

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТЕМНОХВОЙНОЙ ТАЙГИ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

## THE ORIGIN OF DARK-CONIFEROUS TAIGA: HYPOTHESES AND FACTS

Поводом для размышлений, составивших предмет данной статьи, явился недавний обзор Н.Г. Прилепского "Проблема происхождения тайги. К истории вопроса" (Прилепский, 1993). Обзор этот достаточно полно вскрыл суть разногласий в рамках трех основных гипотез происхождения темнохвойной тайги, и поэтому он весьма полезен для российских ботаников, вынужденных постоянно задумываться над проблемами происхождения тайги. Однако, вряд ли обзор этот может считаться исчерпывающим. Ведь, скажем, в него не попали все работы среднеазиатских ботаников, в том числе - ранние работы М. Г. Попова, важные публикации Б. А. Быкова, Е. П. Коровина, даже не упомянута превосходная монография Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой "Особенности и генезис флоры Сибири (Прибайкалье и Забайкалье)" (1984), равно как и ряд других важных публикаций сибирских ботаников. В обзоре не отражены и важнейшие для данной проблемы работы отечественных палеоботаников, например, Л. Ю. Буданцева (1983, 1986) по истории флор Арктики эпохи раннего кайнофита, И. А. Ильинской (1986) по флорам Зайсанской котловины и многие другие. Но более того, внимательное чтение обзора не дает повода согласиться (без существенных оговорок) с резюме автора. Важнейшие его положения таковы:

1. "Подтверждена блестящая догадка А. И. Толмачева о первоначальном возникновении таежного типа в условиях гор в весьма отдаленную эпоху и последующем распространении тайги на равнины из горных очагов ее развития".

2. "В этой схеме ... сделано несколько существенных дополнений: Во-первых, показана роль Древней Берингии как весьма вероятного центра (или одного из центров) формирования и распространения тайги, причем это представление вполне увязывается с рядом положений - гипотезы горного происхождения... Во-вторых, доказано существование таежных лесов на территории третичной Арктики..."

3. "Эти данные позволили Б. А. Юрцеву (1972) предположить, что Арктика была местом наиболее раннего формирования равнинной тайги за счет горно-таежных лесов высокоширотных территорий..."

Даже эти положения резюме (весьма неопределенно сформулированные) показывают, что обзор скорее подтверждает правоту гипотезы "приполярного", нежели "горного" происхождения тайги. Более того, по данным обзора, проблему происхождения темнохвойной тайги, скорее всего, можно разрешить именно на стыке основных трех гипотез (чего не замечает автор обзора).

Но исключительно важно при этом понимать, что разные участники дискуссии в своих построениях по-разному определяли и объект обсуждения, и круг основных вопросов, обсуждаемых ими. Далекое не всегда они дифференцировали тайгу как тип макроландшафта, как зональное явление - от темнохвойной тайги или тайги вообще как типа растительности, и тем более - как совокупности современных таежных фитоценозов.

Круг обсуждаемых вопросов, например, А. И. Толмачев (1954) сам очертил так: 1) автохтонность

или аллохтонность тайги на ныне занимаемом пространстве, 2) древность или молодость темнохвойной тайги как типа растительности и как совокупности формаций и фитоценозов в разных частях современной территории, 3) наличие или отсутствие генетических связей темнохвойной тайги со смешанными аркто-третичными лесами. Сейчас мы можем, пожалуй, сказать, что автохтонность тайги на занимаемой ею территории в общем плане была им доказана, древность тайги как особой мегаэкосистемы зонального типа - тоже, в общем плане, доказана. Но, что касается доказательств особой древности темнохвойной тайги как типа растительности ("ранее развития аркто-третичной флоры"), то таковых у А. И. Толмачева не было. Кроме того, А. И. не смог и сколько-нибудь полно определить тип растительности, исходный для темнохвойной тайги. Он полагал, что это был тип растительности, образованный какими-то иными (не "елеподобными") хвойными, развивающимися также в горах. В рамках подобного построения вопрос о горном или равнинном высокоширотном происхождении тайги, как и вопрос о локализации исходных для современной тайги пра-таежных комплексов - в сущности, вопросы частные. Но нельзя не отметить, что и авторы филогенетической гипотезы сходно разрешали вопросы, поставленные А. И. Толмачевым, расходясь с ним лишь в том, что возраст современных таежных ценозов - молодой, а дифференцировались они из смешанных лесов "аркто-третичного" типа. Вопрос же об абсолютном возрасте тайги авторы этой гипотезы фактически игнорировали, поскольку допускали политоппное (и, менее определенно, полихронное) ее возникновение.

Автор данной статьи - давний и активный защитник преимущественно автохтонных процессов становления большинства современных флор и многих типов растительности. Но мне не хотелось бы, чтобы ботаники и далее продолжали огрублять представления многих приверженцев гипотезы приполярного происхождения тайги и других бореальных типов растительности, особенно взгляды М. Г. Попова.

Да, действительно, во многих своих работах М. Г. Попов выступал как яркий приверженец дальних миграций целых флористических комплексов. Но он имел в виду при этом, главным образом, сохранение основного состава и основного экологического типа, конечно же, изменявшихся в процессе миграций флор. А как М. Г. Попов представлял происхождение тайги? Он предполагал, что в полосе смещения от 85-70 до 50 северной широты за отрезок примерно в 8-10 миллионов лет собственно аркто-третичная флора сменилась "пребореальной" (с основным типом растительности - "хвойно-широколиственными лесами"), а последняя - собственно бореальной (с основными типами растительности - таежными). Учитывая огромный временной интервал для столь в общем узкого широтного пространства, я хотел бы, чтобы ботаники задумались над тем, о каком типе процессов преобразования флоры идет здесь речь? И не более ли автохтонны представления М. Г. Попова, нежели представления о долготных перемещениях тайги за значительно более короткое (плейстоцен) или за примерно то же время (но на пространствах, в несколько раз более обширных!)? Да и время, отведенное М. Г. Поповым для возникновения арктической флоры (не менее 5 миллионов лет, в том числе и на фоне катастрофических событий плейстоцена) далеко не столь мало, чтобы говорить о каких-либо быстрых перемещениях флор. Поэтому я думаю, что подобные представления (разделявшиеся в том числе и такими выдающимися палеоботаниками, как А. Н. Криштофович и П. И. Дорофеев) нельзя огульно отменять, как недоказанные. При этом ни М. Г. Попов, ни А. Н. Криштофович ни вопросами локализации центра происхождения бореальных типов растительности, ни приуроченности этих центров к горам или равнинам - не интересовались. Это и понятно: площадь Арктики много меньше, чем территория, ныне занятая бореальными типами растительности; в Арктике, по меньшей мере с неогена, есть и горы, причем далеко не только в Берингийском, но и в Центрально-Сибирском и в Европейских секторах. И - для Арктических территорий

(с их, в лучшем случае - двухпоясной системой гор во все эпохи?!)) - все эти вопросы, в сущности, не важны. Важно, на какой основе формировались здесь таежные типы. И подчеркну еще раз, по М. Г. Попову, они формировались не на аркто-третичной, а на бореальной основе! Состав же прабореальной флоры прекрасно выяснен в огромном цикле работ М. Г. Попова (с 1938 по 1963, в том числе во всех посмертно опубликованных работах по флоре Дальнего Востока). Выяснен он так полно, как, по моему представлению, немногие ботаники представляют себе состав флоры современной темнохвойной тайги.

Оставляя на совести Н. Г. Прилепского утверждение о том, что представление об Арктике, как месте наиболее раннего формирования равнинной тайги, принадлежит Б. А. Юрцеву (1972), мы далее считаем необходимым вернуться к первоисточнику. В 1972 г. в "Ботаническом журнале" была опубликована работа Б. А. Юрцева "Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований". Я помню свое первое впечатление от этой исключительно полезной статьи, ведь работы Д. Аксельрода в то время еще не часто были предметом особого внимания наших ботаников. В самом начале статьи Б. А. Юрцев восклицает: "Встречаются случаи, когда палеоботанические открытия дают прямой ответ на вопросы, поставленные и оживленно обсуждавшиеся фитогеографами". Именно этого впечатления у меня и не сложилось тогда, поскольку и в изложении представлений Д. Аксельрода (а также и других палеоботаников) и в собственных выводах Б. А. Юрцева было много спорного. Но в то время я занимался иными проблемами; и поэтому сейчас я прокомментирую эти работы более чем 20-летней давности, а затем и последние работы Д. Аксельрода.

Работы Д. Аксельрода, на которых основывался Б. А. Юрцев, были посвящены эоцену Кордильерского пояса Северной Америки (штаты Айдахо и Невада). В них Аксельрод широко применял калий-аргоновый метод определения абсолютного возраста отложений, и, поскольку флоры примерно одного возраста (55-42 миллионов лет) на этой территории оказались резко различными, предложил весьма остроумный метод определения их положения в зонально-поясных системах. В серии синхронных флор он выделял флоры, находившиеся, по-видимому, у уровня океана, а для других флор, по их составу, определялся, исходя из современных данных по соответствующим родам, тип фитолимата. Полученные фитолиматические единицы образовали следующий ряд: вечнозеленые широколиственные (почему?) субтропико-теплоумеренные леса - смешанный листопадный широколиственный лес - хвойно-широколиственные леса и субальпийские хвойные леса ("темнохвойная тайга кордильерского типа"). Этот ряд Д. Аксельрод посчитал отражающим высотную поясность эоцена запада Северной Америки. При этом он полагал, что виды флор эоцена во многих группах были близки к современным, а поэтому и экология их была сходна с современными видами. Эти положения весьма и весьма спорны. Например, Аксельрод для трех своих высотных выделов от смешанного широколиственного леса до субальпийских лесов приводит род *Pseudotsuga*, ныне очень узкоареальный (значит, эколого-физиологические параметры видов рода сильно изменились и расчеты по современным видам типа фитолимата будут неверны). Для всех четырех выделов Д. Аксельрод приводит виды *Zelkova*, но ведь на нижнем уровне они обитают с ныне тропическими *Cedrela*, *Cordia*, а на верхних - с набором "елеподобных" хвойных! В целом, рассуждая эоцен западной Северной Америки по определениям Аксельрода, можно говорить и о большей, чем ныне, близости к восточноазиатской флоре, и о, пожалуй, аналогичной зонально-поясной схеме - от фактически тропико-субтропических (в нижнем регионе Аксельрода - цикадовые, тропические папоротники, *Cedrela*, *Cordia*, *Анопа*) до теплоумеренных лесов (как и в Восточной Азии - с богатыми хвойными). Конечно же данные Аксельрода дают доказательства наличия в эоцене Северной Америки целой системы регионов, но зональных, или зонально-

поясных, включающих строго высокогорную поясность - совершенно неясно. Для понимания этого следовало бы, по крайней мере, обсудить вопрос о наличии или отсутствии в это время на более восточных (и северо-восточных) территориях океанических образований иной (не тихоокеанской) системы. Они могли быть и более холодными, чем тихоокеанские, а в этом случае различия флор объяснимы и без привлечения высотной поясности. Но еще менее очевидны выводы, которые делает по этим данным Б. А. Юрцев. Он пишет, что данными Аксельрода можно объяснить наличие в бореальных и гипоарктических флорах таких резкообособленных типов как *Calluna vulgaris*, *Nardus stricta*, *Rubus chamaemorus*. Позволю заметить, что это не доказано. Если поясность эоцена Америки была близка к восточноазиатской (типа Южного Китая или Тайваня), то именно этих групп там и не было. Юрцев считает, что доказано существование темнохвойных лесов в эоцене Америки в горах умеренных широт. Думаю, что и это не вполне строгий вывод. Леса, даже из многих видов "елевидных" хвойных, при наличии в их составе *Zelkova*, *Acer*, *Ulmus*, а также неясных экологически типов *Betula*, *Populus*, *Alnus*, при развитии в нижних ярусах видов *Comptonia*, *Holodiscus* и иных - трудно считать строго "темнохвойными". Но еще более важно то, что эоцен - очень теплое время (глобально, или, по крайней мере, в Северном полушарии), к тому же время трансгрессий океана. Флора нижних ярусов предполагаемых гор - практически тропико-субтропическая. Можно ли говорить в этом случае об умеренных широтах?

