

Н. К. РАТИАНИ

ПЛИОЦЕНОВЫЕ И
ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ
ФЛОРЫ
ЗАПАДНОЙ
ГРУЗИИ И
ИХ
СВЯЗИ
С СОВРЕМЕННОЙ
ФЛОРОЙ

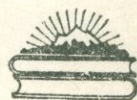


«МЕЦНИЕРЕБА»
1979

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემია
АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

ცენტრალური ბოტანიკური ბაღი
ЦЕНТРАЛЬНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემია
ცენტრალური ბოტანიკური ბაღი
საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემია
ცენტრალური ბოტანიკური ბაღი



ნ. რატიანი

დასავლეთ საქართველოს
კლიოცენური და კლეისტოცენური
ფლორები და მათი კავშირი
თანამედროვე ფლორასთან

„მეცნიერება“
თბილისი
1979

Н. К. РАТИАНИ

ПЛИОЦЕНОВЫЕ И ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ
ФЛОРЫ ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ И ИХ
СВЯЗИ С СОВРЕМЕННОЙ ФЛОРОЙ

0336

«МЕЦНИЕРЕБА»
ТБИЛИСИ
1979



В работе даны результаты ботанико-географического анализа ископаемого материала, накопленного в течение более, чем за 30 лет, что дало возможность отметить основные пути становления и развития флоры, палеоклимата и растительного покрова Западной Грузии в плиоцене и плейстоцене. Для более правильного понимания этих процессов, рассмотрены отдельные этапы развития основных видов флоры, динамика их ареалов, систематические и генетические связи между ними.

На основе подытоживания данных по исследованию плиоценовых и плейстоценовых флор, дается тщательный анализ исторической связи современной флоры и растительности Западной Грузии.

Работа предназначена для палеонтологов и специалистов, изучающих растительный мир Колхиды с неогена до современного периода.

Редактор: чл. кор. АН ГССР А. А. Колаковский

становления и развития современной флоры Западной Грузии, начиная с плиоценового периода.

В работе даны результаты теоретических исследований, которые могут иметь и практическое значение, в частности, в геохронологии и в области интродукции растений.

Материал расположен по геохронологической шкале, а списки растений ископаемых флор для удобства пользования — в алфавитном порядке.

Считаю своим долгом выразить глубокую признательность и сердечную благодарность члену-корреспонденту АН ГССР, доктору биологических наук, профессору А. А. Колаковскому за ценные советы и указания при написании данной работы.

ГЛАВА I

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФЛОР ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ СО СРЕДНЕГО ПЛИОЦЕНА ДО СОВРЕМЕННОГО ПЕРИОДА

Среди многочисленных исследований, посвященных истории флоры и растительности прошлого нашей страны, плиоцен и плейстоцен Зап. Грузии занимают одно из первых мест.

Прекрасно прослеживающиеся слои осадочных пород, содержащие растительные остатки, благоприятствовали широкому разворачиванию палеоботанических работ, в результате которых выявлен ряд богатейших флор указанного периода.

В начальной стадии работы имели более или менее эпизодический характер, основное внимание уделялось сбору и обработке палеоботанического материала, позже и особенно с 50-х годов помимо этого делались попытки ботанико-географического анализа флоры с целью выявления основных этапов ее становления и развития для каждого района.

Среди флор плиоценового и плейстоценового возраста Зап. Грузии киммерийские наиболее изучены как по широте охвата территории, так и по глубине исследования.

Начиная с первых находок растительных остатков Палибиным в Гурии, до наших дней накоплен большой материал по листовым, карпологическим и палинологическим остаткам.

Комплексное изучение киммерийских флор позволило выявить богатый видовой состав древесно-кустарниковых и травянистых растений, в том числе интересные папоротники и мхи. Благодаря применению эпидермального анализа значительно повысилась достоверность определения ископаемого листового материала.

Растительные остатки киммерийского времени известны по всей Западной Грузии.

Н. Д. Мchedlishvili (1963), исследуя киммерийские отложения Абхазии, Мегрелии и Гурии методом спорово-пыльцевого анализа, выделил около 110 компонентов флоры. Характерной чертой этой флоры, особенно среднекиммерийской, является наличие большого разнообразия папоротников (более 30 видов), принадлежащих, главным образом, к семействам, ныне приуроченным к субтропическим и отчасти тропическим странам.

Киммерийскую флору Дуаба (Абхазия) с 1956 г. изучает А. А. Колаковский. Определенные им около 120 видов растений говорят о том, что в киммерии хотя и наблюдается некоторое обеднение флоры по сравнению с понтом, но она все еще содержит такие виды и роды растений, которые ясно указывают на субтропический характер климата в нижней горной зоне.

Для более достоверного определения отпечатков листьев ископаемых растений большое значение имеет изучение их эпидермальной структуры. Это особенно необходимо для тех видов, которые трудно или невозможно отличить по морфологическим признакам.

Метод эпидермального анализа, примененный А. К. Шакрыл (1965) впервые на лавровых дуаба, представленных группой растений с широко выраженной и далеко заходящей конвергенцией, позволил ей более или менее четко разграничить не только отдельные роды, но, что главное, и виды и таким образом значительно уточнить определение ископаемых лавровых дуабской флоры. Продолжавшаяся в этом направлении работа в последующие годы охватывает уже все лавровые третичных флор Абхазии, что внесло большую ясность в запутанную картину их номенклатуры.

Флоры кюяльницкого века исследованы менее подробно. Отложения этого времени хотя и распространены в нескольких местах на территории Зап. Грузии, но флороносные слои в большей мере приурочены к ее южной части, главным образом Гурии, откуда и известны в основном ископаемые как спорово-пыльцевые, так и листовые флоры.

Из Абхазии (г. Гали) для кюяльника приводятся всего лишь 6 видов, описанных вначале А. Г. Эберзиным (1935), а затем П. А. Мchedlishvili.

Значительно подробнее исследованы флоры Гурии. Из данного местонахождения П. А. Мchedlishvili (1954) приводит список примерно 32, в основном листопадных видов.

И. И. Шатилова (1967) приводит для кюяльника Гурии большой список древесно-кустарниковых и травянистых растений. Исходя из анализа флоры, автор допускает значительное ее обеднение по сравнению с киммерием, но в кюяльнике все еще широко были распространены не только теплолюбивые летнозеленые широколиственные, но и некоторые вечнозеленые растения.

Флора гурийского века известна только из Гурии, так как отложения этого времени в других местах Зап. Грузии не встречаются.

Основной родовой состав флоры (около 6 родов) выявлен по спорово-пыльцевым комплексам И. И. Шатиловой (1967), которая указывает на повышение роли мезофильных элементов по сравнению с кюяльником в связи с увеличением количества осадков и отсутствием сезонности в их распределении.

Флоры чаудинского горизонта и сходные с ними верхнеплиоценовые более полно исследованы из Абхазии и Гурии.

Флора верхнего плиоцена, изучавшаяся А. А. Колаковским (1952) на Сухумской горе, представляет собой комплекс в основном ныне живущих видов, характерных в настоящее время для лесов северной Колхиды.

В 1959 г. из того же местонахождения нами был собран дополнительный материал, подтверждающий данные А. А. Колаковского. При этом выявлено обилие во флоре австрийского дуба — *Quercus cerris*, а также наличие вечно-

зеленой геммиксерофильной растительности типа маквиса, чем она в значительной мере отличается от верхнеплиоценовых флор южной Колхиды. В окрестностях г. Сухуми (с. Лечкоп) в том же году нами была обнаружена и изучена еще одна верхнеплиоценовая флора, близкая флоре Сухумской горы.

