

## БОТАНИКА

УДК 581.93

**Р. В. Камелин**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

### О НЕКОТОРЫХ ПРОБЛЕМАХ ИСТОРИИ НЕМОРАЛЬНЫХ ФЛОР ЕВРОПЫ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

Приведены доказательства плиоценового возраста «плейстоценовой холодной лесостепи» И.М. Крашенинникова, в связи с чем изменяются датировки появления в Восточной Европе и других флористических комплексов. Возраст неморальных элементов на части территории Европы миоцен-плиоценовый (5–5.5 млн. лет), однако в Озерном крае он навряд ли больше 10 000–8 500 тыс. лет. При этом близ Урала есть элементы неморальной флоры, не свойственные остальной Европе, но явно связывающие эти территории с Южной Сибирью. Общеизвестно, что неморальная флора Восточной Европы, по сравнению с Центральной Европой, сильно обеднена. Но причины подобного обеднения проанализированы недостаточно. Обычно это связывается с тем, что Восточная Европа (особенно ее центр) – часть света, в общем, равнинная, а Центральная Европа включает и обширные горные системы. Но следует исходить из того, что время расселения неморальных типов в Центральной Европе было более значительным, чем в Восточной, а сценарии расселения – более сложными, и детали их, в сущности, в настоящий момент не ясны.

**Ключевые слова:** неморальная флора; Восточная Европа; Центральная Европа; плейстоцен; голоцен.

**R. V. Kamelin**

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

### ON SOME PROBLEMS OF THE HISTORY OF EUROPE NEMORAL FLORA IN LATE PLEISTOCENE AND HOLOCENE

Results "Pleistocene cold steppe" evidence Pliocene I.M. Krasheninnikov, and therefore the change of dating the emergence of Eastern Europe and other floristic complexes. Age immoral elements on the part of the European Miocene-Pliocene (5-5.5 mln. years), but in the Lake District it is unlikely more than 10 000-8 500 thousand years. At the same time near the Urals, there are elements nemoral flora, not peculiar to the rest of Europe, but clearly linking these areas of South Siberia. It is well known that nemoral flora of Eastern Europe, compared to Central Europe, is strongly depleted. But the reasons for this depletion analyzed enough. This is usually attributed to the fact that Eastern Europe (especially the center) – the country is generally flat, and Central Europe, and includes vast mountain system. But we must proceed from the fact that the time of settlement nemoral types in Central Europe was greater than in the East, and resettlement scenarios – more complex, and the details of them, in fact, it is currently not clear.

**Key words:** nemoral flora; Eastern Europe; Central Europe; Pleistocene; Holocene.

1. В моих публикациях по Кавказу и Алтайской горной стране [Камелин, 1996, 1998] приведено немало фактов по современной флоре Урала и юга Западной Сибири, которые позволяют по-иному взглянуть на историю «плейстоценовой лесостепи урало-сибирского типа» И.М. Крашенинникова [1937, 1939] в Европе. Опираясь на эти факты, я предположил, что хотя бы часть этого комплекса в Европе (прежде всего Северной и Центральной) – плиоценового возраста и пережила в Европе

события плейстоцена. Возраст их в Европе, по крайней мере, 1–1.5 млн, а не 80 000–200 000 лет. Это касается, прежде всего, бетулярных (связанных с березняками) и высокотравных элементов, входивших в этот комплекс (виды *Pleurospermum austriacum* – *P. uralense*, *Cimicifuga foetida* s. l., но и родство *Aconitum septentrionale* и др., виды рода *Moeringia*). Ныне они входят в Восточной Европе в таежные сукцессионные системы, а часть – и в ценозы собственно южной тайги; в Центральной

Европе – связаны с высотной поясностью (пояса бука и хвойных лесов).

Но сходным образом следует трактовать возраст в Европе части видов, первично связанных с боровыми системами – так называемыми «горными борами» и петрофитно-степными их производными (таковы, например, виды и расы рода *Schivereckia*, и следует упомянуть, что теперь мы знаем и важное местонахождение *Sch. hyperborea* (= *Sch. podolica*) в Вятской земле), но и с луго-степными ценозами (низкогорная *Carex humilis*, криофильно-луго-степные, в Центральной Европе – высокогорные *Carex curvula*, *C. sempervirens*, а также виды рода *Kobresia* и др.). Сходной историей (и близким возрастом) характеризуется пара кедровых сосен (*Pinus cembra*, компонент субальпийских “*Mugetum*” в Альпах, Карпатах, на Балканах и *P. sibirica*, компонент темнохвойной тайги, а в горах Южной Сибири также и компонент субальп). Плиоценом следует расценить и возраст части неоэндемичных видов Урала (особенно – его северной части), например, *Linum boreale* и др.