Но наиболее удивителен следующий вывод Б. А. Юрцева (принимаемый и Прилепским). Юрцев полагает, что если в эоцене Америки в высотной поясности был пояс темнохвойных лесов, а весь палеоген был теплым при этом в позднем миоцене состав умеренных флор Восточной Азии и Северной Америки очень различен, то периодом становления и широкого расселения "елевидных" хвойных был мезозой- (скорее всего, мел) с эпохами орогенеза, и именно тогда "темнохвойный комплекс" расселялся по горам. Остается гадать, почему "темнохвойного комплекса" мелового типа нет в Восточной Африке, Юго-Восточной Азии, да и в Южной Америке (скажем, в регионах ареала рода *Luzula*). Но не это главное. Важнее всего, а могли ли при мезозойском расселении по горам совпадать основные роды "елеподобных" хвойных в Азии и Америке? Думаю (по данным и современному их распределению), что - нет. А поэтому вопрос, в сущности, упирается в точность идентификации родов хвойных эоцена Америки, и она, очевидно, невелика. И. А. Ильинская (1986) для периода развития флоры Гренландского типа в Зайсанской впадине (конец верхнего мела - начало палеогена) приводит комплекс экзотических хвойных (*Agathis*, *Podocarpus*, *Libocedrus*, *Cephalotaxopsis*, *Metasequoia*, *Sequoia*) и в нем - с сомнением, *Abies*. Но даже далеко не все виды *Picea* можно считать "темнохвойно-таежными", не говоря уж о видах *Abies*. Ведь и сейчас в горах центральной и Южной Европы даже *Picea abies*, прежде всего, связана с буком, а *Abies alba* - вообще, скорее неморальна по природе.

Другая часть работы Б. А. Юрцева касается данных по позднему миоцену - среднему миоцену запада Северной Америки и Северо-Востока России (до 6 миллионов лет назад). В этот период, по данным Д. Вольфе, в Кордильерах существовал пояс темнохвойных лесов, сменявшийся хвойно-широколиственными (частично хвойные на севере спускались и на равнины). Напомню, что в современной поясности Кордильер нет пояса широколиственных лесов (вплоть до Мексики, где кое-где он появляется, но иного, "сонорского" типа). В это же время, по данным Ю. П. Барановой, С. Ф. Бискз и др., на Северо-Востоке Евразии в комплексе со светлохвойной тайгой и хвойно-широколиственными лесами - темнохвойные, возможно, также были представлены в высотно-поясной системе. Но если хвойные Америки преемственно представлены ныне теми же типами, что и в миоцене, на Северо-Востоке России их ныне нет, а миоценовые были либо ближе к американским,

либо входили в группы, связующие американские и восточноазиатские виды (однако уверенно говорить об их родственных связях и экологии мы не вправе).

Б. А. Юрцев считает доказанным, что темнохвойные с эоцена могли занимать верхний пояс в горах. Хотя мы не можем строго разграничить в эоцене высотные и зональные явления в Америке, ничего невозможного в подобном суждении нет. Далеко не очевидно, что подобное высотное распределение темнохвойных могло быть раньше (тем более, в мезозое). Б. А. Юрцев считает, что горные темнохвойные комплексы оказываются весьма консервативными (в том числе - с эоцена). Думаю, что это не доказано. Напротив, в целом, разрыв в составе хвойных эоценовых и миоценовых флор Кордильерской Америки очень велик (род *Pseudolarix*, хотя бы!). Для Северо-Востока Евразии у нас нет подобных материалов для суждений. Разрыв этот связан с глобальным кризисом олигоцена. С важным же выводом Б. А. Юрцева, что формирование таежных ландшафтов в высоких широтах могло начаться ранее, чем в умеренных, следует полностью согласиться. Но так считали и М. Г. Попов, и А. Н. Криштофович, но не считал А. И. Толмачев.

Сказанное выше свидетельствует о том, что вопросы происхождения темнохвойной тайги далеки от разрешения, и "блестящего" подтверждения гипотезы А.И. Толмачева мы, в сущности, не имеем. Более того, ни в одной из предлагавшихся гипотез (не считая общих постулатов в рамках филоценогенетической гипотезы) мы не имеем ответа на ряд важных вопросов. Во-первых, почему в Америке на значительно меньшем пространстве темнохвойная тайга более дифференцирована (в том числе - вне гор), чем на огромном пространстве Северной и Центральной Евразии? ~ последнем случае, включая гигантские горные системы Урала, Алтая, Саян, Забайкалья! Во-вторых, почему именно в горах Центральной Европы, переживших кризис плейстоцена, сохранился особый европейский набор хвойных (включая кедровую сосну, стланниковые типы сосен (муго)), но также реликтовые балканские *Picea omogica* и *Pinus peucee* (совершенно темнохвойно-таежный тип), и почему подобной дифференциации мы не видим на огромном пространстве Евразии, пока не вступаем в притихоокеанский сектор? Казалось бы, подобные вопросы легко решаются в рамках "приполярной" гипотезы, но тогда почему в горах Южной Сибири темнохвойная тайга не только более разнообразна фитоценологически, но и представлена иными видами хвойных, чем в океанических секторах Евразии? Подобных вопросов - множество.

Чего же, собственно, не хватает для разрешения вопросов происхождения темнохвойной тайги? Во-первых, мне кажется, следует при обсуждении их строго различать объекты исследования. Такие объекты, как а) темнохвойная тайга, как тип растительности, как флороценотип, отличающийся от боров, пребореальных хвойно-широколиственных лесов, торфяных болот и, разумеется, от широколиственных лесов (чернолесья), характеризующийся определенным набором климаксовых и субклимаксовых фитоценозов и входящий в разных секторах Голарктики в разные сукцессионные системы, б) темнохвойная тайга, как флористический комплекс, столь же отличный от борового, торфяно-болотного и неморального (и его различных свит - фагетальной, тилиетальной, альнетальной и, конечно, кверцетальной), в) темнохвойная тайга, как элемент растительного покрова Земли, особая зонально, секторально и поясно-упорядоченная фитоценологическая система: ландшафтное явление глобальной размерности, мегаэлемент "ритостромы" Земли - все эти объекты различны, и вопросы их истории, разумеется, должны решаться особо.

Во-вторых, мне думается, что до сих пор мало учитывалось, что тайга всегда развивалась в зонально-поясных (но и секторальных) системах, включающих и другие выделы. В разных построениях в какой-то мере учитывалось, что тайга развивалась параллельно с широколиственными лесами Европы и Дальнего Востока Евразии (М. Г. Попов, В. Н. Васильев), с тундрами (В. Б. Сочава), степями (отчасти, работы М. Г. Попова), но далеко недостаточно обсуждались вопросы параллельного

развития американских (канадских, в том числе) тайги, широколиственных лесов в восточной части Америки, прерий и флороценоципов Сонорской (Мадреанской) фитоценоции в различных высотно-поясных системах. В Евразии мало учитывались процессы параллельного развития белолесья (мелколиственных лесов и уремно-пойменных комплексов, ерников), а также - высокотравья (не только - горного! ).

В третьих, очень мало учитывались региональные (секторально-упорядоченные) отличия темнохвойной тайги в Евразии и Северной Америке.

Но самым серьезным упущением я считаю далеко не полный анализ состава (флористического и фитоценоципового) тайги разных регионов Голарктики, включающий не только сравнения парциальных флор тайги разных регионов, но и разработку непротиворечивых систем важнейших родов растений, в составе которых есть виды-эдификаторы, верные виды темнохвойно-таежных ценозов и виды, связующие тайгу с другими типами растительности.

Ниже, на отдельных примерах, я попытаюсь показать важность получения принципиально новых данных для понимания истории темнохвойной тайги.

#### 1. Разработка систем важнейших родов лесообразующих хвойных.

**Abies L.** Число видов в роде оценивается от 36 до 60. После детального монографического обзора пихт А. Б. Маценко (1963, 1964) появилась роскошная монография китайского ботаника, работающего на Тайване, Таньшуй Лю (Liu, 1972), где система была полностью пересмотрена, а число видов сокращено на треть. Сравнение этих систем проведено канадским ботаником П. Ландри (Landry, 1984). Он принял за основу систему А. Маценко, но сильно изменил номенклатуру внутривидовых подразделений. Критику системы Лю, предпринятую Ландри, следует полностью принять, но сам Ландри, по-видимому, по недостатку материала в использованных им коллекциях еще более занижил число видов пихты. Система пихт, исключая очень обособленный калифорнийский вид *A. bracteata* D. Don ex Poiteau, строится на признаках вегетативных (кроющих) и семенных чешуй, отчасти - на анатомических признаках хвои. Виды в секциях различаются комплексами мелких, часто заходящих признаков. В роде довольно много естественных гибридов, частью обособленных от родительских видов, часть подобных форм проверена в культуре. *A. bracteata*, по моему мнению, вполне демонстрирует условность разграничения родов *Abies* и *Pseudotsuga*.

**Picea Dietr.** Число видов оценивается в 34-50 (с гибридными, в том числе возникшими в культуре, расами - до 80). После обзора Р. Пильгера (Pilger, 1926) и преимущественно морфолого-анатомического исследования М. Лакассань (M. Lacassagne, 1934) появились новейшие обзоры рода А. Госсана (H. Gausson, 1966), Е. Г. Боброва (1971, 1978), двухтомная биологическая монография Х. Шмидт-Фогта (Schmidt-Vogt, 1977) и краткий обзор системы рода Таньшуй Лю (Liu, 1982). Система строится разными авторами резко различно. Так, по Боброву, *Picea obovata* Ledeb. и *P. schrenkiana* Fisch. et Mey. принадлежит к одному ряду в секции *Picea*, а по Лю - к разным под родам! Внутривидовые подразделения выделяются по признакам почек, хвои и шишек. Виды в секциях (и особенно в рядах) отличаются мелкими признаками хвои и чешуй шишек. Известно много естественных гибридных форм, в том числе образующих широкие зоны интрогрессии при контакте с родителями. Многие гибриды получены в культуре, известны садовые формы, иногда очень резко отличающиеся от типа.

**Larix Mill.** Число видов в роде оценивается от 10 до 28. После работ В.Н. Сукачева (1924) система евразийских лиственниц неоднократно пересматривалась русскими ботаниками (Колесников, 1946; Дылис, 1961; Бобров, 1972, 1978), каждый раз изменялась. При этом, однако, фактически использовались лишь признаки строения шишек. Поэтому с утверждением И. Ю.

Коропачинского (1989), что систематика лиственниц, основанная на гербарном материале, зашла в тупик, следует полностью согласиться. Для лиственниц наиболее полно выявлены огромные по протяжению зоны интрогрессии, но иногда гибридогенные типы занимают и очень локальные территории. Получено много гибридов и в культуре.

**Pinus L.** Число видов в роде можно оценить в 100-110. После монографии Г. Шоу (Shaw, 1914) и системы Р. Пильгера (Pilger, 1926) важнейшими работами явились обзор системы В. П. Малеева (1949), монография Н. Т. Мирова (Mirov, 1967) и обработка сосен Мексики М. Мартинеса (Martinez, 1963). Система строится на характере побегов, особенностях охвоения, строении хвои, шишек и семян, использовались также и признаки химического состава (состав эфирных масел в хвое, жирных масел в семенах). Но и здесь системы весьма различаются, а многие виды изучены плохо. Правда, касается это, главным образом, настоящих (боровых) сосен, в том числе субтропических и тропических. Виды сосен, входящие в таежные ценозы или их горные аналоги, относятся к подроду *Strobus* (= *Haploxylo*). Это виды кедровых сосен (sect. *Cembrae*), некоторые виды секций *Strobus* и *Paracembra*. В подроде не столь много видов (около 28), но состав секций в разных системах весьма различен. Гибридизация сосен хорошо известна в культуре и, отчасти, в природе, но играет в роде меньшую роль. Замечу, что именно в группу, где сосредоточены таежные и прабореально-лесные сосны, входят и сосны, заходящие в настоящие субтропические пустыни (*P. monophylla* Torr. et Engelm.).

Сказанного выше достаточно, чтобы говорить о неудовлетворительном состоянии наших знаний систематики важнейших лесообразователей тайги Евразии. Далеко не все ясно и в систематике *Tsuga*, *Pseudotsuga*, особенно в Восточной Азии.

Но ведь подобное знание современных родов практически исключает сколько-нибудь точную оценку ископаемого материала! При этом, пыльца большинства хвойных в пределах родов (или подродов) весьма слабо дифференцируется. Крайне неопределенной становится в этом случае и география современных рас хвойных, что очень осложняет использование этих данных для определения фитоклиматических и эколого-физиологических признаков тех или иных видов и рас.