Флоры из чаудинского горизонта Гурии исследовались в разное время как по листовым отпечаткам, так и по спорово-пыльцевым комплексам. Впервые растительные остатки из Чауды описаны Э. Н. Кара-Мурза (1941). Среди коллекции, представленной преимущественно листопадными видами, автор отмечает обилие отпечатков листьев и плодов бука восточного, что послужило предположением о его ведущей роли в лесной растительности того времени.

Позже эти же слои были исследованы К. И. Чочиевой (1965), которая установила более 50 компонентов флоры, из которых около 40 видов она описала впервые для чаудинского горизонта. Из этой же флоры А. Л. и И. И. Абрамовыми определено 17 видов мхов.

Основываясь на флористическом анализе чаудинского горизонта, К. И. Чочиева отмечает его большое флористическое богатство по сравнению с современной колхидской флорой.

Палинологическое изучение чаудинской флоры в последнее время было предпринято И. И. Шатиловой (1966, 1967). Она приводит родовой состав этой флоры и в зависимости от участия того или иного комплекса выделяет шесть этапов ее развития. В поздне-чаудинское время, по мнению И. И. Шатиловой, растительные группировки носили уже современный характер.

Исследование плейстоценовых флор Абхазии и Гурии показало весьма оригинальный состав слагающих их видов.

Флора Гумисты (Н. К. Ратиани, 1960, 1966, 1970), датированная на основании моллюсковой фауны средним плейстоценом, хотя и содержит современные виды, в основном колхидские, но в ней имеются и другие, до сих пор не известные в верхнеплиоценовых и плейстоценовых флорах

Кавказа, а также в других европейских флорах позже среднеплиоценового времени.

Плейстоценовая травертиновая флора, изученная нами (1964) на территории Верхней Сванетии, представляет интерес как флора высокогорная, включающая виды, свойственные в пределах Кавказа поясу верхней лесной опушки. Состав флоры указывает на преобладание в лесах того времени широколиственных пород, развивающихся в несколько более теплом и влажном климате, чем нынешний климат высокогорной Сванетии.

Травертиновая флора плейстоцена, описанная нами (1967) из Абхазской Сванетии, содержит исключительно ныне живущие виды. Растительность по своему характеру также тождественна современной, что говорит о сходных климатических условиях нижнего плейстоцена с теперешними колхидскими.

Совершенно своеобразный состав флоры выявлен в плейстоцене Гурии. К. И. Чочиевой (1970) установлено обилие остатков растений, среди которых отмечены редкие роды для флор Зап. Грузии, а тем более для четвертичного периода. Эти данные имеют большое значение для более правильного понимания процессов развития плиоценовых флор Зап. Грузии.

Плейстоценовые флоры Зап. Грузии палинологически изучены в основном И. И. Шатиловой (1974). Полученные данные позволили ей отметить наличие в то время хвойных лесов с преобладанием видов из семейства Cupressaceae, Pinaceae, Taxodiaceae, широколиственных, эдификаторами которых были бук и граб, болотистых и приречных лесов.

Наконец, следует упомянуть о голоценовой флоре Абхазии. Отпечатки листьев и палеокарпологический материал, собранные из Гудаутского района (Н. Ратиани, Л. Рухадзе, 1974), отражают картину флоры и растительности недавнего времени, когда низменные районы Абхазии были еще богаты первобытными лесами, исчезновение которых связано уже с деятельностью человека.

Таким образом, если в дореволюционный период палеоботанические исследования носили эпизодический характер,

велись отдельными учеными, которым удалось собрать только небольшие коллекции и определить около ста видов, то после установления Советской власти эти работы ведутся уже планомерно, большой группой ученых. В результате накопился огромный фактический материал, что позволило установить существование в Зап. Грузии со среднего плиоцена по голоцен около 500 видов растений, среди которых более 100 — новые. Кроме того, множество растительных остатков определено только до рода, из которых также немало новых для этого периода.

История изучения плиоценовых и плейстоценовых флор Зап. Грузии с начала XX столетия показала, что за это время проделана огромная работа по выявлению и исследованию многочисленных флор на указанной территории. Тем не менее, богатство и разнообразие их далеко еще не исчерпаны, и дальнейшие исследования откроют немало новых ярких страниц в палеоботанической летописи.

ГЛАВА II

КРАТКИЙ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЕРХНЕМИОЦЕНОВЫХ И НИЖНЕПЛИОЦЕНОВЫХ ФЛОР И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАП. ГРУЗИИ

Процесс становления флоры каждого последующего периода можно правильно понять лишь только на основании анализа флоры предшествовавших периодов. Поэтому, прежде чем перейти к характеристике среднеплиоценовых флор Зап. Грузии, необходимо рассмотрение верхнемиоценовых и нижнеплиоценовых флор, как наиболее близких к ним. Это тем более целесообразно, что из указанных отложений в настоящее время накоплен огромный фактический материал, анализ в ботанико-географическом аспекте которого позволит отметить основные закономерности развития этих очень богатых и оригинальных флор.

Из миоценовых отложений наиболее интересными являются сарматские, флоры которых известны почти по всей Зап. Грузии. Однако исследование их более полно про-

ведено пока в Абхазии и Гурии, между тем как промежуточные районы — Мегрелия и Имеретия изучены очень слабо. Несмотря на это, имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет выяснить характерные этапы развития этих флор и особенности, отличающих их от других одно-возрастных флор Европы и Кавказа.

Среди других синхронных флор Зап. Грузии сарматские флоры Абхазии наиболее богатые. В результате систематических исследований различных местонахождений в настоящее время на территории Абхазии выявлено около 80 видов, в основном древесно-кустарниковых растений (М. Узнадзе, 1965; А. Колаковский, А. Шакрыл, 1976).

При анализе флор вышеуказанных периодов, мы будем исходить из данных, исследования отпечатков листьев, палинологически же материал будет использован попутно. Для удобства пользования здесь и далее растения приводим в алфавитном порядке:

Папоротники

Woodwardia roessneriana (Ung.) Heer

Голосеменные

<i>Abies</i> sp. cf. <i>A. firma</i> Sieb. et Zucc.	<i>Ginkgo occidentalis</i> [Saml.]
<i>Cathaya abchasica</i> Sveshn.	<i>Helia salicornoides</i> Ung.
<i>C. europaea</i> Sveshn.	<i>Libocedrus pliocenica</i> Kink.
<i>Colchidia ambigua</i> Kol.	<i>Pinus irinae</i> Kol. et Schak.
<i>C. angustissima</i> Kol. et Schak.	<i>P. paraeuxina</i> Kol.
<i>Cryptomeria japonica</i> Don. fossilis Sveshn.	<i>Sequoia abietina</i> (Brongn.) Knobl.
<i>Cupressus palaeosempervirens</i> Kol. et Schak.	<i>S. sarmatica</i> Kol. et Schak.
	<i>Thuja barmyschensis</i> Kol. et Schak.

