АН СССР. Сер. биол.— 1964.— № 1.— С. 32—46.
124. Лавренко Е. М. Описание сфагновых и гипново-осоковых болот бывшей Харьковщины//Охрана памятников природы на Украине.— Харьков, 1927.— № 1.— С. 3—16.
125. Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения//Полевая геоботаника.— М.; Л., 1951.— Т. 1.— С. 13—75.

126. Лавренко Е. М., Левина Ф. Я. Островное нахождение бореальной растительности в окрестностях Винницы//Вестн. Киевского ботан. сада.— 1934.— № 17.— С. 87—98.
127. Лазаренко А. С. Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока//Советская ботаника.— 1944.— № 6.— С. 43—45.
128. Лазаренко А. С. Основные принципы классификации ареалов листовых мхов Советского Дальнего Востока//Укр. ботан. журн.— 1956.— Т. 13, № 1.
129. Левина Ф. Я. Болота Черниговского Полесья//Ботан. журн.— 1937.— Т. 22, № 1.— С. 72—103.
130. Леонова Т. Г. Обзор видов рода *Typha* L. Европейской части СССР//Новости систематики высших растений.— Л., 1976.— Т. 13.— С. 8—15.
131. Лесков А. И. Принципы естественной системы растительных ассоциаций//Бот. журн. СССР.— 1943.— Т. 28, № 2.— С. 37—52.
132. Литвинов Д. И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России//Bul. de la Soc. des Natur. de Moscou.— 1890.— № 3.— С. 322—434.
133. Мазинг В. В. О функциональной структуре растительности (на примере верховых болот)//Бюл. Моск. об-ва испыт. природы.— 1980.— Т. 85, вып. 3.— С. 57—63.
134. Мазинг В. В. Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции//Развитие концепции структурных уровней в биологии.— М., 1972.— С. 349—356.
135. Макаревич М. Ф. Анализ лишенофлоры Украинских Карпат.— Киев: Изд-во АН УССР, 1963.— 261 с.
136. Матюшенко В. П. Материалы по исследованию торфяников Украинны. Исследование торфяных болот в долине р. Трубежа, левого притока Днепра//Тр. ТорфНИИ.— 1928.— Вып. 1.— С. 175—219.
137. Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии.— М.: Наука, 1985.— 187 с.
138. Мишкин Б. А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953.— 112 с.
139. Мотекайтис И. П. Постоянные и дифференцированные виды *Alneta glutinosae*//Прибалтийская флора и ее историография.— Вильнюс, 1984.— С. 86—88.
140. Мязметс А. А. Род *Potamogeton* L.//Флора европейской части СССР.— Л., 1979.— Т. 4.— С. 175—192.
141. Негру А. Г. Раннепонтическая флора южной части Днестровско-Прутского междуречья.— Кишинев: Штиинца, 1979.— 112 с.
142. Негру А. Г. Раннесарматская флора северо-востока Молдавии.— Кишинев: Штиинца, 1972.— 169 с.
143. Ниценко А. А. О фитоценотипах//Ботан. журн.— 1965.— Т. 50, № 6.— С. 797—810.
144. Овчинников П. Н. О некоторых направлениях в классификации растительности Средней Азии//Изв. отд. естеств. наук АН ТаджССР.— 1957.— Т. 18.— С. 49—64.
145. Овчинников П. Н. О принципах классификации растительности//Сообщ. Тадж. фил. АН СССР.— 1947.— Вып. 2.— С. 18—23.
146. Овчинников П. Н. Основные направления видообразования в связи с происхождением растительности//Тр. АН ТаджССР.— 1955.— Т. 31.
147. Окснер А. Н. Неморальный элемент в лишенофлоре Советской Арктики//Мат-лы по истории флоры и растительности СССР.— М.; Л., 1946.— Вып. 2.— С. 475—490.
148. Определитель растений Украины.— Киев: Урожай, 1965.— 876 с.
149. Парфенов В. И. Флора Белорусского Полесья.— Минск: Наука и техника, 1983.— 294 с.
150. Пачоский И. К. Ареал и его происхождение//Журн. Русск. ботан. об-ва.— 1925.— Т. 10, № 1, 2.— С. 135—138.
151. Пачоский И. К. Основные черты развития флоры Юго-Западной России.— Херсон, 1910.— 430 с.
152. Пачоский И. К. Основы фитосоциологии.— Херсон: Изд. Студ. ком. с/х техн., 1921.— 346 с.