Н.А. Миняев [1965] полагал, что некоторые высокотравные и бетулярные урало-сибирские элементы могли пережить последние стадии ледниковых покровов даже в рефугиумах на территории Озерного края (по-видимому, трижды эрратической!). Однако подавляющая часть этих элементов нацело отсутствует в наших краях.

2. Совершенно очевидно, что в отношении собственно неморальных элементов флоры всей Европы мы должны принимать существенно больший (миоцен-плиоценовый, т. е. 5–5.5 млн лет, по крайней мере) их возраст хотя бы на части территории Европы. В то же время для подавляющего большинства видов неморального комплекса Северной и Восточной Европы (кроме Урала и южной лесостепи – степи), мы не можем говорить о сколько-нибудь солидном времени их существования здесь. Для Озерного края этот возраст вряд ли больше 10 000–8 500 тыс. лет.

Однако мы знаем, что в восточной части Европы, близ Урала, есть и элементы неморальной флоры, не свойственные остальной Европе, но явно связывающие эти территории с Южной Сибирью (*Gagea granulosa*, *Stellaria bungeana*, *Anemone altaica* и др.). Для *Anemone altaica* достоверно более широкое распространение к юго-западу, до Пензенской области. Это же свойственно и некоторым квазибореальным типам, входящим в Евразии в бетулярный комплекс (например, *Cypripedium macranthon*, *Paeonia anomala* и др.), в неморальные ценозы и березняки (*Cypripedium guttatum*), в таежные темнохвойные и березовые леса (*Corydalis capnoides*). Мы знаем также, что в предгорьях Северного Урала после значительных дизъюнкций появляются также типичные неморальные виды, как *Festuca gigantea*, *Geranium robertianum*, а в предгорьях Среднего и Южного Урала и некоторые собственно европейские неморальные типы после дизъюнкций, и виды неморальные, но в остальной Европе не представленные (например, *Sanicula uralensis* Клеор. = *S. giraldii* auct.). В районах Северного и Среднего Урала эти элементы, как мы с моими учениками, С.А. Овесновым и С.И. Шиловой, предполагали еще в конце 70-х гг., связаны с рефугиумом черневой тайги, существовавшим на Среднем Урале в течение плейстоцена, и с последующим их расселением на север и восток вместе с липой (бывшей ранее подчиненно в этом рефугиуме) [Камелин, Овеснов, Шилова, 1983, 1999]. Ряд неморальных элементов на Южном Урале, а в их числе и *Sanicula uralensis*, следует связывать с более южным рефугиумом собственно неморальной флоры на западных отрогах Южного Урала (и, возможно, по его южной периферии).

3. Неморальные элементы проникали в Озерный край с двух направлений, одновременно функционировавших в атлантическое время – с юго-запада на северо-восток через Белоруссию и Западную Прибалтику и с запада на восток – через южную прибалтийскую полосу Финляндии. Этими же направлениями шла миграция и отнюдь не таежной на наших территориях *Picea abies* (в отличие от таежной урало-сибирской *P. obovata*, ранее достигшей Северной Европы и, видимо, границ Озерного края). Южная волна фиксируется и палеоботаническими данными о распространении в атлантическое время бука до Средней Прибалтики и Белорусского Поозерья, и граба – до юга Псковской области. Скорее с западной волной следует связывать находения ископаемых *Trapa natans* s.l. до Южной Финляндии и Карельского перешейка (Мустамяки = ст. Горьковское). В обоих случаях неморальный комплекс сопровождался характерными более южными боровыми элементами (и, видимо, сукцессионные системы этого времени с участием неморальных лесов соответствовали тому, что мы наблюдаем ныне в западной части Полесья в Белоруссии и на северо-западе Украины, то есть смены дубрав шли через сложные боры).