Не менее противоречивы и представления о системе многих других родов растений, тесно связанных с тайгой. Наиболее известны, пожалуй, крайне различные представления о числе видов и рас голубых жимолостей (*Lonicera grex* Coeruleae), белых и кустарниковых берез, видов родов *Elymus*, *Bromopsis grex* *PumPELLIANA*, *Calamagrostis*, *Viola* многих видовых циклов таежных папоротников (особенно в Северной Америке), например, *Athyrium*, *Cystopteris*, да и *Dryopteris*). Число видов в этих группах в разных системах оценивается от одного до десятков видов. Для анализа тайги А. И. Толмачевым были привлечены многие монотипные (или олиготипные) роды или группы видов (роды *Maianthemum*, *Moneses*, *Orthilia* (*Pyrola* - *Ramischia*), *Monotropa*, *Trientalis* *Goodyera*, *Calypso*). Но и состав этих групп, равно как и таких родов как *Cinna*, *Actaea*, групп видов, включающих таежные *Carallorhiza*, *Oxalis*, *Viola*, папоротники типа *Diplasium sibiricum* и др. - в разных системах и флорах трактуется очень различно!

Однако, следует сразу же отметить, что именно для ботанико-географического анализа тайги А. И. Толмачевым были отобраны такие виды, ареалы которых, как правило, значительно шире, чем ареалы таежных лесообразователей (особенно таких, как *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*). Поэтому, для большинства подобных групп возможно, в сущности, было говорить лишь об отсутствии их на большей части Восточной Сибири и широчайшем развитии в Европе. Но, в то же время, к анализу тайги практически не привлекались виды, может быть, не столь тесно связанные с темнохвойной тайгой фитоценотически, но обладающие ареалами, очень близкими по форме именно к ареалам пихты и кедра. Это *Atragene sibirica* s. str., *Paeonia anomala*, *Cardamine macrophylla* Willd., *Spiraea*

*chamaedryfolia* L., *Potentilla chrysantha* Trev., *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch. (исключая работу Н. А. Еловой по Хамар-Дабану), *Saussurea latifolia* Ledeb. и др. Только М. Г. Попов использовал для анализа тайги Евразии особенности флорогенетических связей таких видов с дизъюнктивными или более узкими ареалами в Евразии, как *Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch., *Eranthis* (*Schibateranthis*) *sibirica* DC., *Mertensia serrulata* (Turcz.) DC. Между тем, число аналогичных реликтовых типов (а также типов, подобных привлекавшимся А.И. Толмачевым - *Plex rugosa* Fr. Schm. или *Clintonia Raf.*) - даже в Евразии значительно больше, и, безусловно, их необходимо подключить к анализу темнохвойной тайги. Еще более это относится к тайге Северной Америки.

## 2. Важные региональные особенности темнохвойной тайги Евразии.

На широком пространстве Голарктики (и Северной Евразии) темнохвойная тайга далеко не однообразна по флористическому составу, да и по разнообразию фитоценозов. Не всегда при этом и разнообразие фитоценозов связано с обогащением состава парциальных флор тайги разных регионов. Со времен классических работ П. Н. Крылова (1898) были установлены фундаментальные факты по составу флоры тайги, которые не следует упускать при анализе ее происхождения.

Во-первых, общее разнообразие состава флоры темнохвойной тайги поразительно бедно, причем не только в сравнении с составом широколиственных лесов (в Евразии площадь, занимаемая ими, существенно меньше), но и составом флоры боровой растительности, пойменно-луговой и низинно-болотной растительности или флоры лугостепей или степей. Лишь флористический комплекс торфяных болот, особенно его облигатная часть, еще более беден и однообразен. Но, подчеркнем, что этот безусловный факт сколько-нибудь точно обоснован лишь для отдельных регионов, а общего подсчета парциальной флоры темнохвойной тайги пока нет. Для обширной территории Южной Сибири от Алтая и Салаира до Бурятии и Хэнтэя на территории Монголии (более 3 млн. км<sup>2</sup>), по моим подсчетам, в темнохвойно-таежных ценозах встречается примерно 310 видов, из которых лишь 124 вида - собственно "верные" виды темнохвойной тайги. Это меньше, чем 10% флоры этой территории! Правда, при этом я исключил из состава флоры многие облигатные виды черни и "черневой тайги".

Во-вторых, и это до сих пор привлекало меньше внимания, состав флоры темнохвойной тайги поражает тем, что в нем относительно слабо представлены многие обычные семейства бореальной флоры. Видов *Suregaceae* в таежной флоре Южной Сибири, например, всего 22 (исключая виды заболоченных таежных лесов). Из них лишь 9 (*Carex elongata* L., *C. iljinii* Krecz., *C. pallida* C. A. Mey., *C. hancockiana* Maxim., *C. pallescens* L., *C. falcata* Turcz., *C. wiluica* C. A. Mey. и, в меньшей степени, *C. disperma* Dewey, *C. alba* Scop.) - сколько-нибудь верны для тайги юга Сибири. Мало злаков (27 видов, из них 8 видов - облигатные), сложноцветных (19-7 видов), розоцветных (17-5), крестоцветных (3-3), бобовых (12-5), ивовых (6-2), зонтичных, норичниковых, камнеломковых, да и вересковых (8-2). Относительно более разнообразны лишь маковые (27-7), фиалковые (9-5), орхидные (9-4). Совершенно нет таежных *Campanulaceae*, *Euphorbiaceae*, *Gentianaceae*, *Lamiaceae* (!), *Polygonaceae*. Но именно с тайгой связаны здесь немногочисленные виды *Balsaminaceae*, *Oxalidaceae*, *Thymelaeaceae*, *Ryugolaceae* (часто), многие папоротники и плауны, что подчеркнуто было еще П. Н. Крыловым.

В-третьих, в трудах М. Г. Попова и В. Н. Васильева достаточно ясно показано, что значительное обогащение флоры темнохвойной тайги наблюдается в Центральной Европе (особенно, в горах), в Притихоокеанских регионах (Охотском и Приморско-Приамурском), а также в районах вокруг Байкала. В Европе и в Притихоокеанских регионах это связано с наиболее полным и длительным контактом тайги с широколиственными и хвойно-широколиственными, в том числе реликтовыми, лесами. Природа последних, правда, различна - в Европе - со значительным влиянием и

Средиземноморского центра, у Тихого океана - влиянием Восточноазиатских флор (но в том числе и связей с группами, общими для Северной Америки и Восточной Азии). В Прибайкалье (отчасти и по Саяну в пределах распространения *Mitella nuda*) это реликтовое обогащение близ зоны контакта собственно евросибирской и притихоокеанских флор (и таежных комплексов).

Кратко напомним некоторые факты, характеризующие горную темнохвойную тайгу наиболее известного ботаникам России и Украины участка Средней Европы - Восточных Карпат (как Украинских, так и Румынских). Темнохвойная тайга образована здесь *Picea abies* (L.) Karst. с небольшой добавкой *Abies alba* Mill. и наиболее характерна для верхней полосы лесного пояса (который, в сущности, - широколиственно-хвойный). Даже в полосе, где ель господствует, нередки и ценозы *Fagus sylvatica* L., в нижних же ельниках попадаетея и *Carpinus betulus* L. Редко, но попадаетея в лесах и *Taxus baccata* L. Естественно, что во флоре ельников здесь немало и собственно неморальных и квазибореальных видов. Важно, что выше полосы, где доминируют ельники, здесь есть и горноевропейское субальпийское криволесье из *Pinus mugo* Turta (с угнетенными формами ели и очень редко с *Pinus setmbra* L.), конечно, не столь пышно развитое, как в Татрах или в Центральных Балканах (скажем, на Риле). По данным разных сводок (Попов, 1949; Голубец, 1976; Визначник рослин Украинських Карпат (под ред. Чопика, 1977) можно оценить ценофлору ельников (и отчасти таежные элементы криволесья) примерно в 200 видов. 48-50 видов из них - общие для таежных и чернево-таежных ценозов Восточной Европы и Западной Сибири (реже - для всей Евразии или Голарктики). Остальные виды - общеевропейские и чаще - горно-европейские или альпо-карпатские (и альпо-карпатобалканские). Многие из них отсутствуют на равнинах Европы. Среди последних довольно много обособленных видов (*Rosa pendulina* L., *Chaerophyllum aromaticum* L., *Lysimachia nemorum* L., *Pulmonaria rubra* Schott, *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit., *Knautia sylvatica* (L.) Dubi s.l. (*K. dipsacifolia* auct.), *Campanula abietina* Griseb. et Schenk и др., а из редких карпатских типов, не встречающихся на Украине - *Hepatica transilvanica* Fuss., вид совершенно иного родства, чем *H. nobilis* и др. Некоторые важные, очень обособленные типы субальпийского криволесья (и высокотравья), пожалуй, тоже таежного генезиса (*Ranunculus carpaticus* Herb., *Soldanella* sp.sp., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Leucanthe mum rotundifolium* (Waldst. et Kit.) DC., а также *Duschekia viridis* (Chaix) Opiz, *Atragene alpina* (L.) Mill.). Но в ельниках Карпат и Центральных Балкан немало и глубоко обособленных строго неморальных видов, таких как *Heleborus purpurascens* Waldst. et Kit., *Ranunculus platanifolius* L. s.l., *Cimicifuga europea* Schipcz., *Cardamine flexuosa* With., *Aguncus vulgaris* Raf., *Scrophularia scopolii* Hoppe, *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg., *Doronicum austriacum* Jacq., *Prenanthes purpurea* L., но и *Allium ursinum* L., виды *Phyteuma*, лесные виды *Gallium* (типа *G. hircanicum* или рас *G. schultesii* Vest. s.l.) и др. В хвойные леса заходят и важные типы субальпийского (среднеевропейского) высокотравья, по происхождению связанные с неморальным лесом, например, *Adenostyles alliariae* (Gouan) Kern. Конечно, некоторые из этих дифференцированных для горной тайги Европы видов либо непосредственно (как *Aguncus vulgaris*), либо в близких типах (*Cimicifuga* sp.sp.) свойственны и, скажем, притихоокеанскому сектору Евразии или Северной Америки, но подавляющее число выше упомянутых видов совершенно невозможно связать с Берингийским или Ангарским (или Северо-Притихоокеанским в Америке) центрами. Ведь там нет не только тех же родов, но даже близких к ним (*Pulmonaria*, *Symphytum*, *Knautia* или *Homogyne*, *Soldanella*), а в крупных широкораспространенных родах - это виды совершенно иных филумов. При этом совершенно невозможно объяснить, почему многие из этих видов отсутствуют на равнинах, в то время как некоторые из них представлены там (но в пределах Европы, хотя иногда и до южной Швеции!). Вряд ли это объяснимо в рамках гипотез о распространении горных типов растительности на равнины

без их существенной и резкой перестройки (но тогда это уже иные, новые типы).