153. Пачоский И. К. Стадии развития флоры//Вестн. естествознания.— 1891.— № 8.— С. 261—313.
154. Пачоский И. К. Флора Полесья и прилежащих местностей//Тр. Санкт-Петербургского об-ва естествоиспыт.— 1897.— Т. 27, вып. 2; 1899.— Т. 29, вып. 3.— 115 с.; 1900.— Т. 30, вып. 3.— 103 с.
155. Пачоский И. К. Херсонская флора.— Херсон, 1914.— 548 с.
156. Пидопличко А. П. Торфяные месторождения Белоруссии.— Минск: Изд-во АН БССР, 1961.
157. Пименова Н. В. Сарматская флора Амвросиевки.— Киев: Изд-во АН УССР, 1954.— 96 с.
158. Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ.— М.: Наука, 1979.— 275 с.
159. Победимова Е. Г. Новые виды кавказской флоры//Ботан. мат-лы Гербария Ботан. ин-та АН СССР.— 1950.— Т. 12.
160. Победимова Е. Г. Новые виды рода *Arosynum* L.//Ботан. мат-лы Гербария Ботан. ин-та АН СССР.— 1949.— Т. 11.— С. 129—133.
161. Победимова Е. Г. О новых видах рода *Typha* L.//Ботан. мат-лы Гербария Ботан. ин-та АН СССР.— 1949.— Т. 11.— С. 3—17.
162. Полянская О. С. Растительность Белоруссии//Природа.— 1929.— № 11.— С. 946—964.
163. Попова Г. И. Экология растений.— М.: Советская наука, 1948.— 295 с.
164. Попов М. Г. К истории развития флоры (флорогенезу Украины)//Бюл. Моск. об-ва испыт. природы.— 1947.— Т. 52, № 1.— С. 91—108.
165. Попов М. Г. Опыт монографии рода *Eremostachys* Bge//Новые мемуары Моск. об-ва испыт. природы.— М., 1940.— Т. 19.— 166 с.
166. Попов М. Г. Основы флорогенетики.— М.; Л.: Наука, 1963.— 135 с.
167. Попов М. Г. Осоки Сахалина и Курильских островов.— М.: Наука, 1970.— 136 с.
168. Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат.— М.: Изд. Моск. об-ва исп. природы, 1949.
169. Потульницкий П. М., Погребенник В. П., Кучерявая Л. Ф. Экологическая типология макрофитов//Укр. ботан. журн.— 1973.— Т. 30, № 5.— С. 584—591.
170. Пояркова А. И. Критический обзор дикорастущих видов смородины и крыжовника Советского Союза//Тр. Ботан. ин-та АН СССР.— 1936.— Сер. 1, ч. 2.— С. 153—216.
171. Протопопова В. В. Адвентивные растения Лесостепи и Степи Украины.— Киев: Наукова думка, 1973.— 191 с.
172. Работнов Т. А. Об эколого-биологическом и ценотическом своеобразии видов на примере луговых растений//Естественные кормовые ресурсы СССР.— М., 1966.— С. 139—153.
173. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель.— М.: Сельхозгиз, 1938.— 620 с.
174. Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель; геоботаники и экологии//Советская ботаника.— 1935.— № 4.— С. 25—42.
175. Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР.— Л.: Наука, 1985.— 197 с.
176. Распопов И. М. О некоторых понятиях гидробиологии//Гидробиол. журн.— 1978.— Т. 14, № 3.— С. 20—26.
177. Растительность Европейской части СССР/Под ред. С. А. Грибовой и др.— Л.: Наука, 1980.— 429 с.
178. Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры.— Л.: Наука, 1977.— 334 с.
179. Ростовцев С. И. Биолого-морфологический очерк рясок.— М.: 1905.— 108 с.
180. Рубцов Н. И. Краткий обзор типов растительности Крыма//Бот. журн.— 1958.— Т. 43, № 4.— С. 571—577.
181. Рупрехт Ф. И. Геоботанические исследования о черноземе.— Спб., 1866.— 131 с.