В полном соответствии со сказанным находится и еще один замечательный факт, вскрытый мною в 90-х гг. XX в. при подготовке курса «Флора Северо-Запада и Севера Европейской России». Это – наличие полосы резко обедненных флор, простирающейся через Среднюю Финляндию, Среднюю Карелию по Онежскую часть Архангельской и центральную часть Вологодской областей, а далее, видимо, через восточную часть Костромской и северо-западную Нижегородской областей. В этой полосе почти не остается неморальных и южно-боровых видов, но не представлены и гипоаркти-

ческие и северотасжские, а особенно различные виды, связанные с горными системами Европы. Но для Северо-Востока Европейской России, начиная от правобережья Северной Двины, как раз характерны на скальных и каменисто-склоновых местобитаниях в долинах рек – комплексы смешанных реликтовых типов, в которых сочетаются и элементы «горных боров» с лиственницей и арктомонтанные (вплоть до *Bartsia alpina*) и уралогенные горные элементы (*Gypsophila uralensis* subsp. *pinegensis* и др.).

И этими фактами подчеркивается молодость флоры Озерного края (и части Прибалтийских стран), но особенно молодость комплекса неморалов южно-боровых типов на этих территориях.

4. В последнее время, приступив к сравнительному анализу неморальных комплексов флоры Центральной и Восточной Европы, я обратил внимание на некоторые, в общем – известные, но объясняемые далеко не полностью факты. Все знают, в частности, что неморальная флора Восточной Европы, по сравнению с Центральной Европой, сильно обеднена. Возьмем, например, обширную территорию центра Европейской России (примерно до 730 000 км<sup>2</sup>) в границах части зоны хвойно-широколиственных лесов, неморальной и лесостепной зон. В неморальный комплекс флоры здесь входят 15 видов деревьев, 15–16 видов кустарников, и примерно 180 видов трав (среди них не более 10 видов папоротников, 10–12 видов орхидных). В составе этого комплекса – нет вечнозеленых деревьев (кроме *Picea abies*) и кустарников, нет вечнозеленых лиан. За счет юго-запада Брянской области и некоторых степных районов Белгородской и Воронежской областей в состав флоры входит еще 10–12 видов, в том числе и граб. Между тем во флоре неморальных лесов Центральной Европы (на территории примерно в 820 000 км<sup>2</sup>) – 42 вида деревьев (не учитывая видов пойменных лесов), 67 видов кустарников (на деле – больше), 9 видов лиан и более 380 видов трав (20 видов папоротников, 23 вида орхидных). Среди них – вечнозеленые деревья *Taxus baccata*, *Abies alba*, *Buxus sempervirens*, *Ilex aquifolium*, вечнозеленые виды родов *Rosa*, *Rubus*, и *Ligustrum vulgare*, *Viburnum lantana*, а также паразитный вечнозеленый кустарник *Loranthus europaeus*, вечнозеленая лиана *Hedera helix*. В составе неморальных трав – замечательные типы *Helleborus* (3 вида), *Ranunculus aconitifolius*, *R. platanifolius*, *Isopyrum thalictroides*, *Corydalis claviculata*, *Parietaria erecta*, *Euphorbia amygdaloides*, *Aruncus sylvester*, *Gentiana asclepiadea*, *Knautia drymeja*, *Melittis melissophyllum*, виды *Prenanthes*, *Aposeris*, *Adenostyles*, *Bupthalmum* – из сложноцветных, не менее 11 лесных видов рода *Galium*, в эфемероидных синузиях – зимней – *Cyclamen purpurascens*,

весенних – виды *Leucojum*, *Galanthus*, *Arum* и др. Все это хорошо известно, частично и сами мы могли ранее ощущать это в Прикарпатских районах Украины, где развит очень интересный фрагмент центрально-европейской флоры. Но, во-первых, масштаб этого обеднения далеко не полностью осознан (ближе всего к его пониманию для территории Украины были Ю.Р. Шеляг-Сосонко и Я.П. Дидух [1978], но все же не на полном материале). И, во-вторых, причины подобного обеднения проанализированы недостаточно.