А вот некоторые данные по составу таежной (темнохвойно-таежной) флоры региона, который, по представлениям ряда ботаников, относится к территории, где ранее всего начала обособляться горная темнохвойная тайга, далее распространившаяся на равнины. Это Аляска и Юкон - территория замечательной флоры Э. Хультена (Hulten, 1968). В составе темнохвойно-таежной ценофлоры здесь, по моим подсчетам, около 210 видов, вошедших в эту сводку (это около 11% состава флоры). Общими с тайгой (и черневой тайгой) Евразии среди них являются 41 вид, но более десятка из них не встречаются в Европе. Из 11 видов хвойных лишь один (причем лишь едва заходящий в таежные ценозы) *Juniperus sibirica* Burgsd. есть в Евразии, а виды пихты и тсуги здесь эндемичны для Скалистых гор или даже только для их северо-западного участка. Из 13 видов папоротников, входящих в темнохвойно-таежные ценозы, лишь четыре - общие с Евразией. Резкое обособление таежной флоры Аляски и запада Британской Колумбии от Евразиатских наглядно демонстрируют *Polystichum minutum* (Kaulf.) Presl. (Северо-Зап. Сев. Америки), *Trisetum cernuum* Trin. (Северо-Запад), *Clintonia uniflora* (Scult.) Kunth (Тихоокеанская Сев. Америка), *Surgipedium passerinum* Richards. (Таежная Сев. Америка), *Amerorchis rotundifolia* (Banks) Hult. (Таежная Сев. Америка, корневищный поликарпик), *Coptis asplenifolia* Salisb. (Тихоокеанская Сев. Америка, наиболее древний тип рода), виды родов *Saxifragaceae* - *Tiarella trifoliata* L. (Северо-Запад), *T. unifoliata* Hook. (Скалистые горы), *Tolmiea menziesii* (Pursh) Torr. et Gray (Северо-Запад), *Mitella pentandra* Hook (Скалистые горы, при этом, по Хультену, *M. puda* L. в регионе, скорее, приречный и низинно-болотный тип), *Viola renifolia* Gray (г.о. Таежная Сев. Америка), *Caultheria shalioii* Pursh (Северо-Запад), виды *Vaccinium* (б. часть - эндемики Северо-запада Сев. Америки), виды *Symphoricarpos* и др., а также - в южной части региона, скажем, *Arosunum androsaeifolium* L., *Stachys emersonii* Piper, *Campanula scouleri* Hook. Довольно много здесь и видов из групп, общих для более южных (восточноазиатских) участков Притихоокеанского сектора Евразии и Притихоокеанских же (или целиком Североамериканских) фитоохорий Америки. Но как же много среди них видов явно неморальной (или квазибореальной) природы! Причем, в одном из наиболее холодных регионов Америки, где тайга сталкивается с тундрами, болотами и влажными лугами "Хультении". Ведь здесь есть и *Taxus brevifolia* Nutt. (Скалистые горы), и три вида рода *Streptopus*, *Coptis trifolia* (L.) Salisb. s.l., *Aruncus vulgaris* d.l. (*A. acuminata* Dougl., если выделять локальные расы), *Echinopanax horridum* (Sm.) Decne et Planch. s.l., южные типы рода *Osmorhiza*, *Prenanthes alata* (Hook.) Dietr., или, например, древний обособленный тип *Lonicera involucrata* (Richards.) Banks ex Spreng. (особая группа, вместе с калифорнийским *L. ledebourii* Eschsch. и западносахалинским *L. tolmatschevii* Rojark. и с отдаленными связями в Центральном и Юго-Западном Китае и даже в Южной Индии, где в горах Деккана есть один из самых южных древовидных (не лиан) типов рода *Lonicera*). Конечно, это свидетельство давнего развития тайги в северо-притихоокеанских секторах Америки. Но это также свидетельство того, что горная тайга здесь содержит многие эндемичные и реликтивно-эндемичные группы. И, наконец, это свидетельство того, что (также как и в восточноазиатском (притихоокеанском) секторе) тайга здесь развивалась вместе с неморальными лесами. Их элементы на Аляске очевидны среди трав, хотя набор деревьев неморальной природы здесь очень резко обеднен (ведь рядом тундры!). Конечно, и Аляска - район обширный и достаточно контрастный, и континентальные районы ее сильно обеднены, и тайга здесь беднее (Юрцев, 1984).

В-четвертых, представляется важным подчеркнуть, в отличие от выше упомянутых регионов, что темнохвойные горные леса Южной Европы (Южные Альпы, Балканы южнее меридиана Рилы), Передней Азии, собственно Гималаев и Юго-Западного Китая тайгой называть нельзя. Это же относится к Кавказу и Закавказью части горной Средней Азии. Во всех этих случаях мы имеем

дело с реликтовыми поясно-высотными комплексами растительности, возникшими в процессе дифференциации сложных полидоминантных лесов южно-голарктического типа (параллельных лесам "тургайского типа" на более северных территориях). Даже если темнохвойные леса здесь ценогически обособляются в рамках комплекса с неморальным лесом или его дериватами, степень участия в них неморальных элементов (особенно фагетальной свиты) неизмеримо выше. Кроме того подчеркну, что во всех случаях в них есть и явные элементы, связующие их с древнесредиземными (ксерофилизированными) лесами, иногда очень древние. Для примера, скажем, можно упомянуть замечательные бурачниковые Кавказа (*Trachystemon orientale* (L.) G. Don), Юго-Западного Китая (многие группы рода *Trigonotis* Stev.), Восточной Азии (*Brachybotris paridiformis* Maxim. ex Oliv.), но также виды рода *Brunnera* Stev. (Ильин, 1941).

В-пятых. Очевидно, что обогащение тайги в большинстве горных стран за счет участия иных (не общетаежных) групп значительно и, при этом, проявляется и узколокальный эндемизм, как горный, так и горный с иррадиацией на равнины. Но именно для большей части территории Евразии, где широко представлена темнохвойная тайга на равнинах, и есть разновозрастные горные образования (Скандинавские массивы, Урал, горы Южной и Восточной Сибири), мы не видим заметного обогащения тайги в горах (а в Восточной Сибири темнохвойной тайги, вообще, практически нет!). Факт этот фундаментальный, и с позиций "горной" гипотезы необъяснимый.

Но, может быть, темнохвойная тайга большей части Евразии - образование настолько древнее и консервативное, что явления локального эндемизма в ней и не могут проявиться? Расселение их (как и основных эдификаторов) произошло давно, а каких-либо новых типов здесь не может возникнуть из-за высочайшей специализации (на чем настаивал А. И. Толмачев). Эндемики же есть в горах, где тайгу обогащали неморальные элементы, развивавшиеся вне ценозов тайги.

Именно в этом случае полезно обратиться к тайге исключительно своеобразной территории - гор, окаймляющих Центральную Азию - страну с древними аридными элементами в составе флор и пустынь, и степей, где почти не проявляется новейшее видообразование. Эта древнесредиземная территория отнюдь не лишена тайги, конечно, горной темнохвойной, и весьма своеобразной, но именно - настоящей тайги (Попов, 1938, Быков, 1950, 1979, Камелин, 1969, 1979). М.Г. Попов даже считал эту тайгу весьма недавним образованием явно более северной, сибирской природы.

Тайга хорошо развита на северной окраине Центральной Азии (Алтай, в том числе Китайский и Монгольский, Саур). Южнее она свойственна Джунгарскому Алатау, Тяньшаню (Северному, Внутреннему, Центральному и Восточному), а еще южнее - фрагментарно сохраняется в Алае, Заалайском хребте, по восточному окаймлению Памира (в миоцене и раннем плейстоцене она была и на Памире), и в западной части Куньлуня. В южном Алтае (Казахстан, Китай) есть сибирская ель, кедровая сосна и сибирская лиственница (в Монгольском Алтае - только она). В Сауре - особая форма сибирской ели, реже - сибирская пихта. От Джунгарского Алатау к югу в тайге господствует тяньшанская ель *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey., но в Джунгарском Алатау есть еще *Abies sibirica*, а по Восточному Тянь-Шаню - *Larix sibirica*. В Западном Тянь-Шане как ельники из *Picea schrenkiana*, так и ценозы *Abies semenovii* V. Fedtsch. (эндемик) - прабореальные, не таежные. Но еще далеко на юге и юго-востоке, в Трансгималаях (например, по верховьям Инда и Сатледжа), в горах Цинхая и в хребте Холаншань западнее петли Хуанхе есть участки темнохвойных лесов, близких к тайге, хотя и очень тесно связанные с хвойно-широколиственными лесами Восточной Азии (Гималаев и Китая). В них участвуют иные ели (*Picea aspernata* Mast., *P. crassifolia* Kom., *P. smithiana* (Wall.) Boiss., *P. wilsonii* Mast.), а также *Abies pindrow* (Lamb.) Royle, *Larix potaninii* Kom.

Рассмотрим таежную флору Джунгарского Алатау, хребта еще близкого к Алтаю-Сауру, но

уже - тяньшанского по общему составу флоры (Камелин, 1973, 1990; Голоскоков, 1984). Джунгарский Алатау через среднегорья Семистай, Уркашар и Бирлик связан с Сауром, а в верховьях р. Или (Кунгеса) - Восточным Тяньшанем. Большую часть плейстоцена изоляция Джунгарского Алатау от Алтая усиливалась за счет крупной озерной системы Прабалхаша-Алаколя, соединявшихся с более восточными системами Эби-Нура и Манаса. Но, по-видимому, именно в эти периоды и хребты Семистая-Бирлика были более облесены (ныне они почти безлесны, ельников в них нет).

Тайга Джунгарского Алатау - еловая (на северном склоне - с пихтой), здесь нет лиственницы, нет здесь и боров (и боровых элементов). В нижней части таежного пояса (здесь - экспозиционно-лугостепно-таежного) в Алатау есть и элементы неморальные (рощи *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roesl., иногда в комплексе с осинниками), кое-где есть редкий, здесь реликтовый, *Ascer semenovii* Regel et Herd. Но пояса или полосы неморального леса (или его дериватов, как в Южном Алтае и Тарбагатае) - здесь нет. Таежные ценозы здесь своеобразны, нередко сильно разреженные, а на южном макросклоне - вообще фрагментарные и г.о. в центральной части хребта. Парциальная флора тайги небогата (до 150 видов, из которых наиболее обычны 130), но ныне, в субальпах с *Juniperus pseudosabina* и элементами высокотравья можно видеть и еще ряд типов, ранее более тесно связанных с тайгой. Здесь беден набор лесных папоротников, хвощей, из плаунов - только *Huperzia selago*, практически нет вересковых (*Arctous alpina* (L.) Niedenzu в своеобразных комплексах скорее высокогорий), нет *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и других. Но все же - это тайга!

В ельниках Джунгарского Алатау немало растений, общих с тайгой Южной Сибири. Это, например, *Elymus mutabilis*, *E. nutans*, *Milium effusum*, *Melica nutans*, *Carex alba*, *Corallorhiza trifida*, *Goodyera repens*, *Ranunculus borealis*, *R. grandifolius*, *Corydalis carnoides*, *Spiraea chamaedryfolia*, *Rubus sachalinensis*, *Geranium albiflorum*, *Impatiens nolitangere*, *Pyrola minor*, *Moneses uniflora*, *Orthilia obtusata*, *Monotropa hypopitys*, *Pulmonaria mollissima*, *Stachys sylvatica*, *Cirsium helenioides*, *Crepis sibirica* и др. Но, как это и свойственно горным территориям, здесь немало и более узко распространенных видов. Это джунгарско (иногда от Тарбагатай)-тяньшанские *Anemone schrenkiana* Juz. (только Тарбагатай-Джунгария), *Aquilegia karelinii* (Baker) O. et B. Fedtsch., *Delphinium iliense* Huth, *Corydalis tenella* Kar. et Kir., *C. semenovii* Regel, *Salix tianschanica* Regel, *Rosa albertii* Regel, *Astragalus lepsensis* Bunge, *Hedysarum semenovii* Regel et Herd., *Geranium rectum* Trautv., *Impatiens brachycentra* Kar et Kir., *Krasnovia longiloba* (Kar. et Kir.) M. Pop., *Lacospermum gonocaulon* M. Pop., *Kaufmannia semenovii* (Hord.) Regel, *Stachyopsis lamiflora* (Rupr.) M. Pop. et Vved., *Physochlaena semenovii* Regel.