182. Сакало Д. И. Экологическая природа степной растительности Евразии и ее происхождение//Мат-лы по истории флоры и растительности СССР.— М.; Л., 1963.— Вып. 4.— С. 407—425.
183. Самылина В. А. Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР.— Л.: Наука, 1974.— 56 с.
184. Сарычева З. А. Динамика растительного покрова луговых степей северо-восточной части лесостепи Украины по исследованиям в заповеднике Михайловская целина.— Автореф. дис. канд. биол. наук.— Киев, Ин-т ботаники АН УССР, 1966.— 22 с.
185. Свириденко Б. Ф. Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей (видовой состав, экология, продуктивность).— Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Томск, Томск. гос. ун-т, 1987.— 17 с.
186. Семенихина К. А. Водная растительность реки Десны и водоемов ее поймы в пределах УССР//Укр. ботан. журн.— 1982.— Т. 39, № 2.— С. 57—63.
187. Семенихина К. А. Прибрежно-водная флора р. Десны и водоемов ее поймы в пределах УССР//Укр. ботан. журн.— 1982.— Т. 39, № 1.— С. 34—37.
188. Сенянинова-Корчагина М. В. О ритмах развития вечнозеленых полукустарничков//Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. геогр.— 1954.— № 166, вып. 9.— С. 34—94.
189. Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Ч. 1.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1965.
190. Скворцов А. К. Ивы СССР: Систематический и географический обзор.— М.: Наука, 1968.— 261.
191. Смирнова-Гараева Н. В. Водная растительность Днестра и ее хозяйственное значение.— Кишинев: Штиинца, 1980.— 135 с.
192. Сочава В. Б. Вопросы флорогенеза и филогенеза манчжурского смешанного леса//Мат-лы по истории флоры и растительности СССР.— М.; Л., 1946.— Вып. 2.— С. 283—320.
193. Сочава В. Б. О генезисе и фитосоциологии аянского темнохвойного леса//Ботан. журн. СССР.— 1944.— Т. 29, № 5.— С. 205—218.
194. Сочава В. Д. Отрывок из истории геоботаники в России в эпоху 60-х годов//Ботан. журн. СССР.— 1945.— Т. 30, № 6.— С. 281—286.
195. Сукачев В. Н. Введение в учение о растительных сообществах.— Пг., 1915.— 127 с.
196. Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии//Советская ботаника.— 1942, № 1—3.— С. 5—17.
197. Сукачев В. Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии//Вопросы ботаники.— 1954.— Вып. 1.— С. 291—309.
198. Сукачев В. Н. О болотной сосне//Лесной журн.— 1905.— Т. 35, № 3.— С. 354—372.
199. Сукачев В. Н. О принципах генетической классификации в биогеоценологии//Журн. общ. биол.— 1944.— Т. 5, № 4.— С. 213—227.
200. Талиев В. И. Бедный Геродот и другие «светильники» в руках почвенно-ботанической географии//Естествознание и география.— 1905.— № 8.— С. 1—16.
201. Талиев В. И. Еще раз о флоре каменистых склонов//Изв. импер. ботан. сада.— 1902.— Т. 2.— С. 203—217.
202. Талиев В. И. К вопросу о реликтовой растительности ледникового периода//Тр. об-ва испыт. природы при Харьковском ун-те.— 1897.— Т. 31.— С. 129—241.
203. Талиев В. И. Критические заметки о работе Й. Пачоского „*o formacyjach roslinnich po nachodzeniu flory poleskiej*“. Изв. Спб. ботан. сада.— 1903.— Т. 3.— С. 63—70.
204. Талиев В. И. О работе Пачоского «Основные черты развития флоры юго-западной России»//Зап. Харьк. ун-та.— 1910.— С. 1—13.
205. Танфильев Г. И. Болота и торфяники Полесья.— Спб., 1895.— 43 с.
206. Танфильев Г. И. География России, Украины и прилегающих к ним с запада территорий в пределах России.— Одесса, 1922.— 346 с.
207. Танфильев Г. И. Доисторические степи Европейской России//Землеведение.— Спб., 1896.— Кн. 2.— С. 70—92.