Покрытосеменные

- | | |
|---|--|
| <p><i>Acer integerrimum</i> (Viv.) Mas-
sal.</p> <p><i>Apocynophyllum apocynophyl-
lum</i> (Web.) Wld.(1)*</p> <p><i>Arbutus elegans</i> Kol. f. <i>andrach-
ne</i></p> <p><i>A. guriense</i> Usn.</p> <p><i>Berchemia cuspidata</i> Kol.</p> <p><i>Betula subpubescens</i> Goep.(1)</p> <p><i>Carpinus</i> cf. <i>subcordata</i> Nath.</p> <p><i>C.</i> cf. <i>subydonensis</i> Endo</p> <p><i>Carya serrifolia</i> Kr.</p> <p><i>Cassia berenices</i> Ung. (1)</p> <p><i>C. phaseolites</i> Ung. (1)</p> <p><i>Castanopsis abchasica</i> Kol.</p> <p><i>C. furcinervis</i> (Rossm.) Kr. et
Wld.</p> <p><i>Celtis magnifica</i> Kol.</p> <p><i>Cinnamomophyllum lanceola-
tum</i> (Ung.) Kol. (1)</p> <p><i>Cissus sosnowskyi</i> Kol.</p> <p><i>Dalbergia bella</i> Heer (1)</p> <p><i>Fagus attenuata</i> Goep.</p> <p><i>Hedera</i> sp.</p> <p><i>Juglans zaisanica</i> Iljinsk.</p> <p><i>Kadsura irregularinervis</i> Kol.</p> <p><i>Laurophyllum primigenia</i> (Ung)
Kol.</p> | <p><i>Liquidambar euporaea</i> A. Br.</p> <p><i>Mastixia microphylla</i> Kol.</p> <p><i>Myrica lignitum</i> (Ung.) Sap.</p> <p><i>Ostrya atlantides</i> Ung. (1)</p> <p><i>Periploca helenae</i> Kol.</p> <p><i>Phragmitrs oeningensis</i> Heer</p> <p><i>Platanus platanifolia</i> (Ett.)
Knobl.</p> <p><i>Populus balsamoides</i> Goep.</p> <p><i>Pterocarya paradisiaca</i> (Ung.)
Iljinsk.</p> <p><i>Quercus pseudorobur</i> Kov.</p> <p><i>Rapanea kubanensis</i> Pashkov</p> <p><i>Rhus fatalievii</i> Kol.</p> <p><i>Salix varians</i> Goep.</p> <p><i>Sasa kodorica</i> Kol.</p> <p><i>Smilax aspera</i> L. <i>fossilis</i></p> <p><i>S. protolancaefolia</i> Kol.</p> <p><i>Symplocos bzybica</i> Kol.</p> <p><i>S. palaeotheifolia</i> Kol.</p> <p><i>S. simile</i> Kol.</p> <p><i>Ulmus carpinoides</i> Goep.</p> <p><i>U. longifolia</i> Ung.</p> <p><i>Zelkova zelkovifolia</i> (Ung.)
Büzek et Kotl.</p> |
|---|--|

Как бы продолжением сарматских флор является мио-плиоценовая флора с. Джирхва, в которой (Н. К. Ратиани, 1972) установлено 12 видов, принадлежащих, за исключением *Cryptomegia japonica* D op. *fossilis* Sveshn., к покрытосеменным растениям.

* Здесь и далее цифрой обозначены малодостоверные определения.

<i>Camellia abchasica</i> (Kol.) Kol.	<i>Fagus attenuata</i> Goepp.
<i>Carpinus cuspidens</i> (Sap.) Kol.	<i>Ilex falsani</i> Sap. et Mar.
<i>C. cf. subcordata</i> Nath. (1)	<i>Myrica lignitum</i> (Ung.) Sap. f.
<i>Castanopsis furcinervis</i> (Rossm.) Kr. et Wld. (1)	<i>integerimma</i> Kol.
<i>Celtis magnifica</i> Kol.	<i>Periploca helenae</i> Kol.
<i>Cinnamomophyllum cinnamo-</i> <i>meum</i> (Rossm.) Kol. (1)	<i>Populus populina</i> (Brongn.) Kobl. var. <i>acutidentata</i> Rat.

Как видно, наряду с обычными во всех сарматских флорах родами *Sequoia*, *Taxodium*, *Platanus*, *Salix*, *Zelkova* и др. имеется много новых: *Symplocos*, *Mastixia*, *Castanopsis* и некоторые другие. Особо следует отметить наличие новых своеобразных родов хвойных — *Cathaya* и *Colchidia*, изучение эпидермальной структуры которых подтвердило их примитивность и древность. Об этом говорят также данные Чэм и Куан (1958), согласно которым род *Cathaya* — особый род, не являющийся близко родственным какому-либо другому роду сем. *Pinaceae*.

Подавляющее большинство видов флоры — вечнозеленые растения влажносубтропического климата, но довольно много и листопадных влажнотеплоумеренных видов.

Во флоре немало также представителей субксерофильной растительности *Arbutus*, *Celtis* и др., которые были однако не только в сармате Зап. Грузии, а как подтверждают палеоботанические источники, и в других субтропических флорах прошлого. Виды этой группы в то время, надо полагать, могли не иметь столь резко выраженной ксерофильной природы, которая наблюдается сейчас у их потомков.

Во флоре преобладают растения, имеющие связь с нынешней восточноазиатской флорой и в меньшей степени — с североамериканской и средиземноморской. При этом интересно отметить, что восточноазиатские и средиземноморские элементы представлены в основном предгорными и горными видами, в то время, как североамериканские — низменными и болотистыми, характерными для ее атлантической части. Такое сочетание различных географических и экологических элементов указывает не только на многообразие условий существования их на территории Абхазии, но и на наличие

разнообразных растительных формаций, богатых еще древними родами и видами древесно-кустарниковых растений, причем такие как *Castanea*, *Castanopsis*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Symplocos*, *Quercus*, а также различные лавровые, особенно *Cinnamomum* и *Laurophyllum* были, видимо, ведущими в фитоценозах.

Характерной чертой данной флоры является также наличие большого количества новых видов (около 25%) колхидских «эндемиков», по А. А. Колаковскому, которые придают ей исключительную оригинальность и указывают на самобытность процессов видообразования на территории Колхиды в течение длительного периода времени.

Не менее характерно для этой флоры большое разнообразие хвойных (около 12 видов), виды которых в основном являлись растениями влажносубтропического и теплоумеренного климата и занимали, видимо, низменные и предгорные участки, находясь в широколиственных лесах в качестве примесей, а некоторые, возможно, создавали и чистые насаждения.

Восточнее Абхазии, в Мегрелии, сарматские флоры известны только из одного местонахождения — окрестностей с. Чхороцку, откуда из нижнего и среднего сармата М. Д. Узнадзе (1965) приводит небогатую флору, состоящую всего из 27 видов, главным образом древесно-кустарниковых растений с небольшим участием водноболотистых видов. Как отмечает автор, 80% всей коллекции нижнесарматской флоры составляет *Taxodium*, что говорит о существовании болотистых участков с его доминированием.

В сарматских флорах Мегрелии представлены элементы как восточноазиатских, так и американских и средиземноморских без заметного преобладания какого-нибудь из них. Здесь отсутствует ведущая роль вечнозеленых видов влажносубтропического климата, и флора в основном носит влажнотеплоумеренный характер и содержит главным образом листопадные виды предгорных и горных поясов. Однако подобная характеристика далеко не отражает истинной картины развития сарматских флор Мегрелии, вследствие их недостаточной изученности.

Сарматские отложения Рачи и Имеретии почти не затронуты исследованием. Случайные находки растительных остатков, приведенных М. Д. Узнадзе (1965) не определенных даже до вида, содержат роды *Cinnamomum*, *Juglans*, *Laurus*. Однако и этот незначительный материал говорит о том, что флора указанных местностей должна быть очень интересной по своему составу.