Среди них (подчеркнуты) - обособленные типы, в том числе виды эндемичных джунгаро-тяньшанских или джунгаро-горносреднеазиатско-пригималайских родов (как правило, олиготипных). Это - алтае (г.о. южно)- горносреднеазиатские и горносреднеазиатские *Polygonum roseum* (Ledeb.) Kunth, *Neottia camtschatea* (L.) Rchb., *Salix iliensis* Regel, *Moeringia umbrosa* (Bunge) Fenzl, *Eutrema integrifolium* (DC.) Bunge, *Euonymus semenovii* Regel et Herd., *Viola acutifolia* (Kar. et Kir.) W. Beck., *Lonicera stenantha* Pojark., *L. heterophylla* Decne subsp. *karelinii* (Bunge) R. Kam., *Conodopsis clematidea* (Schrenk) Clarke s.str., *Saussurea sordida* Kar. et Kir., *Cicerbita tianschanica* (Regel et Schmalh.) Beauv., *C. azurea* (Ledeb.) Beauv., *Kovalevskiella rosea* (M. Pop. et Vved.) R. Kam. Многие из них имеют родство в более южных районах Средней Азии и в Гималаях. Есть и джунгаро (тяньшанско)-пригималайские виды, типа *Salix karelinii* Turcz., *Paropogon anemonoides* (Kar. et Kir.) Ulbr., *Hepatica falconeri* (Thoms.) Steward, *Sorbus tianschanica* Rupr., *Astragalus aksuensis* Bunge, *Cortusa brotheri* Pax, *Stachyopsis oblongata* (Schrenk) M. Pop. et Vved., *Erygeron heterochaeta* (Benth.) Botsch. И среди них - ряд очень обособленных древних типов. Наконец, здесь есть и эндемичные

для Джунгарского Алатау виды *Poa korshunensis* Golosk., *Delphinium dasyanthum* Kar. et Kir., *Eritrichium relictum* Kudab., *Stachyopsis marrubioides* (Regel) Ik.-Gal. и др. Все эти виды резко отличают тайгу Алатау от большинства более северных территорий (а между тем, мы всего в 250 км от Саура и в 500 км по прямой от долины Чарыша на Алтае!). По-видимому, следует сделать вывод, что тайга и в центре Евразии в горных регионах может резко локально обособляться (и сохранять в горах значительный эндемизм). Вне сомнения, и тайга Джунгарского Алатау (как и Тяньшане-Алая) - прабореальна, а не собственно бореальна (как современно-зональная). Наличие в ней некоторых важных элементов, общих иногда только с Южным Алтаем, а иногда с Южным Алтаем и частью Саян (например, *Moehringia umbrosa*, *Neottia camtschatea*, *Eutrema integrifolium*, *Hesperis pseudonivea* Tzvel.), или с Монгольским Алтаем (*Parapurgum anemonoides*, *Godonopsis clematidea*) - свидетельство того, что в Алтае-Саянском горном сооружении имеется важный центр развития Евразийской равнинной тайги, как это прозорливо видел еще С.И. Коржинский (1899). Другое дело, что центр этот - вторичен (или "третичен").

Южнее, в Тянь-Шане, флора таежных горных лесов остается столь же оригинальной, уже в Заилийском Алатау и хребте Кетмень прибавляются многие эндемичные северо(внутренне)-тяньшанские (подчеркнуты) или горносреднеазиатские и тяньшане-пригималайские виды, например, *Ranunculus albertii* Regel et Schmalh., *Aquilegia atrovinosa* M. Pop., *Aconitum nemorum* M. Pop., *Eutrema pseudocordifolium* M. Pop., *Rosa fedtschenkoana* Regel, *Semenovia transiliensis* Regel et Herd., *Eritrichium latifolium* Kar. et Kir., *Peduncularia albertii* Regel, *Adenophora himalayana* Feer, виды рода *Cotoneaster*, ряд видов *Oxytropis* и др. Еще южнее, в Алае и Припамирье - она сильно обеднена, но также содержит ряд оригинальных видов. Сейчас все более полно раскрывается и флора восточного (Китайского) Тянь-Шаня, где также обнаруживаются оригинальные таежные виды.

Поэтому, следует вполне осознать, что только для зональной (равнинной) темнохвойной тайги Евразии (и почти полностью - для территорий горных, которые можно считать рефугиумами тайги в плейстоцене - Урала, Алтая и, отчасти, Саян) можно считать типичным отсутствие узколокальных эндемиков во флоре тайги, во всех же остальных горных системах от Центральной Европы до Тихого океана - таковые имеются. Но это значит, что, по крайней мере, последние (в неогене и плейстоцене) этапы истории тайги большей части Евразии и ее реликтовых центров на субокеанической периферии или в горах Центральной Азии были резко различны.

В этой связи мне хотелось бы обратить внимание и на наличие в тайге периферии Центральной Азии двух интереснейших таежных комплексов, на которые я уже обращал внимание ранее (Камелин, 1969). Это - еловые леса с подлеском из *Saragana jubata* (а в Тяньшане - также и *Spiraea tianschanica* Rojark., чрезвычайно похожие на таковые Южного Саяна (в последних, правда, в этом случае иногда есть и *Dryas grandis* Juz. и *Arctous alpina* s.l.). Подобные леса распространены от Северного Тяньшаня до Заалайского хребта, хотя и не повсеместно. В Тяньшане, кроме того, мы наблюдаем иногда и моховые ельники с *Arctous alpina*, обычно по высоте совмещенные с субальпийской ступенью, аналоги которых можно отыскать также лишь в значительно более северных типах тайги Сибири. Эти образования, несомненно, возникали в аридной (но и холодной) Центральной Азии в периоды наиболее холодных и влажных фаз плейстоцена, когда осуществлялись и другие связи между собственно южносибирскими и южноцентральноазиатскими (в том числе - тибетскими) флорами (Камелин, 1988). Но что-то аналогичное происходило и в Сибири (в том числе, Восточной). Ботаники, работавшие в Средней Азии, достаточно давно выделяют и описывают очень своеобразный тип растительности - микротермные арчовники (Овчинников, 1957, 1958). Мне уже доводилось обсуждать состав флоры и особенности филоценогенеза этих ценозов в составе собственно древнесредиземноморской по растительному покрову горной Средней Азии. Я пришел к выводу, что

это дериват тайги (и пратайги горного центральноазиатского типа), но, конечно, сильно измененный в условиях Средней Азии (Камелин, 1979). Но обособление формаций микротермных арчовников происходило на огромном пространстве Высокой Азии (Hoch-Asien немецких авторов) от Южной Сибири до Трансгималаев и Тибета, причем при дифференцировке тайги и пратайги в условиях интенсивного подъема гор. И эти факты следует принимать во внимание при обсуждении проблемы происхождения тайги, а они свидетельствуют, прежде всего, общие тенденции образования в горах специфических типов растительности при резком (и часто конвергентном в отдаленных горных странах) преобразовании более широко распространенных предшествующих типов растительности.

Важно вспомнить еще одну забытую публикацию. Н. В. Дылис (1962), будучи участником совместных работ советско-китайских экспедиций 50-х годов, не только работал в наиболее южных в Евразии темнохвойных горных лесах, но и кратко подвел итоги работы. Это - темнохвойные леса Сино-Тибетских Альп, горных хребтов востока Тибетского нагорья, района, где смыкаются верховья Янцзы и Меконга, но также и Салуина (бассейна уже Индийского океана). Здесь, в настоящих богатых субтропиках с муссонным типом распределения осадков, на 34-27° сев. широты, темнохвойные леса образуют широкий пояс на высотах (2500)2800-4200 м. Н. В. Дылис особо подчеркивает ряд важных признаков этих лесов - необычайно богатый состав деревьев и кустарников ("одних эдификаторов из родов *Abies* и *Picea* здесь не менее 20 видов"), особое разнообразие подлеска ("многие десятки видов", "одновременно 12-18 видов, но в отдельных случаях ... увеличивается до 23-26"), сложность ярусной структуры ценозов (не менее 4-х и до 6 ярусов!), исключительное разнообразие типов леса. Он характеризует лишь главнейшие группы или циклы их, и таковых - шесть. Это - 1) занимающие верхние полосы пояса рододендроновые пихтарники (и пихтовые редколесья) из *Abies faxonia* Rehd. et Wils., *A. georgei* Orr., *A. squamata* Mast., *A. delavayi* (Van Tiegh.) Franch., *A. forestii* Craib. с характерными низкодревесными *Rhododendron przewalskii* Maxim., *Rh. arizelum* Balf. et Forrest, *Rh. scabrifolium* Franch. и др. 2) Особенно хорошо развитые в северной части гор Сычуани мшистые темнохвойные леса из тех же видов пихты, но с участием и елей *Picea purpurea* Mast., *P. likiangensis* (Franch.) Pritz., *P. balfouriana* Rehd. et Wils. (ныне чаще понимаемого как разновидность предыдущего вида), а также чисто - еловые. 3) Бамбуковые темнохвойные леса (пихтовые, еловые, смешанные из нескольких видов) с мощным подлеском из *Sinagundinaria* sp. sp., но при этом - с богатым травяным и моховым ярусами. 4) Дубняковые темнохвойные леса, занимающие наиболее теплые местообитания, из многих видов пихты и ели, включая *Abies shensiensis* Van. Tieg., *A. ernestii* Rehd., *Picea asperata* Mast. и с важной ролью *Quercus semecarpifolia* Smith. Этот широкораспространенный пригималайско-гималайско-бирманско-синийский вид дуба представлен здесь, по Ю.Л. Меницкому (1984), особой сикан-сычуань-юннаньской расой - *subsp. glabra* (Franch.) Hand.-Mazz. 5) Неморальные темнохвойные леса, слагающие нижние полосы пояса, из ряда видов пихт и елей, в том числе и центрально-западнокитайского вида *Picea wilsonii* Mast., наиболее близкого к гималайской *P. smithiana* (Wall.) Boiss., но также двух видов *Tsuga* и множества широколиственных пород из родов *Tilia*, *Acer*, *Fraxinus*, *Celtis* и др., с богатейшим набором кустарников и неморальных трав. 6) Сфагновые пихтовые леса из *Abies fabri* Craib., свойственные особо влажным участкам гор, перехватывающих муссонные массы, с богатым подлеском и мощным моховым ковром. Темнохвойные леса образуют здесь границу леса, выше которой развиты субальпийские родореты, а ниже, через переходную полосу хвойно-широколиственных лесов с тсугами, развит пояс богатейших субтропических широколиственных лесов, а в южной части - и полулистопадных (сезоннозеленых) лесов *Quercus semecarpifolia* и субтропических боров. Еще ниже здесь в разной степени сохранились пояс субтропических листопадно-вечнозеленых лесов (с участием лавролистных и субтропических

склерофильно-вечнозеленых лесов) и пояс склерофильного вечнозеленого леса в сочетании с восточноазиатскими саваннами и фрагментами муссонных субтропико-тропических ("саванновых") лесов (Wang, 1961; Chang, 1981; Hou, 1980).

Не могу вновь не подчеркнуть, что вопросы происхождения темнохвойных лесов и тайги невозможно отрывать от вопросов происхождения многих других типов растительности на тех же территориях (прежде всего - широколиственных лесов). Это, в частности, подразумевает, что в рассуждениях о происхождении тайги невозможно не учитывать взгляды на историю растительного покрова Евразии таких ботаников, как Ан.А. Федоров (1952, 1957, 1964), А.А. Колаковский (1974, 1978), и невозможно обойтись без уникальной, единственной на русском языке, сводки сведений по лесной растительности южной Азии в монографии Ю. Л. Меницкого "Дубы Азии" (1984).

Синин-Сычуаньская горная окраина Тибета, разумеется, имеет самое прямое отношение к обсуждаемым проблемам, как подчеркивал еще Ан.А. Федоров (1964). Во-первых, здесь наглядно видно, как сложно и причудливо происходит вычленение темнохвойного типа растительности и одновременно - различных листопадных и полулистопадных по господствующим породам широколиственных лесов (но также и слияние ярусов различных типов растительности) из некогда единой основы, ныне представленной в более низких (и более полидоминантных) лесных типах. Во-вторых, разве не видим мы здесь, в богатейшем центре Восточной Азии, в сущности, те же, но наиболее полно выраженные, ценофилумы (ряды преемственного развития) лесной растительности, как и на более северных территориях? Богатейшие бамбуковые темнохвойные леса Сино-Тибетских альп, конечно же, имеют бедную, но параллельно развивавшуюся, линию в тайге южного Сахалина. В неморальных темнохвойных лесах здесь, при всем богатстве состава, можно увидеть параллели, приведшие на юге Сибири к развитию черни и черневой тайги. Общими признаками будут, например, преимущественно полидоминантные ценозы, вхождение под полог тайги таких типов, как *Asarum himalaicum* Hook. f. et Thoms., *Osmorhiza laxa* Royle, *Sanicula giraldii* H. Wolff, но, конечно, и множества иных восточноазиатских видов, параллельных отчасти и наиболее северным участкам Восточной Азии в Приморье и Приамурье. Наконец, разве рододендровые пихтарники и выше вычленяющиеся родореты не имеют параллели в Северной Евразии? Н. В. Дылис подчеркивает, что в богатой ценофлоре "тибетских" темнохвойных лесов есть растения, общие с евросибирской тайгой (*Oxalis acetosella*, *Circaea alpina*, *Goodyera repens*, *Moneses uniflora*, *Rhizoma rotundifolia*, некоторые папоротники), но они "теряются в массе других местных форм". Обильны, подчеркнем, иные папоротники (это периферия богатейшего их центра в Голарктике), доминируют в таежных ценозах осоки (разумеется, иных групп!), и это находит, например, параллель в Северной Америке, где есть особый центр разнообразия неморальных осок. Кроме замечательных, отрывочно представленных в тайге северной Евразии *Smilacina*, *Streptopus*, *Paris-Daiswa*, которые здесь богаты видами, в тайге окраины Тибета есть и совершенно своеобразный тип дерновинного лилейного *Ophiorhizon japonicum* Ker-Gawl. из рода в котором немногие северные типы достигают Гималаев, окраин Тибета и Японии, но большая часть из 50 видов свойственна тропикам Малазии. А сугубо таежные виды примул или мытников, представленные десятками видов? Замечательное разнообразие и богатство!