208. Танфильев Г. И. К вопросу о флоре чернозема//Мат-лы для изучения русских почв.— Спб., 1889.— Т. 5.— С. 51—109.
209. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1954.— 214 с.
210. Тахтаджян А. Л. К истории развития растительности Армении//Тр. Ботан. ин-та Армянск. фил. АН СССР.— 1946.— Т. 4.— С. 51—107.
211. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных.— М.: Изд. Моск. об-ва испыт. прир. 1948.— 301 с.
212. Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений.— Л.: Наука, 1970.— 145 с.
213. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений.— М.; Л.: Наука, 1966.— 611 с.
214. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли.— Л.: Наука, 1978.— 248 с.
215. Титов И. А. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды/Проблемы развития георастительных систем.— М., 1952.— 471 с.
216. Тихомиров Б. А. К происхождению ассоциаций кедрового стланника (*Pinus mughus Rgl.*)//Мат-лы по истории флоры и растительности СССР.— М.; Л., 1946.— Вып. 11.— С. 491—537.
217. Толмачев А. И. Введение в географию растений.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1974.— 244 с.
218. Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темно-хвойной тайги.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.— 156 с.
219. Толмачев А. И. К познанию евразийских видов рода *Ledum L.*//Ботан. мат-лы Гербария Ботан. ин-та.— 1953.— Т. 15.— С. 197—207.
220. Толмачев А. И. Основы учения об ареалах.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1962.— 100 с.
221. Трасс Х. Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития.— Л.: Наука, 1976.— 251 с.
222. Федченко Б. А. Высшие водные растения//Жизнь пресных вод.— М.; Л., 1949.— Т. 2.— С. 311—338.
223. Холодный Н. Г. К вопросу о влиянии водной среды на анатомическое строение водных растений//Русск. гидробиол. журн.— 1924.— Т. 3, № 1—2.— С. 1—7.
224. Хохряков А. П. Соматическая эволюция однодольных.— М.: Наука, 1975.— 195 с.
225. Цвелев Н. Н. Злаки СССР.— Л.; Наука, 1976.— 783 с.
226. Черепанов С. К. Система рода *Alnus s. str.* и близких к нему родов//Ботан. мат-лы Гербария Ботан. ин-та.— 1955.— Т. 17.— С. 90—105.
227. Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши.— М.: Мысль, 1975.— 220 с.
228. Чернов Ю. И. Флора и фауна, растительность и животное население//Журн. общ. биол.— 1984.— Т. 45, № 6.— С. 732—748.
229. Чернов Ю. И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ//Фауногенез и филоценогенез.— М., 1984.— С. 5—23.
230. Чорная Г. А. Ценолитический анализ высшей водной флоры и растительности бассейна р. Сев. Донец//Вестн. ХГУ.— 1987.— Вып. 308.— С. 25—28.
231. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Леса формации дуба обыкновенного на Украине и их эволюция.— Киев: Наукова думка, 1974.— 239 с.
232. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Проблема фитоценофитов//Ботан. журн.— 1969.— Т. 54, № 7.— С. 977—989.
233. Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П. Восточная граница Центральноевропейской флористической провинции на территории УССР//Укр. ботан. журн.— 1978.— Т. 35, № 4.— С. 343—347.
234. Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дубына Д. В. Государственный заповедник «Дунайские плавни».— Киев: Наукова думка, 1984.— 284 с.
235. Шенников А. П. Введение в геоботанику.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1964.— 447 с.
236. Шилова Н. В. Приспособления вечнозеленых кустарников к условиям севера.— Л.: Наука, 1967.— 62 с.