Самым южным пунктом существования флоры сарматского века являются районы Гурии, в частности, с. Тхинвали и Орметы (Узнадзе, 1955). Из первого местонахождения описаны нижнесарматские флоры, состоящие из следующих видов:

Покрытосеменные

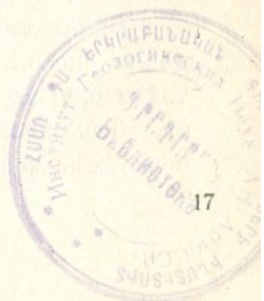
- | | |
|--|--|
| <p>3336
 <i>Acer trilobatum</i> A. Br.
 <i>Alnus</i> sp.
 <i>Berchemia multinervis</i>
 (A. Br.) Heer
 <i>Cassia phaseolites</i> Ung. (1)
 <i>Castanea atavia</i> Ung. (1)
 <i>Cinnamomophyllum cinnamomeum</i> (Rossm.) Kol. (1)
 <i>C. lanceolatum</i> (Ung.) Kol. (1)</p> | <p><i>Fagus</i> sp.
 <i>Laurophyllum primigenia</i> Ung.
 Kol. (1)
 <i>Magnolia diana</i> Ung. (1)
 <i>Phragmites oeningensis</i> Heer
 <i>Pterocarya paradisiaca</i> (Ung.)
 Iljinsk.
 <i>Quercus mediterranea</i> Ung.</p> |
|--|--|

Недалеко от этого места обнаружены другие флоросносные слои (Орметы), датированные средним сарматом. Отсюда собрана богатая коллекция, определение которой показало, что по составу и разнообразию флора Орметы уступает только флорам Абхазии этого же возраста. Вот эти виды:

Папоротники

Polypodium sp.

2. Н. К. Ратиани



Голосеменные

- | | |
|--|--|
| <p><i>Glyptostrobus europaeus</i> (Bron- gn.) Heer</p> | <p><i>Sequoia abietina</i> (Brongn.) Knob. (1)</p> |
|--|--|

Покрытосеменные

- | | |
|--|---|
| <p><i>Arbutus guriense</i> Usn.
 <i>Cassia phaseolites</i> Ung. (1)
 <i>Castanea atavia</i> Ung.
 <i>Cinnamomophyllum cinnamome- um</i> (Rossm.) Kol.
 <i>C. lanceolatum</i> (Ung.) Kol.
 <i>Diospyros lotoides</i> Ung. (1)
 <i>Fagus attenuata</i> Goep.
 <i>Laurophyllum primigenia</i> (Ung.) Kol. (1)
 <i>Laurus lalages</i> Ung.
 <i>Magnolia diana</i> Ung. (1)</p> | <p><i>Nymphaea polyrhiza</i> Sap. (1)
 <i>Populus balsamoides</i> Goep.
 <i>Pterocarya paradisiaca</i> (Ung.) Iljinsk.
 <i>Quercus euboea</i> Palib. (1)
 <i>Q. guriaca</i> Usn. (1)
 <i>Q. mediterranea</i> Un.
 <i>Rhamnus mioalaternus</i> Usn. (1)
 <i>Zelkova zelkovifolia</i> (Ung.) Bü- zek et Kotl.</p> |
|--|---|

Флоры нижнего и среднего сармата Гурни, хотя и вы- глядят беднее флор Абхазии, но по содержанию элемен- тов влажно-субтропического климата, среди которых веду- щее место занимают лавровые, ненамного уступают им. Во флорах подавляющее большинство видов теплоумеренного климата, элементы гемиксерофильной флоры *Arbutus* и др. присутствуют в незначительном количестве так же, как и в других районах Зап. Грузии.

Сарматские флоры Гурни содержат виды, современные эквиваленты которых встречаются в средиземноморской, восточноазиатской и североамериканской флористических областях при преобладании элементов флоры первых двух областей.

Таким образом, благоприятные условия Зап. Грузии, издавна способствовали сохранению и развитию очень бога- той и оригинальной субтропической флоры, которая не име- ет себе аналогов ни в одной синхронной ей кавказской и ев- ропейской флорах.

Однако, несмотря на господствовавший в то время влажно-субтропический климат, флора, как показывает ее состав, не была однородной по всей Зап. Грузии, что, надо полагать, было вызвано существованием поясности климата. Наличие как субтропической, так теплоумеренной и умеренной растительности ясно указывает на такую поясность, хотя, возможно здесь она была менее четко выражена, чем в других районах Зап. Закавказья.

На вертикальную поясность климата Зап. Кавказа В. Г. Гайворицкий (1964) указывает еще с Майкопа, основываясь на наличии годичной слоистости древесины у одних видов и отсутствии ее или слабом выражении — у других. Исходя из этого, автор предполагает, что Зап. Кавказ в то время представлял собой значительные горные сооружения с высотой не менее 2 тыс. м, что способствовало созданию подобного климата.

Дифференциацию климатических условий, связанную с наличием горных сооружений Кавказа, особенно с конца сармата, отмечают Е. Е. Милановский и В. Е. Хаин (1963).

Приведенными выше данными ограничиваются сведения о сарматских флорах Зап. Грузии, богатство и разнообразие которых далеко еще не исчерпаны.

Как бы своеобразным не был путь развития сарматских флор Зап. Грузии, они, естественно, не могли не иметь связи с флорами других районов, взаимное влияние друг на друга которых в зависимости от геологических и физико-географических условий обуславливало общность и в то же время отличие каждой из них.

В этой связи прежде всего небезынтересно, хотя бы вкратце, охарактеризовать сарматские флоры восточных и южных районов Грузии.

Мы не будем приводить здесь подробные списки видового состава этих флор: они даны в других палеоботанических работах (М. Д. Узнадзе, 1965; Л. Т. Челидзе, 1965), отметим только наиболее характерные виды.

Нижнесарматская флора с. Патардзеули (Кახетია) богата по видовому составу, но беднее других флор по родовому разнообразию. Участие во флоре видов влажносуб-

тропического климата очень незначительно. Господствующее положение занимают элементы флоры влажнотеплоумеренного со значительным участием видов теплоумеренного климата типа средиземноморского. Характерно отсутствие хвойных и незначительное содержание вечнозеленых растений, столь хорошо выраженных во флорах районов Зап. Грузии, особенно в Абхазии.

Более богата флора среднего сармата из с. Норно недалеко от Тбилиси. Здесь вечнозеленые виды влажнотропического климата представлены гораздо большим числом, чем в предыдущей флоре, но преобладание узколистных форм, как отмечает М. Д. Узнадзе, накладывает на флору отпечаток аридизации климата.

Несколько непонятно почти полное отсутствие хвойных (в Норно только один вид сосны) в Кахетии, которое нужно приписать, видимо, еще недостаточной изученности ее флоры.

Обе эти флоры содержат в основном виды низменных и предгорных лесов; виды же горных лесных формаций имеются в очень малом числе.

В указанных флорах представлены различные рефугиально географические элементы — от восточноазиатских и средиземноморских до североамериканских, макаронезийских и кавказских, среди которых замечается преобладание первых двух со значительным участием североамериканского элемента.

Из остальных районов Вост. Грузии сарматские флоры приводятся для Карталинской депрессии и окрестностей Мцхета, главным образом по спорово-пыльцевым комплексам, среди которых верхнесарматская флора Мцхеты отличается большим видовым разнообразием. Здесь из 17 видов в основном представлены растения приречных и болотистых местообитаний, состоящие из широко распространенных в третичных флорах Евразии листопадных пород, как *Populus balsamoides* Goerr., *P. populina* (Brongn.) Kobl., *Phragmites oeningensis* Heer, *Typha latissima* A. Br. и др. Более субтропический облик ей придают некоторые лавровые — *Cinnamomophyllum*, *Laurophyllum primigenia* (Ung.) Kol. и *Cassia pha-*

seolites Ung. Другие флоры определены только до рода или семейства, содержат пыльцу хвойных, в основном из сем. Pinaceae, а также Juglandaceae и Fagaceae. По этому ограниченному материалу трудно судить не только о верхнесарматской флоре Карталинской области в целом, но и указанных выше районов. Однако все же здесь замечается некоторое похолодание, но, видимо, без особых изменений количества и распределения осадков.

Оригинальны и своеобразны флоры Годердзской свиты в южной Грузии, среди которых выделяются флоры Годердзского перевала и Вале.