Казалось бы, именно здесь следует искать истоки темнохвойно-таежной флоры. Но Н. В. Дылис, в списке литературы указывая и сводку А. И. Толмачева, нигде не цитирует ее в тексте, и, не делая никаких выводов, сообщает - "повсюду ... бросается в глаза полное отсутствие таких ... растений, как черника, брусника, майник, линнея, седмичник, хвощи. Чрезвычайно редки здесь также плауны и *Rhizolaseae*". Замечу, что полную противоположность мы можем видеть в более южных районах Северной Америки. Однако, и Н. В. Дылис не отметил, что здесь нет и видов

кедровой сосны (их нет и на большей части Восточной Азии), нет кустарниковых и кустарничковых берез, нет голубых жимолостей подсемейства *Coepulaceae* (и это при богатстве здесь видов рода *Lonicera!*), нет бадана, нет видов рода *Mertensia* (при множестве видов *Trigonotis*), нет и многого другого. Конечно же, история юго-западнокитайских и восточногоималайских темнохвойных лесов - совершенно иная, чем равнинной тайги, и вряд ли они могли быть предшественниками тайги Северной Евразии. Но центр этот все же исключительно важен, он несомненно связан был в прошлом и с более бедными пратаежными лесами Циная (Бурхан-будда-шань, Нань-Шань), а также - через Цинлинь-шань - с лесами Северо-Восточного Китая (и значит, Приморья). Как известно, по замыслу самого автора, сводка А. И. Толмачева "К истории возникновения и развития темнохвойной тайги" (1954) представляла лишь первую часть труда, согласно автору, решавшую вопросы "происхождения таежного типа растительности (в более узком смысле слова)". Вторая часть его должна была освещать вопросы истории тайги в хронологической последовательности. жаль, что она не была написана, ибо она, видимо, сняла бы многие противоречия различных гипотез и, безусловно, полемический (доходящий до крайностей, как, например, на стр. 128-130) задор автора. Факты, видимо, заставили бы это сделать. Но мы должны и поныне, вслед за А. И. Толмачевым, считать, что подлинная история темнохвойной тайги, соответствующая всей сумме фактов палеоботаники и ботанической географии, пока еще не записана. Именно поэтому я, полностью одобряя появление обзора на эту тему, позволил себе продолжить полемику, чтобы обратить внимание ботаников на весьма поверхностное понимание взглядов ряда сторонников "приполярной гипотезы" на недостаточность наших знаний по многим существенным аспектам проблемы происхождения темнохвойной тайги, которая, в частности, проявилась и в обзоре. Я надеюсь, что мне удастся еще раз обратиться к этой проблеме, тем более, что, работая последние десять лет в Монголии и Южной Сибири, я накопил и некоторый новый материал для анализа флоры Евразии, который, разумеется, в этой статье почти не затронут.

Пока же я в тезисной форме намечу и некоторые выводы из вышесказанного.

1) Факты, которыми оперировали приверженцы гипотезы "приполярного происхождения темнохвойной тайги", особенно М. Г. Попов, во всей их совокупности представляются наиболее весомыми при обсуждении вопроса о локализации первичного центра происхождения темнохвойной тайги (и "пратайги"), как особого типа растительности, отличающегося и от современных хвойно-широколиственных лесов, и от "прабореального леса" М.Г. Попова, и от смешанных "аркто-третичных лесов" теплоумеренных и субтропических широт третичного периода в целом (и на отдельных его этапах). Разумеется, что пратайга севера Голарктики была сложнее, чем современная темнохвойная тайга на тех же широтах. Эта же совокупность фактов более просто (и, видимо, точнее) решает вопрос и об основных направлениях смещения бореальных типов растительности (которое, в первую очередь, определялось возрастающей дифференциацией зональных (полярно-обусловленных) градиентов среды и становлением более сложной и дифференцированной системы биот. Но предстоит еще более полно вскрыть секторную дифференциацию флор севера Голарктики, учитывая очень различную конфигурацию островной и субконтинентальной Арктики в разные периоды развития этой суши.

2) Сам механизм преобразования хвойно-широколиственных лесов прабореального типа (и, в меньшей мере, этих лесов из аркто-третичных) в леса пратаежные и таежные, наиболее доказательно описан в тихоокеанском секторе Евразии в рамках и филоценогенетической гипотезы (В. Б. Сочава, 1940, 1980; В. Н. Васильев, 1958). Его дополняют и очень важные суждения М.Г. Попова в посмертно опубликованном цикле дальневосточных работ (Попов, 1969, 1970, 1977). Доказательства молодости современных таежных ценозов на территории Сибири, которые приводил В.Б. Сочава (1980), также кажутся весомыми, а молодость современных ценозов североευропейской тайги никем и не отрицалась. Это отнюдь не мешает представлениям о плейстоценовом рефугиуме черневой тайги

в пределах Среднего Урала (с частью Предуралья), которые развиваются нами (Камелин, Овеснов, Шилова, 1983), а рефугиум этот, как оказалось, мельком был намечен и М.Г. Поповым (1957).

В последние годы достаточно модно пренебрежительно относиться к представлениям о филоценогенезе (типов растительности, формаций). Однако, факты свидетельствуют нам наличие многочисленных конвергентных рядов развития растительности из сходной основы, приводящих к сходным результатам. "Ragamos" есть и в экваториальных Андах, и в высочайших горах Африки, и в горах Новой Гвинеи, но возник он в этих регионах независимо. Независимо развивались и тропические "леса туманов" в Южной Америке, Африке и Южной Азии, но привели они к сходным результатам. Не менее упорядочены и ряды развития травянистой растительности во всем Северном полушарии. Поэтому и представления о во многих независимых рядах сходного (конвергентного) развития темнохвойной тайги в разных секторах Северного полушария вполне оправданы. А ведь именно это и является точкой схождения "приполярной" и "филоценогенетической" гипотез.

3) Гипотеза "горного происхождения" тайги А.И. Толмачева также имеет привлекательные положения, которые следует учесть при синтезе знаний, позволяющих понять происхождение тайги. Если иметь в виду первичное обособление темнохвойных лесов с участием, а затем и господством "елеподобных" лесообразователей (потому что в ряде случаев их господству могло предшествовать и участие их в лесах из *Podocarpus* или *Agathis*, или их предковых типов), то подобные темнохвойные (но отнюдь не таежные) леса, конечно же, могли обособляться как в высоких широтах, так и в горах разных (в том числе и низких) широт. Разумеется, что сколько-нибудь широкое их распространение на равнины, как ценозов того же типа растительности, вряд ли имело особое значение (кроме редких случаев катастрофического развития среды, как в олигоцене, так и в плейстоцене). Значительно более вероятно их значение, как источника эволюционного материала - локально узкоэндемичных типов, которые, безусловно, расширяли возможности той или иной биоты (или флоры) в случае катастрофического хода событий. Кроме того, именно горные пратаежные и таежные образования, возникающие из сходных материалов, но в разное время, могли и поддерживать в течение довольно длительных отрезков времени общность некоторого ядра групп (видов, подвидов, рас), свойственных таежным территориям на значительных пространствах. Но, разумеется, ни "блестяще доказанной", ни "единственно верной" эту гипотезу считать не приходится.

4) Данные палеоботаники о ранних этапах эволюции сем. Pinaceae остаются крайне неполными и неопределенными. Роды *Pinus*, *Picea*, а по древесине *Abies* и *Tsuga* начинают определять с нижнего мела (Miller, 1977). Для сеномана (аркагалинская свита) Северо-Востока Евразии ряд родов Pinaceae приводит В.А. Самылина (1974). Но вряд ли можно без доли сомнения принимать эти данные. Среди хвойных этого времени немало "синтетических" (соединивших признаки ряда современных Pinaceae) родов ("органо-родов"), например, целый ряд видов *Pityostrobus*, описанных по шишкам, *Nansenia*, описанный по побегам, и др. (Мейен, 1987). Возможно, что с подобными "синтетическими" таксонами мы имеем дело и в случае с бореально-меловыми *Pseudolarix* и "*Cedrus*". В одной из недавних работ Д. Аксельрод, выводя из комплекса *Pityostrobus* типы современных подсемейств сосновых, оценивает возраст последних поздним мелом, а возраст современных триб - палеоценом (Axelrod, 1990). При этом он ссылается и на серо-иммунологические данные (*Pice*, Olsen-Stojkovich, Lowenstein, 1987).

В сводках по флорам Бореальной области эпохи раннего кенофита Л. Ю. Буданцев (1983, 1986) практически не приводит хвойного современного бореального типа. Как во флорах Бореально-Атлантического (классического "Гренландского") и Бореально-Пацифического хорионов верхнего Мела, так и во флорах Тулеанской и Берингийской провинций палеогена (палеоцена - раннего эоцена), хвойные представлены либо экзотами (вплоть до *Taiwania*), либо проблематическими, ныне

вымершими родами, либо немногими современными, но с осторожностью определяемыми родами (*Pinus?* - *Pityostrobus*, *Putyophyllum*; *Cedrus*). В то же время роды сем. *Pinaceae*, даже с той же долей уверенности, почти не определяются и на территории более южной Евразии (Шилин, 1986; Ильинская, 1986). Но с эоцена хвойные современных родов уже хорошо представлены в Сев. Америке (Axelrod, 1976, 1990) и, по-видимому, на северо-западе Европы (эоцен Англии). В среднеэоценовой флоре Балл Ран (Сев. Невада) до 15 видов хвойных (*Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Thuja*, *Chamaecyparis*). Это, видимо, самая ранняя флора, отражающая темнохвойный лес, расположенный на больших высотах, чем ниже находящиеся хвойно-широколиственные леса (абсолютный возраст ее 47-45 миллионов лет). В ней близки две более бедные флоры в Центральной Айдахо, но еще одна примерно одновозрастная флора из этого штата (Ласт Ривер Рэндж) столь же богата хвойными, хотя они значительно более теплоумеренные (есть *Serphalotaxus*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*) и с ними связаны более разнообразные кустарники, а также *Carya*, *Sassafras*, *Dipteronia* (!). Д. Аксельрод, чьи данные я излагаю, проследил также изменения в неогеновых флорах на этой же территории, а также в Калифорнии и Орегоне, связывая их развитие с расширением высокогорных (свыше 2000 м) ландшафтов, в первую очередь связанным с вулканизмом и динамикой погружения океанической коры под материк (Axelrod, 1990). Два обстоятельства особенно подчеркнуты Д. Аксельродом. В неогеновых (г. о. миоценовых) флорах многочисленные хвойные (в том числе и те же группы, что и в палеогене) совмещены с богатым набором широколиственных видов (ныне свойственных более южным и юго-восточным районам с летними осадками). Возраст же многих участков пояса темнохвойных как в Скалистых горах, так и в Каскадных горах - относительно молодой. Молода и современная темнохвойная флора Сьерра-Невады. Еще в период 18-13 миллионов лет назад довольно близкие к современным хвойные фактически были ассоциированы здесь с видами, ныне представленными только в нижних поясах гор. Для одной из территорий (горы Рибя) Аксельродом рассчитан подъем на 1830 м примерно за 5 миллионов лет. Эти данные свидетельствуют, насколько медленно даже в условиях столь молодой горной страны, как Кордильеры, к тому же принадлежащей к Тихокеанскому вулканическому поясу, могло происходить распространение пояса темнохвойных в горах. Что же касается начальных этапов этого расселения, то даже о направлении его (с севера или с юга), мы можем выдвигать в равной мере доказуемые предположения. В частности, по составу хвойных среднеэоценовые флоры Невады и Айдахо вполне сопоставимы с позднеолигоценовыми (например, с флорой Крид в штате Колорадо, чей абсолютный возраст около 26,5 миллионов лет). Олигоцен, вообще, представляется временем, когда типы хвойных, близкие к современным, уже известны на больших пространствах Евразии, например, виды *Picea* - из Мугоджар и Бухтармы на Южном Алтае. С Бухтармы известны также *Abies*, *Tsuga*, *Pseudotsuga* (Раюшкина, 1975, 1979).