237. Шишкин Б. К. Род *Aegopodium*//Флора СССР.— М.; Л., 1950.— Т. 17.— С. 451—458.
238. Шмальгаузен И. Ф. Материалы к третичной флоре Юго-западной России//Зап. Киев. об-ва естествоиспыт.— 1884.— Т. 7, вып. 2.— С. 288—432.
239. Шмитхюзен И. Общая география растительности.— М.: Прогресс, 1966.— 308 с.
240. Щекина Н. А. История флоры и растительности юга Европейской части СССР в позднем миоцене — раннем плиоцене.— Киев: Наукова думка, 1979.— 198 с.
241. Эколого-фитоценоотические исследования черноольховых лесов Припятского ландшафтно-гидрологического заповедника/А. В. Бойко, Е. А. Сидорович, И. В. Лознухо и др.//Припятский заповедник. Исследования.— Минск, 1976.— С. 84—107.
242. Юзепчук С. В. Род *Potamogeton* L.//Флора СССР.— Л., 1935.— Т. 1.— С. 230—261.
243. Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Ловчий И. Ф. Типы и ассоциации черноольховых лесов.— Минск: Наука и техника, 1968.— 376 с.
244. Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры.— М.; Л.: Наука, 1966.— 93 с.
245. Юрцев Б. А. Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии//Ботан. журн.— 1987.— Т. 72, № 5.— С. 581—588.
246. Юрцев Б. А. Флора как природная система//Бюл. Моск. об-ва испыт. природы.— 1982.— Т. 87, вып. 4.— С. 3—22.
247. Яковлев Ф. С. Очерк сравнительного экологического и анатомического изучения растений ольшаников ЦЧО//Двадцать пять лет педагогической и общественной работы академика Б. А. Келлера.— Воронеж, 1931.— С. 73—93.
248. Ярошенко П. Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы.— М.: Просвещение, 1961.— 200 с.
249. Ярошенко П. Д. Основы учения о растительном покрове.— М.: Географиз, 1953.— 348 с.
250. Arber A. Water plants. A study of aquatic angiosperms.— Cambridge, 1920.— 436 p.
251. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants.— Boston, 1968.— 396 p.
252. Engler A. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde//Syllabus der Pflanzenfamilien.— Berlin, 1924.
253. Engler A. Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae. Nowa Acta Leopoldica Carol//Nat. Cur.— 1877.— Т. 39.— P. 159—232.
254. Gilbert J. E. Flora Lithuanica.— Grodno, 1781.— 47 p.
255. Graebner P. Typhaceae//Das Pflanzenreich.— Leipzig, 1900.— 18 S.
256. Hejny S. Ökologische Charakteristik der Wasser — und Sumpfpflanzen in den Slovakischen Tiefebene (Donau — und Theissgebiet).— Bratislava, 1960.
257. Hulten E. Atlas of the distribution of vascular plants in Nw Europe.— Stockholm, 1950.— 1080 p.
258. Hulten E. The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections.— Stockholm, 1958.— 340 p.
259. Jeffrey E. C. The anatomy of woody plants.— Chicago: Univ. of Chicago press, 1930.— 478 p.
260. Kronfeld M. Monographie der Gattung Typha Tourn//Verh. Zool.— bot. Ges. Wien.— 192 S.
261. Kulczynski S. Torfowiska Polesia.— Krakow, 1939.— 777 s.
262. Löve A., Löve D. An unsular polyploid series in *Triglochin maritimum* agg//Proc. Genetic. Canada.— 1958.— Vol. 3, N 2.— P. 156—165.
263. Meusel H. Vergleichende Arealkunde.— Berlin, 1943.— 466 S.
264. Meusel H., Jäger F., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora.— Jena, 1965.— 583 S.
265. Sargaut E. The reconstruction of a race of primitive angiosperms//Ann. Bot.— 1908.— Vol. 22.— P. 121—186.
266. Snarksis P. Atlantitis Flores Elementas Lietuvos Florae/Lietovos TSR Aukstuju mokyklu mokslo darbai. Biologia.— 1961.— N 1.— S. 195—212.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение . . . . .	3
Глава 1. Характеристика природных условий . . . . .	5
Глава 2. Флороценогенетические комплексы как элементарный уровень эволюции растительности . . . . .	16
Глава 3. Структура гигрофильной флоры . . . . .	43
Глава 4. Флороценогенетический анализ . . . . .	66
Глава 5. Гигрофильные флороценогенетические комплексы юго-запада Русской равнины . . . . .	160
Глава 6. Генезис и эволюция черноольховых лесов Полесско-Припятской низменности . . . . .	197
Заключение . . . . .	203
Список литературы . . . . .	205

## Монография

**Кузьмичев Анатолий Иванович**

### **Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис**

Редактор Л. Л. Лентовская. Художник Г. Б. Бурмистров. Художественный редактор  
Б. А. Бураков. Технический редактор Н. В. Морозова. Корректор Е. А. Жарова

Н/К

Сдано в набор 12.11.91. Подписано в печать 04.02.92. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага типограф-  
ская № 2. Литературная гарнитура. Печать высокая. Печ. л. 13,5. Кр.-отт. 13,5. Уч.-изд. л. 15,70.  
Тираж 850 экз. Индекс ГЛ-75. Заказ № 263.  
Гидрометеониздат. 199226, г. Санкт-Петербург, ул. Беринга, 38.

Типография № 8 ордена Трудового Красного Знамени объединения «Техническая книга»  
им. Евгении Соколовой. 190000, г. Санкт-Петербург, Прачечный переулок, 6.