Начиная с исследований И. В. Палибина (1914), годердзская флора изучалась многими палеоботаниками. За это время накоплен большой фактический материал, значительно уточнен ее флористический состав, но возраст флоры пока еще является спорным и окончательно не решенным и по данным различных авторов колеблется от олигоцена до среднего плиоцена. Однако, в последнее время этот вопрос несколько уточнен; М. Д. Узнадзе (1968) указанную флору относит например к верхнему миоцену, а Л. Т. Челидзе (1970) помещает между верхним и нижним плиоценом*.

Годердзская флора захоронена в особых благоприятных условиях на месте произрастания, что обеспечило более полное выявление ее видового состава на ограниченной территории и лучшую сохранность растительных остатков.

Во флоре господствующее положение занимают элементы влажносубтропического леса, из которых выделяются разнообразные лавровые, папоротники, пальмы и др. Но наряду с ними имеются виды растений теплоумеренных (около 25%) и умеренных (около 20%) лесных формаций, хотя все они встречаются значительно реже.

Особенно интересно наличие во флоре растений, описанных А. Л. Тахтаджяном (1963), как *Livistona palibinii* Takht., *Ne-*

* Мы условно принимаем возраст годердзской флоры—верхний миоцен, хотя по флористическому составу считаем ее близкой к плиоценовым флорам Зап. Грузии.

Litsea palaeosericea Takht., а также М. Д. Узнадзе (1949)—
Ficus insignis Ett., *Lindera neglecta* Web., *Litsea dermatophyllo-*
lon Web., которые в других палеофлорах Кавказа не отмечены, а некоторые из них новые вообще для науки.

Бросается в глаза своеобразный видовой состав лавровых, по которому годердзская флора отличается от остальных флор Кавказа, между тем как по другим таксонам она близко стоит к некоторым плиоценовым и в первую очередь к понтической флоре Кодора. Важно отметить большой коэффициент их флористической общности, наблюдаемой во всех различных экологических группах, из которых наиболее интересным является сходство многих родов и видов влажносубтропических лесных флор. Следует отметить также киммерийские флоры Зап. Грузии, которые хотя меньше, чем понтические, но все же по наличию субтропических элементов мало чем уступают годердзской флоре.

Эти данные показывают, что флора типа годердзской была распространена в Зап. Грузии на значительном пространстве в течение большого промежутка времени — от сармата до киммерия и развивалось в сходных климатических условиях.

Другая флора годердзкой свиты — верхнесарматская из окрестностей Вале была описана Л. Т. Челидзе (1965, 1967), которая установила около 60 видов растений, в том числе много новых, неизвестных в других синхронных флорах Грузии: *Adiantum pliocenicum* (Sap. et Mar.) Kol., *Ficus lanceolata* Heer (1), *Hedera meschetica* Dol. et Tshel., *Jambosa teneriaramis* Miq. fossilis, *Laurocerasus pliocenica* (Laur.) Kol. (1), *Paliurus spida-cristi* Mill. fossilis (1) и др.

Эта флора по своему составу и экологическому типу стоит обособленно от других сарматских флор Грузии.

Характерными особенностями флоры являются, как отмечает Л. Т. Челидзе, мелколистность как ксерофильных, так и мезофильных видов; отсутствие таких родов как *Fagus* и *Castanea*, наличие *Alnus* и *Carpinus* только по одному виду. Весьма интересно присутствие остатка веерной пальмы, а также

других редких вымерших растений наряду с современными, большинство из которых и ныне встречаются на Кавказе.

Картина не будет полной, если оставим неясным отношение сарматских флор Зап. Грузии к другим одновозрастным флорам Кавказа и Европы.

Прежде всего следует отметить, что сарматские флоры Кавказа изучены пока еще недостаточно.

В Армении Н. Г. Гохтун (1969) описывает среднесарматскую флору, содержащую 41 вид растений, из которых 30 относятся к покрытосеменным. Характерно отсутствие во флоре папоротников, элементов влажносубтропического леса, за исключением одного-двух видов и незначительное участие вечнозеленых пород. В целом флора носит характер теплоумеренного, но сухого климата, способствовавшего развитию растительности типа современного шибляка.

Верхнесарматская флора горы Катар в Азербайджане имеет меньшее видовое разнообразие (24 вида). Здесь она представлена в основном субтропическими и теплоумеренными видами, развивавшимися в условиях засушливого климата, подтверждением чему служить узколиственность покрытосеменных растений, отмеченная Р. А. Фаталиевым (1964).

В отличие от флоры Армении, во флоре горы Катар имеется несколько видов папоротников и травянистых растений. Такое разнообразие папоротников, связанное, по мнению Р. А. Фаталиева, с расчлененностью рельефа, не отмечено ни в одной сарматской флоре Грузии. Здесь так же, как и в юстальных сарматских флорах Кавказа, голосеменные присутствуют в очень незначительном количестве (2 вида); так же мало видов водной флоры.

Более богата флора Армавира, откуда Е. Ф. Кутузкина (1964) описала около 80 видов, из которых преобладающее большинство — покрытосеменные. По некоторым видам она хотя и обнаруживает сходство с сарматскими флорами Зап. Грузии, но по облику и экологическому типу совершенно отличается от последних. Наличием многих видов с ясно ксерофитной природой эта флора ближе всех стоит к верхнесарматской Вале, хотя по видовому составу пород влажносубтропического леса они довольно различны.

Следовательно, флора Армавира, датированная началом верхнего сармата, отражает влияние гораздо более холодных и засушливых условий, чем какая-либо из сарматских флор Зап. Грузии.

Таким образом, краткий анализ сарматских флор районов, непосредственно граничащих с Зап. Грузией, показывает, что несмотря на сходство их флористического состава, они значительно отличаются друг от друга экологически и фитоценологически, что указывает на существование в то время дифференцированности флоры и растительного покрова, связанной, надо полагать с различными геологическими и палеоклиматическими условиями каждого района страны.

Следовательно, развитие сарматских флор указанных флористических областей шло разными путями. Это особенно наглядно выражено с верхнего сармата. Если во флорах Зап. Закавказья и, в частности, Зап. Грузии в течение всего сармата высокий процент влажносубтропических видов, имеющих связи с восточноазиатской флорой при участии (в некоторых районах значительно) средиземноморской и североамериканской, то флоры Восточного и Южного Закавказья среднего и верхнего сармата носят уже отпечаток ксерофитизации климата с растительностью типично средиземноморского типа. Это положение более четко выражено севернее Зап. Грузии в районах Предкавказья.

Все это свидетельствует о том, что различие климатических условий и геоморфологическое строение указанных областей существовало еще с начала миоцена, постепенно усиливалось в среднем и четко было выражено уже в верхнем его отрезке. Последний период, видимо, был связан с большими горообразовательными процессами Большого и Малого Кавказа, а также Дзирульского массива, где благодаря поднятию Сурамского хребта Большой Кавказ соединился с Антикавказом, и морской пролив, отделяющий эти горные сооружения друг от друга, разделяется на две части — Рионский и Куринский.

Эти грандиозные изменения, повлекшие за собой обособление восточных и южных областей Закавказья от за-

падных, были, надо полагать, причиной столь больших отличий их флоры и растительности в конце миоцена. Предполагаемое похолодание и увеличение сухости в то время, которое хорошо подтверждается на примере этих флор, по-разному отражалось на каждой области. И если в Зап. Грузии эти условия не повлияли на флору и растительность так сильно, как в более восточных, южных и северных районах, то это благодаря большой барьерной роли горных сооружений Большого и Малого Кавказа и умеряющему влиянию морского бассейна на климат.