Конечно, прежде всего, мы связываем это обеднение с тем, что Восточная Европа (особенно ее центр) – страна, в общем, равнинная, а Центральная Европа включает и обширные горные системы – северный и восточный макросклоны Альп, Западные Карпаты (оба макросклона) и много массивов низкогорий – Шварцвальд, Швабский и Франконский Албы, Гарц, Чешский лес, Рудные горы, Судеты, Бескиды, Пеннины и др. Далее, конечно же, площадь собственно неморальных лесов здесь намного больше. Мы знаем и то, что эта территория намного более мягкая по климатическим условиям (большая часть Центральной Европы, кроме высоких гор – территории со среднеянварской температурой выше 0°C). Все это очень важно. Но в то же время известно, что именно в Центральной Европе, как в риссе, так и особенно в вюрме, огромные территории в горах и в низкогорьях были заняты массивными ледниковыми покровами. Для завершающих стадий вюрма именно в Центральной Европе – и в низкогорьях и на равнинах, мы имеем свидетельства мощного развития ископаемых флор с *Dryas octopetala* (которые как раз в Восточной Европе для позднего ледниковья – малохарактерны). Вюрм представляют очень жестким по режиму временем даже в Южных Карпатах и на части Балкан.

Обычно столь богатое развитие неморальной флоры в Центральной Европе объясняют ее сохранением в рефугиумах на южных склонах Альп, в горах Юго-Восточной Европы (на западе Балкан, отчасти – в Бихаре), а также в Венгерской Матре, а на западе – на южных макросклонах Швейцарской Юры. Сохранившаяся там флора в результате очень быстрой экспансии (время после *Dryas*-флор для этой экспансии не более 24 000–20 000 лет) заняла все территории до Южной Швеции, Восточной Пруссии и Западной Белоруссии. Мы видим и ее обеднение к северу и северо-востоку. В связи с этим есть две проблемы: 1) как неморальные леса могли обойти огромные горные массивы и выйти на северные макросклоны? Особенно, в условиях значительного снижения границ хвойных лесов, и ныне хорошо развитых в высотной поясности Альп и Карпат; 2) по каким ландшафтам в этом случае шло распространение неморальных

лесов – по тундрово-лесостепным, по березняково-лиственнично)сосновым или по быстро распротранившимся южно-боровым (с которыми они ныне на равнинах связаны в сукцессионных системах)? И тогда откуда могли распространиться южно-боровые типы? Совершенно ясно, что в столь разных случаях мы должны принимать разные скорости миграционных потоков. Хороших решений, в общем, для этих проблем у центрально-европейских ботаников – нет.

Можно представить также, что в Атлантической Европе вюрм был значительно более теплым временем (особенно, если уже действовал Гольф-стрим, а я полагаю, что так оно и было, даже при наличии Северо-Атлантического моста суши). Тогда основным путем миграции логично полагать путь с Запада. Однако флора Атлантической Европы очень резко отличается от флоры Центральной Европы. Мы знаем, что в Атлантической Европе, даже в горных массивах, например, в Арденах или в Центрально-Французском массиве с его высотами до 1 880 м, нет ни елей, ни европейской пихты и даже *Pinus sylvestris* (она есть только в горах Севера Шотландии). Конечно, бук в Атлантической Европе – обычен, благородный каштан дико рос, видимо, до Парижской округи, дубы – тоже обычны, как и ясень, но многих неморальных лесных трав здесь тоже нет, или они замещаются видами, о которых нельзя сказать, что они могли быть предковыми типами для центрально-европейских видов. Поэтому история неморальной флоры Европы в ее центре – очень сложна.

Есть и еще одна возможность согласовать мощное развитие *Dryas*-флор в Центральной Европе с развитием в ней самой вюрмских рефугиумов неморальной флоры. Тогда надо признать, что *Dryas octopetala* в них – не показатель тундровых или тундрово-лугостепных ландшафтов, но, например, аналог местонахождений *Dryas caucasica*, которые мы наблюдаем в низкогорьях близ г. Кисловодска или в некоторых долинах Внутреннего Дагестана, где можно связать их с комплексом березняков и «горных боров».

Но во всех случаях следует исходить из того, что время расселения неморальных типов в Центральной Европе было более значительным, чем в Восточной, а сценарии расселения – более сложными, и детали их, в сущности, не ясны.