В итоге, мы должны признать, что данные палеоботаники не опровергают ни одну из гипотез происхождения тайги, но и не дают доказательств преимущественной верности любой из них. Следует лишь сказать, что представления о развитии пояса темнохвойных Кордильер Америки скорее демонстрирует справедливость и "филоценогенетической" гипотезы (неоднократная и, по-видимому, независимая дифференциация темнохвойных из более сложных типов лесов нижних поясов).

5) Безусловно, что, по имеющимся палеоботаническим данным (особенно по миоцену и, отчасти, плиоцену), а также по данным современного состава флор, относительно независимое развитие горной и горно-равнинной тайги в Центрально-Европейском секторе, Западно-Сибирском секторе (включая Урал, Алтай и Саяны), Прибайкальском секторе и в Притихоокеанских секторах Евразии, а также, не менее чем в двух (а скорее, в трех) секторах Америки - явление довольно отдаленного времени. Еще более давним представляется начало развития темнохвойной тайги по южной периферии

Центральной Азии. По-видимому, возраст исходных для современной тайги комплексов во всех этих регионах - средне-позднемиоценовый. Очень велика роль и плиоцен-плейстоценовых перестроек пратаежных (и таежных) ценозов в разных участках этих центров. Например, самостоятельность развития Прибайкальского центра, в отличие от Алтае-Саянского, демонстрирует весьма существенную роль (ныне сильно затушеванную) *Populus suaveolens* Fisch. в таежных (и не только пойменных) ценозах. На роль *Populus balsamifera* L. в Северо-Западной Америке обращали внимание В. Н. Андреев (1973) и Б. А. Юрцев (1984).

б) В сущности, еще и не начинался сравнительный анализ темнохвойно-таежных флор и фаун в различных крупных регионах. Между тем, в различных группах животных очень различны состав таежных ценофаун ("фаунистических комплексов") и фаун различных регионов, занятых тайгой. Так, что касается Сибири, то, например, энтомофауна тайги весьма однообразна и относительно бедна, даже в тех группах, которые наиболее тесно связаны с эдификаторами лесных ценозов (короеды). Для Восточной Сибири (включая Прибайкалье) это подчеркивал, например Д. Н. Флоров (1955). Среди 55 видов Orthoptera большая часть - неморальные типы, лишь 18 видов собственно свойственны Востоку Евразии и лишь 4 вида - эндемичны, но для Притихоокеанского сектора (Сергеев, 1986). В то же время, среди цикадовых доля эндемиков существенно выше, и есть даже эндемичные роды, например, *Peuceptyelus* (Емельнов, 19 ). Удивительно бедна герпетофауна (из рептилий лишь *Vipera berus* (L.) s.l. свойственна тайге, беден и набор амфибий, но *Hynobius keyserlingi* (Dyb.) - типично таежной приуральско-сибирско-Притихоокеанский вид). Обращаясь к таежному комплексу млекопитающих, бывшему предметом работ И. Л. Кулик (1972, 1980), мы, напротив, видим довольно богатый набор видов из разных отрядов, тесно связанных с тайгой, и многие из них имеют таежные подвиды или строго эндемичны для тайги Евразии. Из хищников это - бурый медведь, соболь, колонок, в меньшей мере - солонгой, росомаха, из оленей - кабарга, лось, из зайцеобразных - заяц-беляк, из грызунов - летяга *Pteromys volans* L., бурундук *Eutamias sibiricus* Laxm., белка *Sciurus vulgaris* L. с большим числом подвидов, в меньшей степени лесной лемминг *Myopus schisticolor* Lilljeborg, красная полевка *Clethrionomys rutilus* Pall., из насекомоядных - ряд видов бурозубок (особенно, *Sorex daphaenodon* Thomas). Горнотаежным (хотя и связанным с полянами и, отчасти, верхней границей леса) можно считать крота *Talpa altaica* Nikolsky, наконец, из рукокрылых *Myotis ikonnikovii* Ognev - ночница Иконникова - таежный вид с карпато-алтайской дизъюнкцией ареала (как и некоторые цветковые растения).

Еще более специфичен в тайге Евразии комплекс авиафауны (Штегман, 1966). Птицы - группа значительно более дифференцированная по биомам, высоко специализированная по нишам и образующая более сложные ценоотические единства. В авиафауне темнохвойной тайги много видов, свойственных только тайге Евразии, или имеющих в тайге эндемичные подвиды, а иногда и эндемичные виды, главным образом, в Восточной Сибири. Это - ястреба *Accipiter gentilis* (L.), *A. nisus* (L.) subsp. *nisosimilis* (Tickell), *A. guloides* (Temm. et Schlegel) малый перепелятник, особенно - сибирский подвид, куриные - дикуша, рябчик (с рядом подвидов), из кукушек - *Cuculus saturatus* Blyth, ряд сов (особенно такие подвиды филина как *Bubo bubo sibiricus* (Gloger), *B. bubo ussuriensis* Pojarkov, длиннохвостая неясыть *Strix uralensis* Pall.), из врановых - кукушка *Perisoreus infanctus* L. и кедровка *Nucifraga caryocatactes* (L.). Из воробьиных особенно интересны клесты *Loxia curvirostra* L. и *L. leucoptera* Gmel., некоторые синицы - пухляк *Parus montanus* Bald., *P. cinctus* Bald., пеночки, корольки, завирушки, горихвостки и др. Но, в то же время, в темнохвойной тайге нет специфических видов дятлов, голубей и, пожалуй, дроздов. В тайге Сибири много и собственно квазибореальных видов, и среди них исключительно дифференцированный на подвиды *Troglodytes troglodytes* (L.) - единственный вид крапивника Старого Света, также как и чиж *Spinus spinus* (L.). Оба рода

прекрасно развиты в Америке, в том числе - до тропиков. Но это и такие замечательные типы, как синий соловей Даурии *Laguvia cyane* (Pall.). Специальный анализ различных по зональному распределению элементов таежной авиафауны, однако, позволил В.В. Брунову (1980) сделать вывод, что собственно южнотаежные (темнохвойные) группы здесь ближе к комплексам смешанных и неморальных лесов, чем к северо- и среднетаежным (г.о. светлохвойно-таежным).

Подобное разнообразие фаунистических комплексов тайги, конечно же, наводит на мысль, что биота темнохвойной тайги складывалась во многом ранее собственно таежных ценозов.

Становление пратаежных, но особенно таежных ценозов Евразии (видимо, и равнинных таежных ценозов в Северной Америке) сопровождалось, несомненно, резкими изменениями ярусной структуры ценозов, гибелью многих эдификаторов, но в то же время и становлением совершенно новых ценозов, не имевших ранее аналогов, в частности ценозов с моховыми напочвенными ярусами. Ни в одном другом типе растительности Голарктики, кроме темнохвойной тайги и, разумеется, торфяных (верховых) болот, мхи не играют столь важной роли в фитоценозах. Но при том, что в северной Голарктике ныне значительные пространства тайги заболочены, бриофлора торфяных болот и собственно темнохвойной тайги резко различны. Столь же резко отличается и бриофлора темнохвойной тайги и неморального (широколиственного леса) не говоря уже о бриофлоре болот, низинных лугов и, конечно, степей. Связь основных лесообразующих пород темнохвойной тайги и мхов-доминантов тайги, несомненно, очень древняя. И столь же несомненно, что в составе мхов-доминантов тайги немало и видов с неморальными связями, и в безусловно реликтовых образованиях черни и черневой тайги Евразии присутствует и немало собственно неморальных мхов. Но очень важно, что в пределах Голарктики (кроме крупнейших реликтовых рефугиумов Восточной Азии и Атлантической Северной Америки и, отчасти, горных стран) богатство бриофлоры падает с севера на юг. Все вышесказанное, пожалуй, наилучшим образом может быть объяснено в следующей схеме развития. Предковые типы хвойных - ценозообразователей темнохвойной тайги - появились, видимо, в составе арктотретичной (в широком смысле слова) флоры на довольно поздних этапах ее становления из собственно первично-голарктической ("аркто-меловой") флоры. Более вероятно, что развитие их шло в притихоокеанском секторе (как восточной Азии, имевшей тогда совершенно иные очертания, так и Северной Америки, также резко отличавшейся по очертаниям именно в притихоокеанском секторе), причем, возможно, в более низких широтах. Предковые типы хвойных, интересующие нас, разумеется, не были еще таежными типами, как не являются таежными "елевидные" хвойные юго-западного Китая. Расселение их к северу, по-видимому, связано с подвижкой зон к северу в эоцене. В океанических секторах и Евразии, и Америки (Тихоокеанской) эоценовые флоры явно имеют субтропические и тропические элементы даже в довольно высоких широтах. С эоцена началось формирование пратаежной флоры в высоких широтах, но, по-видимому, и в низких широтах - в условиях начавшегося горообразования. Олигоценовый кризис - время первых резких перестроек собственно голарктических флор, был причиной значительного расширения ареала пратаежных видов в высоких широтах и одновременно - значительного видообразования на их базе в горах низких широт. Именно с олигоцена развитие пратаежных флор на обоих континентах Голарктики стало независимым, хотя и во многом параллельным (по сходным сценариям филогенеза). К середине миоцена в высоких широтах, по-видимому, сформировалась прабореальная флора, в смысле М. Г. Попова. Ее отличало от более ранних арктотретичных флор резкое расхождение рядов развития третичных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, более связанных еще с ними боровых ценозов и темнохвойной пра-тайги (еще со значительным участием широколиственных пород, но и со значительно возросшей ролью мохового покрова). И эта пра-тайга была еще достаточно близка и в высоких широтах, и в южных

горных системах. С конца миоцена в срединной Евразии начался процесс разрушения сплошной зоны широколиственных лесов и становления черни и черневой тайги, с преимущественным проникновением пратаежных типов с севера. В плиоцене эти процессы усилились, но и начали усложняться в связи со становлением крио-ксерофильных рядов филоценогенеза в континентальных секторах Евразии (и отчасти Северной Америки - в межгорных котловинах), в которых видную роль стали играть и первично-травянистые типы растительности (полусаванны, а затем - прерии и степи). В конце плиоцена и в плейстоцене явно усилились процессы обеднения ценофлор всех типов растительности, кроме крио-ксерофильных, и пратаежные, а затем и чернево-таежные и черневые ценозы были разбиты на многие реликтовые фрагменты. Рефугиумы их преимущественно были приурочены к периферии горных систем. Но наиболее обедненная черневая тайга срединной Евразии именно с середины плейстоцена получила возможность большего распространения по резко измененным в наиболее крио-ксерофильные условия максимума оледенения Арктики, где широко развились и ценозы "плейстоценовой лесостепи" урало-сибирского типа, включая лиственничные и - на юге - сосновые боры, которые и создавали возможность более интенсивного расселения темнохвойных пород (наряду с рядами развития тайги и по поймам, в том числе через заболоченные пространства). Именно поэтому тайга Серединной Евразии и наиболее обеднена по флористическому составу, и наиболее молода фитоценологически, хотя разнообразие современных фитоценозов тайги здесь, пожалуй, наибольшее. Конечно, мы не знаем многих деталей развития тайги Евразии (и Северной Америки, особенно), в частности, мы можем лишь предполагать наличие в Центрально-Азиатском секторе особых рядов филоценогенеза тайги, возможно связанных с какими-то плиоценовыми перестройками в этом секторе тайги - не собственно северо-евразийской, но - центрально-азиатской, связанной с рефугиумами Цинхая, возможно, Тянь-Шаня и Припамирья, а также - горных систем на западной периферии Притихоокеанских секторов (Станового хребта, Джугджура, а, возможно, и Хэнтея и Хингана).

Таковы те соображения, которыми мне хотелось бы поделиться с читателями в надежде на дальнейший прирост фактов и идей, способных ускорить решение проблем происхождения темнохвойной тайги.

В списке литературы, ниже, я привожу лишь основные работы, не охваченные обзором Н. Г. Прилепского.

## ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. Н. Ботанические наблюдения на Аляске // Бот. журн., 1978.- Т. 63.- № 1.- С. 115-128.
- Ахметьев М. А. Кайнозойские флоры // С. В. Мейен "Основы палеоботаники".- М., 1987.- С. 354-376.
- Бобров Е. Г. История и систематика рода *Picea* Dietr. //Новости сист. высш. раст., 1971(1970). - Т. 7.- С. 5-40.
- Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц.- Л., 1972.- 95 С.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР.- Л., 1978.- 188 С.
- Брунов В. В. О некоторых фаунистических группах птиц тайги Евразии //Современные проблемы зоогеографии.- М., 1980.- С. 217-254.
- Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита.- Л., 1983.- 156 С.
- Буданцев Л. Ю. Ранние этапы формирования и распространения умеренной флоры бореальной области.- Л., 1983.

- Быков Б. А. Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология.- Алма-Ата, 1950.
- Быков Б. А. Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии.- Алма-Ата, 1979. - 106 С.
- Васильев В. Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и восточной Сибири// Мат. по истории флоры и раст. СССР.- М.- Л., 1958.- Вып. 3.- С. 361-457.
- Визначник рослин Українських Карпат.- Киев, 1977.- 434 С.
- Голубец М. А. Ельники Украинских Карпат. -Киев, 1978.- 263 С.
- Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего востока.- М., 1961.- 210 С.
- Дылис Н. В. К фитоценологии темнохвойных лесов восточной окраины Тибетского нагорья// Проблемы ботаники, 1962.- Т. 6.- С. 242-257.
- Емельянов А.Ф.Обзор взглядов на историю формирования биоты центральноазиатских пустынь// Насекомые Монголии.- Л., 1972.- Вып. 1.- С. 11-49.
- Емельянов А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов //Энтомолог. обзор., 1974.- Т. 53.- № 3.- С. 497-552.
- Епова Я. А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана//Иzv. Биол.-геогр. и-та при Иркутск. ун-те, 1966.- Т. 16.- Вып. 1-4.- С. 25-61.
- Ильин М. М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение// Мат. по истории флоры и раст. СССР.- М., 1941.- Вып. 1.- С. 257-292.
- Ильинская И. А. Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен//Проблемы палеоботаники.- Л., 1986.- С. 84-112.
- Камелин Р. В. Материалы к флоре Памиро-Алая//Бот. журн., 1969.- Т. 54.- № 3.- С. 380-388.
- Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии.- Л., 1973.- 356 С.
- Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии.- Л., 1979.- 117 С.
- Камелин Р. В. К истории пустынного комплекса видов флоры Центральной Азии//Пустыни За-алтайской Гоби: характеристика растений-доминантов.- Л., 1988.- С. 6-14.
- Камелин Р. В. Флора Сырдарьинского Каратау. Материалы к флористическому районированию Средней Азии.- Л., 1990.- 146 С.
- Камелин Р. В., Овеснов С. А., Шилова С. И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири (в связи о новыми данными по флоре Пермского Предуралья).- Пермь (Деп. в ВИНТИ, № 6907-83).- 1983.- 59 С.
- Колаковский А. А. Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время // Тр. Тбилис. ин-та леса, 1974.- Т. 21.- С. 98-115.
- Колаковский А. А. Ботанико-географическое районирование Лавразии//Сооб. АН Груз. ССР, 1978.- Т. 89.- № 3.- С. 673-676.
- Колесников Б.П. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales Patschke.* // Мат. по истории флоры и раст. СССР.- М.-Л., 1946.- Вып. 2.- С. 321-364.
- Коржинский С. И. Растительность России//Энцикл. словарь Брокгауза и Ефрона.- СПб, 1899. - Т. 27а.- С. 42-49.
- Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана.- Ташкент, 1962.- Т. 2.- 547 С.
- Коропачинский И. Ю. Род *Larix* Mill.//Фл. Совет. Дальн. Востока.- Л., 1989.- Т. 4.- С.17-20.
- Крылов П. Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения//Научные записки Томского кр.-Томск, 1898.- 15 С.
- Кулик И.Л. Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии//Бюлл. МОИП, отд. биол., 1972.- Т. 77.- Вып. 4.- С. 11-24.

- Кулик И. Л. Взаимопроникновение фаунистических комплексов млекопитающих // Современные проблемы зоогеографии.- М., 1980.- С. 272-284.
- Малеев В. П. Род *Pinus* - сосна // Деревья и кустарники СССР.- Л., 1948.- Т. 1.- С. 184-266.
- Мальшев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Прибайкалье и Забайкалье).- Новосибирск, 1984.- 265 С.
- Маценко А. Е. Обзор рода *Abies* Mill. // Бот. мат. Гербария БИН, 1963.- Т. 22.- С. 33-42.
- Маценко А. Е. Пихты восточного полушария // Фл. и сист. высших раст., 1964.- Вып. 13.- С. 3-103.
- Мейен С. В. Основы палеоботаники.- М., 1987.- 403 С.
- Меницкий Ю. Л. Дубы Азии.- Л., 1984.- 316 С.
- Овчинников П. Н. Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана // Флора Таджикской ССР.- М.-Л., 1957.- Т. 1.- С. 3-20.
- Овчинников П. Н. О некоторых ботанико-географических особенностях арчевников // Арчевые леса центральной части Туркестанского хребта.- Душанбе, 1958.- С. 11-27.
- Пешкова Г. А. Растительность Сибири. Предбайкалье и Забайкалье.- Новосибирск, 1985.- 345 С.
- Попов М. Г. Основные периоды формообразования и иммиграций во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры // Проблемы реликтов во флоре СССР (Тезисы совещания).- М.-Л., 1938.- Вып. 1.- С. 10-26.
- Попов М. Г. Географо-генетические элементы флоры Алма-Атинского Заповедника // Растительность Казахстана.- М.-Л., 1941.- Т. 2.- С. 25-42.
- Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат.- М., 1949.- 303 С.
- Попов М. Г. Краткий анализ флоры цветковых растений Сахалина // Бот. журн., 1951.- Т. 36.- № 4.- С. 376-387.
- Попов М. Г. О взаимоотношении леса (тайги) и степи в Средней Сибири // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1953.- Т. 58.- Вып. 1.- С. 81-93.
- Попов М. Г. К вопросу о происхождении тайги // Сб. статей по результатам иссл. в области и лесной промышленности в таежной зоне СССР.- М.-Л., 1957а.- С. 19-28.
- Попов М. Г. Основы типологии лесов Восточной Сибири // Леса и вредители лесов Восточной Сибири.- Иркутск, 1957б.- Вып. 5.- С. 5-21.
- Попов М. Г. Основы флорогенетики.- М., 1963.- 135 С.
- Попов М. Г. Растительный мир Сахалина.- М., 1969.- 136 С.
- Попов М. Г. Осоки Сахалина и Курильских островов.- Л., 1970.- 138 С.
- Попов М. Г. Особенности флоры Дальнего Востока сравнительно с европейской.- Ташкент, 1977.- 68 С.
- Прилепский Н. Г. Проблема происхождения тайги. К истории вопроса // Бот. журн., 1993.- Т. 78.- № 8.- С. 1-16.
- Раюшкина Г. С. Обзор хвойных из олигоценовых отложений Казахстана // Новости палеоботаники Казахстана.- Алма-Ата, 1975.- С. 49-70.
- Раюшкина Г. С. Оligоценовая флора Мугоджар и Южного Алтая.- Алма-Ата, 1979.- 123 С.
- Самылина В. А. Развитие раннемеловой флоры и становление флоры кайнофита на северо-востоке СССР // Автореф. дисс. докт. биол. наук.- Ленинград, 1974.- 47 С.
- Сергеев М. Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. - Новосибирск, 1986.- 237 С.
- Сочава В. Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Мат. по истории флоры и раст. СССР.- М.-Л., 1946.- Вып. 2.- С. 283-320.
- Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах.- Новосибирск, 1978.- 319 С.

- Сочава В. Б. Географические аспекты сибирской тайги.- Новосибирск, 1980.- 256 С.
- Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги.- М.-Л., 1954.- 155 С.
- Федоров Ан. А. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы//Мат. по четвертичному периоду.- М.-Л., 1952.- Вып. 3.- С. 49-36.
- Федоров Ан. А. Флора Юго-Западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии.- Л., 1957.- Вып. 10.- С. 24-50.
- Федоров Ан. А. Флора и растительность: восточная часть страны//Физическая география Китая. - М., 1966.- С. 326-381.
- Флоров Д. Н. Палеогеографические воззрения на закономерности распространения тайги и ее энтомофауны в Восточной Сибири//Тезисы объедин. научной сессии Вост.-Сиб. фил. АН СССР (отдел биол. наук), 1954.- С. 1-3.
- Флоров Д. Н. Происхождение (становление) энтомофауны тайги//Зоол. журн, 1955.- Т. 34.- № 4.- С. 789-799.
- Шилин П.В. Позднемиоценовые флоры Казахстана: систематический состав, история развития, стратиграфическое значение.- Алма-Ата, 1986.- 135 С.
- Штегман Б. К. О происхождении орнитофауны тайги//Докл. АН СССР, 1931.-Сер. А.-№ 13.- С. 350-357.
- Штегман Б. К. О закономерностях в распространении авиафауны тайги//Изн. АН Эстон.ССР, сер. биол.- 1966.- Т. 15.- Вып. 2.
- Юрцев Б. А. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований// Бот. журн., 1972.- Т. 57.- № 11.- С. 1455-1469.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географические наблюдения на тихоокеанском побережье Северной Калифорнии(США). Сообщения 1-2//Бюлл. МОИП, сер. биол, 1972.- Т. 77.- Вып. 1.- С. 66-75; Вып. 2.- С. 76-89.
- Юрцев Б. А. Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез//Берингия в кайнозое.- Владивосток, 1976.- С. 202-212.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географические наблюдения в континентальных таежных районах Восточной Аляски. Сообщения 1-2./Бюлл. МОИП, сер. биол., 1984.- Т. 89.- Вып. 5.- С. 117-127; Вып. 6.- С. 62-73.
- Axelrod D. I. History of the conifer forests, California and Nevada//Univ. Calif. Publ., Botany.- 1976.
- Axelrod D. I. The Late Oligocene Creede Flora, Colorado, Berkeley//Univ. Calif. Press.- 1987.- 235 p.
- Axelrod D. I. An interpretation of high montane konifers in western Tertiary floras//Paleobiology, 1988.- Vol. 14.- P. 301-306.
- Axelrod D. I. Age and origin of subalpine forest zone//Paleobiology, 1990.- Vol. 16.-№ 3.- P. 360-369.
- Chang D. H. S. The vegetation zonation of the Tibetan Oplateau//Mountain Reseach and Development, 1981.- Vol. 1.- № 1.- P. 29-48.
- Gausson H. Les Gymnospermes actuelles et fossiles//Trav. Lab. Forest. Toulouse, 1964.- 2, (1, 1, 7).- P. 321-480; 1966.- 2, (1, 1, 8).- P. 503, 563-628.
- Hou H. Y. Vegetation of China with reference to its geographical distribution//Ann. Missouri. Bot. Gard., 1983.- Vol. 70.- P. 509-549.
- Hulten E. Flora of Alaska and neighboring Territories.- Stanford(Calif.), 1968.- 1008 P.
- Landry P. Synopsis du genre Abies//Bull. Soc. Bot. France, 1984.- 131(Lettres Bot., 3).- P. 223-229.

- Liu T. S. A new proposal for the Classification of the genus *Picea*//Acta phytotax. geobot., 1982.- Vol. 33.- P. 227-245.
- Martinez M. Los Pinos Mexicanos. Ed.2.- Ediciones Botas. Mexico, 1948.
- Miller C. N. Mesozoic conifers//The Botanic. Review, 1977.- Vol. 43.- P. 217-280.
- Pilger R. *Picea*//Engler A. und Praute K. Die natürlichen Pflanzen familien, 2 ed.- Leipzig, 1926.- Vol. 13.- S. 321-325(Larix - 326-329).
- Price R. A., Olsen-Stojkovich J., Lowenstein J. M. Relationships among the genera of Pinaceae: an immunological comparison//Syst. Botany, 1987.- № 12.- P. 91-97.
- Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Bd. 1. Taxonomy, Verbreitung, Morphologie, Okologie, Waldgesellschaften.- Hamburg-Berlin, 1977.- 647 S.
- Shaw G. The genus *Pinus*//Publ. Arnold Arbor.(Boston), 1914.- 5.- 100 P.

---

### SUMMARY

Here made critical survey of literature which devoted to origin of dark-coniferous taiga. Proposed an original view on origin of dark-coniferous taiga on base of floral, geobotanical and zoological data about dark-coniferous complexes of Eurasia and North America.