Из анализа вытекает также, что сарматские флоры Зап. Грузии, в сложении которых участвовали не только элементы восточноазиатской и средиземноморской флор, но и североамериканской, макаронезийской и других областей земного шара, говорит о том, что оно не могло быть результатом инвазии элементов этих флор на территории Зап. Грузии в верхнем миоцене и что сарматская флора здесь представляет собой остаток той флоры, которая процветала еще с палеогена вдоль берегов Тетиса, позже сохранившейся в обедненном виде в отдельных мощных убежищах северного полушария.

Изменение флористического состава в сарматское время на территории Европейской части Союза выступает еще отчетливее. По более полно исследованным флорам нижнего и среднего сармата Амвросиевки, Крынки и Молдавии видно, что они гораздо раньше, чем вышеприведенные флоры, были подвергнуты влиянию неблагоприятных физико-географических условий. Например, сармат Крынки и Амвросиевки отличается полным господством листопадных растений теплоумеренного климата со значительным участием ксерофитизированных видов. Средний сармат Молдавии хотя и содержит больше элементов влажнотеплоумеренного климата, чем две предыдущие, но преобладание тех же флористических комплексов, которые отмечены для Крынки и Амвросиевки, ясно выступают и здесь.

Следовательно, перестройка флоры и растительности, их обеднение и ксерофитизация начались там задолго до сарматского времени. Об этом свидетельствуют также данные

других авторов — исследователей указанных флор (А. Н. Криштофович, 1946; П. И. Дорофеев, 1951).

Примерно такие же изменения наблюдаются в развитии флоры и растительности Зап. Европы. При этом более северные ее районы — Польша (Гливиц, Сосниц), Германия (Нидерлаузиц, Рейдескер Маар) значительно раньше других теряют субтропические элементы, и в сармате флоры принимают уже умеренный облик. Другие страны — Чехословакия (Грассет, Левице) и Венгрия (Сармат Венгрии Андриянского, 1959, 1963) — немного дольше сохраняют виды более древних флор и в верхнем миоцене еще имеют, хотя в незначительном количестве, представителей вечнозеленой флоры. Страны Балканского полуострова и Южной Европы в этом отношении больше, чем другие, напоминают развитие флор Зап. Грузии, ибо в их сарматских флорах еще довольно много элементов субтропического климата, но явно ксерофитного типа.

Н. Пантич (Pantic, 1967), говоря о третичных флорах Югославии, отмечает, что в составе лиственных флор смена на Балканах происходит в более позднее время, чем в остальной Европе. При этом характерной чертой флоры, по его мнению, является более сильный ее ксерофитизм, особенно в верхнем сармате.

Южноевропейские флоры, по П. И. Дорофееву (1965), отличались большой ксерофильностью еще с начала миоцена, а к концу этого периода проявляются более резко.

О засушливости климата и холодных временах года в Центральной Европе в начале сармата говорит и мелколистность видов флоры.

Изменения климатических условий в миоцене отражены и на флоре Японии. По Т. Танаи (Tanai, 1967), в конце миоцена в Японии (флора которой может служить эталоном всей Восточной Азии) происходит наступление листопадных форм к югу совместно с хвойными. При этом флора приобретает современный облик.

Неоген, по Д. В. Сакало (1963), характеризуется в целом наступлением ксерофильной растительности на палеогеновую мезофильную.

В. И. Баранов (1950) также признает снижение температуры в конце миоцена в районах развития флоры полтавского типа исключительно до Грузии, что приводит почти к полному исчезновению вечнозеленых растений.

О похолодании в верхнем сармате отмечает Борисов (1965) и другие исследователи.

Таким образом, изменение флоры и растительности Европы и Кавказа в миоцене происходило, в основном, в связи с похолоданием климата и увеличением сухости и заключалось в смене лесов влажносубтропического типа теплоумеренными.

Этот процесс, начавшийся в одно время, отражался на различных флористических областях Евразии в разные периоды и не в одинаковой мере. Чем южнее были области, тем позже и меньше они испытывали влияние этих неблагоприятных условий.

Но Зап. Грузии в этом отношении выгодно отличается от всех других, где климатические условия способствовали сохранению в сармате не только большинства влажносубтропических, но и более древних и примитивных видов флоры.

Мэотические флоры Зап. Грузии изучены полнее сарматских. В разные годы различными авторами был собран материал по отдельным флорам, в которых установлено 200 с лишним видов древесно-кустарниковых растений при незначительном присутствии травянистых.

Среди других местонахождений территорий Абхазии и Грузии исследованы более полно.

Из Абхазии А. А. Колаковским, Л. П. Рухадзе и А. К. Шакрыл (1970) описаны:

Голосеменные

Helia salicornoides Ung.

Pinus euxina Kol.

Pinus thomasi (Goepf.) Re-

ich.

Покрытосеменные

Alnus angustifolia Kol.

A. subcordata fossilis Kol.

Carya serrifolia Kr.

Carya sp.

Castanopsis furcinervis (Rossm.) Kr. et Wld.	Laurophyllum persoides Kol. et Schak. (1)
Cinnamomophyllum lanceolatum (Ung.) Kol.	Laurus pliocenica (Sap. et Mar.) Kol.
C. marginatum Kol. et Schak.	Magnolia sinuata Kirchh.
Cinnamomum japonicum fossi- lis Kol.	Quercus sp.
Dalbergia rectinervis Ett. (1)	Sapium germanicum Kirchh.
Juglans cinerea fossilis Brongh.	

Среди очень богатых сарматских и плиоценовых (нижних и средних) флор Абхазии, мэотические выглядят значительно беднее, однако и по этому составу можно отметить некоторые характерные их черты.

Представители теплоумеренной флоры отмечены значительным количеством видов. Они составляли ядро флоры, среди которых, как отмечает А. А. Колаковский (l. c.), выделялись исключительно большой обильностью *Alnus*, *Castanopsis*, *Carya*, *Liquidambar* и другие породы со сходной экологией, являющиеся доминантами низовых лесов мезофильного типа, в которых видную роль играли также лавровые и некоторые хвойные.

Хотя по богатству мэотическая флора во многом уступает вышеупомянутой, тем не менее ясно вырисовываются их родственные связи даже по основным эдификаторам. Обилие же некоторых из них — ольхи, карины, каштанопсиса в отдельных флористических комплексах (мэотиса и понта Абхазии) говорит об их большой близости.

Судя по видовому составу, флора мэотиса Абхазии развивалась в условиях влажнотеплоумеренного и отчасти субтропического климата.

До недавнего времени о мэотической флоре Гурии было совсем мало данных. Исследованиями последних лет (Х. Н. Пурцеладзе, Е. А. Цагарели, 1974) Ланчхутского и Махарадзевского районов выявлены очень богатые и разнообразные флоры, в составе которых около 200 видов растений. Более полно представлена флора, изученная Х. Н. Пур-

целадзе палинологически. Она отличается большой оригинальностью.

Эти данные пополняют наши представления о составе флоры на данной территории. Особо надо отметить наличие большого количества папоротников и хвойных, слабо или вовсе не представленных в макрофосилах, а также растений субтропической природы: *Alangium*, *Magnolia*, *Nyssa*, *Parthenocissus*, *Sapindus*, *Symplocos* и др.

Однако, как явствует из данных спорово-пыльцевого анализа, эти и некоторые термофильные растения (в том числе и хвойные) занимали подчиненное положение. Основными же породами были из хвойных — *Abies*, *Cedrus*, *Cryptomeria*, *Pinus*, а из лиственных — *Alnus*, *Carya*, *Fagus*, в меньшей степени — *Quercus*, *Ulmus*, *Zelkova*. Травянистый покров составляли в основном папоротники. Отмечаются также представители из семейства *Chenopodiaceae*, *Compositae*, *Umbeliferae*.