5. Восточная Европа и в вюрме, и в голоцене была более континентальной, но не менее важно было и то, что на южных ее участках могли развиваться и типы юго-восточно-европейские, они же субсредиземноморские, связующие с Балканами, Крымом, Кавказом, причем их экспансиям на север никакие горы не препятствовали. Есть немногочисленные, но важные данные о распространении подобных типов не только в ареале *Acer*

*tataricum*, но и севернее (*Laser trilobum* в Предуралье, например). От строгого объяснения подобных фактов зависит не только понимание различий в истории неморальных флор Восточной и Центральной Европы, но и районирование этой территории (а мы знаем, как по-разному очерчивают границы Центральной Европы на нашей территории многие геоботаники и флористы). Неопределенны и границы собственно Северной Европы (в отличие от Центральной). Пока в районировании всех этих территорий господствует зональный принцип расчленения, но Восточная Европа – это и крупный секторальный выдел, отличный от Центральной Европы, но пока не однозначно отграниченный.

Вышесказанное и определяет собственно необходимость нового синтеза знания о флорах всех крупных выделов Европы, их сравнительного анализа и проработки всех важнейших проблем истории флоры в позднем ледниковьи и голоцене на всем пространстве этого субконтинента.

### Библиографический список

- Камелин Р.В. Азиатские горные элементы во флоре Кавказа // Флора и растительность Алтая: тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 1996. С. 5–22.
- Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1998. 240 с.
- Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири в связи с новыми данными по флоре Пермского Предуралья / Перм. ун-т. Пермь, 1983. 59 с. Деп. в ВИНТИ 21 дек. 1983, № 6907.
- Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1999. 83 с.
- Крашенинников И.М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника. 1937. № 4. С. 16–45.
- Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Сов. ботаника. 1939. № 6–7. С. 67–99.
- Миняев Н.А. Сибирские таежные элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1965. С. 50–92.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дідух Я.П. Східна межа Центральноєвропейської флористичної провінції на території УРСР // Укр. ботан. журн. 1978. Т. 35, № 4. С. 337–343.

**References**

- Kamelin R.V. [Asian mountain elements in the flora of the Caucasus] *Trudy Užno-Sibirskogo botaničeskogo sada* (1996): pp. 5-20. (In Russ.).
- Kamelin R.V. *Materialy po istorii flory Azii (Altajskaja gornaja strana)* [Materials on the history of Asian flora (Altai mountain country)]. Barnaul: Publishing house Alt. University, 1998. 240 p. (In Russ.).
- Kamelin R.V., Ovesnov S.A., Schilova S.I. *Nemoral'nye èlementy vo florach Urala i Sibiri v svjazi s novymi dannymi po flore Permskogo Predural'ja* [Nemoral elements in the floras of the Urals and Siberia in connection with new data on the flora of the Perm region]. Perm, 1983. 59 p. (Deposited in VINITI December 21. 1983, No. 6907). (In Russ.).
- Kamelin R.V., Ovesnov S.A., Schilova S.I. *Nemoral'nye èlementy vo florach Urala i Sibiri* [Nemoral elements in the floras of the Urals and Siberia]. Perm: Publishing house Perm. University press, 1999. 83 p. (In Russ.).
- Krashennikov I.M. [Analysis of relict flora of the southern Urals in connection with the history of vegetation and paleogeography of the Pleistocene]. *Sov. botanika*. No. 4 (1937): pp. 16-45. (In Russ.).
- Krashennikov I.M. [The main ways of development of vegetation of the southern Urals in connection with the paleogeography of Northern Eurasia in the Pleistocene and Holocene]. *Sov. botanika*. No. 6-7 (1939): pp. 67-99. (In Russ.).
- Miniaev N.A. [Siberian taiga elements in the flora of North-West European part of the USSR]. *Arealy rastenij flory SSSR* [Habitats of plants of the USSR flora]. Leningrad, Leningrad. University press, 1965, pp. 50-92. (In Russ.).
- Shelyag-Sosonko Yu.R., Diduch Ya.P. [The Eastern boundary Tsentralnoevropejskie floristic region on the territory of the USSR]. *Ukr. botan. žurn.* V. 35, No. 4 (1978): pp. 337-343. (In Ukr.).

Поступила в редакцию 18.05.2016

**Об авторе**

Камелин Рудольф Владимирович, доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАН, главный научный сотрудник отдела Гербарий высших растений  
ФГБОУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
197376, Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2; opkamelina@mail.ru; (812)3725443

**About the author**

Kamelin Rudolf Vladimirovich, doctor of biology, professor, corresponding member of the RAS, main researcher in the Department of Herbarium of higher plants  
Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. 2, Prof. Popova str., St. Petersburg, Russia, 197376; opkamelina@mail.ru; (812)3725443