Такое соотношение древесных и травянистых растений, во многих случаях совершенно различной экологической природы, позволяет отметить наличие резко выраженной поясности климата и растительности.

Хотя спектр показывает преобладающую роль теплоумеренных и умеренных пород над субтропическими, тем не менее присутствие последних в таком разнообразии не может не свидетельствовать о том, что их роль была тоже значительной.

Не менее богата листовая флора Гурии, исследованная Е. А. Цагарели. Даем неполный список флоры:

<i>Arbutus guriense</i> Usn.	<i>Juglans acuminata</i> A. Br.
<i>Aristolochia colchica</i> Kol.	<i>Laurus pliocenica</i> (Sap. et Mar.) Kol.
<i>Berchemia multinervis</i> (A. Br.) Heer	<i>Lindera antiqua</i> (Heer) Lamotte
<i>Carya denticulata</i> (Veb.) Iljinsk	<i>Liquidambar europaea</i> A. Br.
<i>Castanea atavia</i> Ung.	<i>Litsea japonica</i> Kol.
<i>Cinnamomum lanceolatum</i> Heer	<i>Quercus cerris</i> L. fossilis
<i>Daphne kimmerica</i> Kol.	<i>Q. neriifolia</i> A. Br.
<i>Ilex falsani</i> Sap. et Mar.	

Magnolia euxina Palib.
Nyssa longifolia Us., et
Tsag.
Persea indica Spr.
Pistacia miocenica Roem.
Pyracantha coccinea Roem.

Sapindus falcifolius A. Br.
Schefflera colchica Kol.
Schizandra grossheimii Kol.
Sophora europae Ung.
Styrax pseudoofficinale Baik.

По сравнению с другими мэотическими флорами Зап. Грузии здесь наблюдается некоторое увеличение видов ксерофильной природы. Вместе с тем наиболее широко представлены вечнозеленые растения из семейства лавровых, которые наряду с *Pinus*, *Quercus*, *Fagus*, *Juglans*, *Cryptomeria*, как отмечает автор, преобладают по количеству отпечатков.

Следует отметить также и то, что как бы ни были ограничены представители лавровых в своем распространении, такое обилие их, наряду с другими субтропическими видами, показывает, что в мэотисе Зап. Грузии на развитии флоры не отражаются заметные климатические перемены по сравнению с сарматом.

Мэотические флоры Зап. Грузии, судя по составу и частоте встречаемости слагающих их элементов, представлены видами преимущественно влажного и теплоумеренного климата, отдельные из которых являлись доминантами в ценозах. Однако в этой флоре свое значение не потеряли и термофильные растения, особенно лавровые, которые в более детально исследованных флорах (например, гурийская) еще играют важную роль. Во флоре замечается также увеличение количества видов горных лесов по сравнению с сарматом. Все это указывает на возможное изменение климатических условий мэотиса в сторону некоторого похолодания, но не увеличения сухости, так как флора не отличается каким-либо значительным участием ксерофитных элементов. Возможно, что дальнейшие исследования покажут возрастание их роли во флорах в связи с тем, что после интенсивных горообразовательных процессов мэотическое время Кавказ соединился с южной сушей и виды

ксерофильной природы могли получить возможность заселения его территории.

Основной состав мэотической флоры представлены видами широко встречающимися в миоцене, в частности, в сармате Зап. Грузии, что указывает на большую преемственность этих двух флор. Немало также и новых видов, среди которых особенно интересно присутствие папоротников субтропического и отчасти тропического корня и ряда хвойных: *Abies cf. sphenalonia*, *Cupressus sempervires*, *Thuja occidentalis* и др., обнаруживающих более близкую связь с современными видами.

Не менее разнообразным, чем в сармате, был, видимо, и растительный покров мэотиса, представленный как болотистыми и приречными, так и предгорными, горными и, возможно даже высокогорными типами, которые отличались, подобно флорам более раннего периода, значительным преобладанием восточноазиатского и отчасти средиземноморского элементов.

Несмотря на то, что флоры мэотического возраста известны из немногих мест Кавказа и Европы, все же не будет лишним выявить их взаимоотношение с флорами Зап. Грузии.

В первую очередь следует отметить флору гондербзской свиты из Южной Грузии в районе с. Кисатиби, откуда установлено около 20 компонентов флоры.

Характерно, что за исключением одного сомнительного *Cinnamomum* sp., флора не содержит ни одного представителя вечнозеленой субтропической флоры; она в основном представлена видами горных лесов теплоумеренных и умеренных областей при большем, чем в Зап. Грузии, участии ксерофильных элементов.

Мэотические флоры Европейской части Союза, приведенные в основном из Одессы и вообще юга Украины, показывают, что в то время господствовали виды с широким распространением: *Alnus kefersteini*, *Carpinus grandis*, *Populus populina*, *Salix varians*, между тем, как основные лесообразующие породы сарматского века исчезают и, согласно Н. Н. Вороновой

(1951), появляются виды, близкие или тождественные современным. Поэтому эти флоры больше сходны с современной, чем с сарматской флорой и, несмотря на наличие некоторых теплоумеренных видов, как *Carya denticulata*, *Juglans zaisanica*, *Vitis praevinifera* и др., в целом являются умеренного типа.

Таким образом, в мэотисе Украины происходит дальнейшее обеднение флоры, при котором виды субтропического климата исчезают совершенно.

В странах Зап. Европы древние элементы сохраняются дольше. Так, например, в Румынии, по Живулеску (Giulescu, 1962), еще имеется довольно большое количество видов рода лавровых. Однако в верхний паном Венгрии (г. Матра), по Надь (Nagy, 1958), носит уже современный характер, но с преобладанием видов влажнотеплоумеренного климата, среди которых помимо элементов восточноазиатских, североамериканских и средиземноморских флор немало и местных.

Таким образом, на примере флор мэотиса также видно более близкое сходство флор Зап. Грузии с южными районами Зап. Европы, нежели юга Европейской части Союза. Это еще раз указывает на благотворное влияние горных сооружений альпийской складчатости Кавказа и Карпат и морских бассейнов мэотиса и панона на флору и растительность указанных областей.

По полноте охвата и глубине изучения понтические флоры Зап. Грузии занимают одно из первых мест. Благодаря систематическому сбору и изучению материалов в течение более чем 20 лет, в настоящее время мы имеем чрезвычайно богатую флору с наиболее полно выявленным и достоверно определенным видовым составом.

Несмотря на то, что отдельные понтические флоры довольно полно охарактеризованы как в ботанико-географическом, так и палеоклиматическом отношениях, вопросы по выявлению некоторых основных закономерностей исторического развития флоры и растительности понтического времени в пределах Зап. Грузии освещены все еще недостаточно.

В Абхазии флоры понтического возраста в разные годы исследованы из двух местонахождений — с мыса Пицунды и восточных районов республики.

Понтические отложения мыса Пицунды и прилегающих районов неоднократно изучались, хотя отмечены, видимо, только наиболее характерные виды флоры.

П. А. Мchedlishvili (1954), исследуя понтические отложения с мыса Пицунды, приводит список около 20 видов растений.

А. А. Қолаковским (1962) из тех же местоположений описаны:

Голосеменные

Glybtostrobus europaeus (Brongn.) Heer

Покрытосеменные

<i>Acer integerimium</i> (Viv.) Mas-	<i>Fagus attenuata</i> Goepf.
sal.	<i>Laurohyllum ponticum</i> Kol. et Schak.
<i>Carpinus grandis</i> Ung.	<i>L. pithyusum</i> Kol. et Schak.
<i>Carya serrifolia</i> Kr.	<i>Platanus platanifolium</i> (Ett.) Knobl.
<i>Castanea atavia</i> Ung. (1)	<i>Quercus pseudocastanea</i> Goepf.
<i>Ceanothus tiliaefolius</i> Ung. (1)	<i>Salix varians</i> Goepf.
<i>Cinnamomum japonicum</i> Kol. et Schak.	

Как видно из списка, флористический состав не отличается большим разнообразием, тем не менее можно отметить некоторые ее характерные особенности. Прежде всего следует указать на мезофильный характер флоры, в которой очень незначительное участие принимают ксерофильные элементы, достаточно отчетливо выраженные, например, в понте Кодора. Кроме того, здесь хотя и наблюдается преимущественное развитие видов теплоумеренных и умеренных, но характерными членами флористического комплекса были

и лавровые, которые, по А. А. Колаковскому, довольно обильны во флоре.

Присутствие *Glybtostrobis europaeus* и др. видов, широко известных из более древних флор Кавказа и Европы, говорит в пользу существования в Колхиде очень благоприятных условий для их сохранения до плиоцена.

В том же районе, немного восточнее Пицунды, в ущелье р. Черной Н. М. Рамишвили (1969) проводила палинологические исследования отложений верхнего понта.

Палинологические данные значительно дополняют видовой состав верхнепонтической флоры Пицунды. Впервые отмечаются присутствие папоротников, обильнее представлены хвойные, появляются некоторые виды травянистых растений. Характерно также преобладание умеренных лесных форм над теплоумеренными и почти полное отсутствие субтропических покрытосеменных древесно-кустарниковых растений, что, как показано выше, не наблюдается в листовых флорах.

Такое большое участие растений умеренной флоры мы относим к широкой возможности распространения пыльцы древесных пород, особенно хвойных, благодаря чему виды горные и высокогорные свободно могли попасть в низменные районы. Несколько непонятно отсутствие субтропических элементов, что связано, видимо, с плохой сохранностью их пыльцы, так как в верхнем понте они приведены как П. А. Мchedlishvili, так и А. А. Колаковским.

Из всех понтических флор Зап. Грузии значительно лучше и полнее изучена флора Кодора (Очамчирский район), которая по видовому богатству превосходит не только вышеприведенные, но и большинство евразийских флор того же возраста. Здесь исследованиями А. А. Колаковского (1964) установлено около 180 видов растений, из которых почти половина новые. Ниже приводится неполный список этой уникальной флоры:

Папоротники

Polypodium palaeoserratum Kol. *Salvinia palaeopilosa* Schap.

Голосеменные

- | | |
|---------------------------------------|---------------------------------|
| Ginkgo occidentalis Samyl. | Thuja cf. occidentalis L. (1) |
| Pinus longisquana Kol. | Torreya nucifera Sieb. et Zucc. |
| P. palaeopentaphylla Tanai et
Once | fossilis Kink. |

Покрытосеменные

- | | |
|--|---|
| Alnus angustifolia Kol. | C. furcinervis (Rossm.) Kr. et
Wld. |
| A. cordata fossilis Kol. | Ceanothus abchasicus Kol. (1) |
| A. subcordata fossilis Kol. | C. ebuloides O. Web. |
| Ampelopsis abchastica Kol. | Cedrela sarmatica Kov. |
| Apocynophyllum apocynophyllum
(Web.) Wld. (1) | Ceratonia emarginata A. Br. |
| A. liniarifolium Kol. (1) | Chamaerops humilis L. fossi-
lis |
| Aralia angustifolia Kol. | Cinnamomophyllum cinnamome-
um (Rossm.) Kol. (1) |
| Arbutus elegans Kol. | C. lanceolatum (Ung.) Kol. (1) |
| Aristolochia africanii Kol. | C. marginatum Kol. et Schak. |
| A. colchica Kol. | Cladium mariscus (L.) A. Br.
fossilis |
| Artocarpus kimmerica Kol. (1) | Corylus protocolchica Kol. |
| Berchemia multinervis (A. Br.)
Heer | Cyclobalanopsis kryštofovichii
Kol. |
| Betula subpubescens Gcepp. | Dalbergia bella Heer (1) |
| Boerlagiodendron grandidentatum
Kol. | D. derrisaecarpa Kol. |
| Brassiopsis mirabilis Kol. | Daphne kimmerica Kol. |
| Bumelia minor Ung. (1) | Desmodium maximum (Ung.)
Kol. |
| Buxus sempervirens fossilis
Englh. | Elaeocarpus palaeolanceolatus
Kol. |
| Caesalpinia macrophyloides Kol. | Fagus attenuata Goeppl. |
| Camellia abchastica (Kol.) Kol. | Gymnocladus allemanica Heer |
| Carpinus grandis Ung. | G. meoreatharica Kol. |
| C. pliofauriei Rat. | |
| C. uniserrata (Kol.) Rat. | |
| Castanea pliosativa Kol. | |
| Castanopsis bifurcata Kol. | |

- Halesia kodorica* Kol.
Hovenia dulcis fossilis Kol.
Ilex cassineformis Kol.
I. gracilis Kol.
Juglans colchica (Kol.) Kol.
J. zaisanica Iljinsk.
Laurus nobilis L. *fossilis*
L. pliocenica (Sap. et Mar.) Kol.
Leea vladimirii (Kol.) Kol.
Lindera ovata Kol.
Liquidambar europaea A. Br.
Litsea magnifica Sap.
Magnolia mirabilis Kol.
Myrica lignitum (Ung.) Sap.
Myriophyllum sp.
Myrsine colchica Kol.
Nectandra euxina Kol. (1)
Nyssa europaea Ung.
Oreodaphne heeri Gaud.
O. rhombifolia Kol.
Pasania longifolia Kol. (1)
P. palaeouncinata Kol. (1)
Pentapanax fibriatum Kol.
Persea colchica Kol.
P. pliocenica (Laur.) Kol. (1)
Pithecolobiphyllum abchasicum
Kol. (1)
- Platanus platanifolia* (Ett.)
Knobl.
Populus populina (Brongn.)
Knobl.
Quercus cerrisaecarpa Kol.
Q. kodorica Kol.
Q. microcerrisaecarpa Kol.
Q. neriifolia A. Br.
Q. sosnowskji Kol.
Salix varians Goepp.
Sapindus falcifolius (A. Br.)
Heer
Sasa kodorica Kol.
Schefflera colchica Kol.
S. pontica Kol. (1)
Schisandra grossheimii Kol.
Smilax aspera L. *fossilis*
Sophora miojaponica Hu et
Chaney
Staphylea protocolchica Kol.
Sterculia rarineria Kol.
Symplocos lidiae Kol.
Ternstroemia mocanerifolia (L.)
Faur. *fossilis*
Ulmus carpinoides Goepp.
U. longifolia Ung.
Zelkova zekovifolia (Ung.) Bû
zek et Kotl.

Прежде всего следует отметить, что несмотря на хорошую изученность кодорской флоры, в ней замечается отсутствие некоторых родов более древних сарматских флор Абхазии, как *Cissus*, *Colchidia* и др. Многие роды (в большей части известны только с понта Кодора) представлены иногда другими, вероятно более молодыми видами, часто очень похожими на их современные эквиваленты. Такое отличие сарматских и понтических флор Абхазии помимо их разновозрастности вызвано, нам

кажется, еще малой изученностью как сарматских, так и понтических флор.

Наличие в понте Кодора видов, совершенно различной экологической природы — от прибрежных и низовых до гемиксерофильных и водных, подтверждает существование в то время многообразных экотопов и притом, видимо, на небольшой по площади территории, ибо эта флора дает представление о растительности низменных и предгорных лесов, слабо отражающих флористические комплексы горных поясов и еще меньше — высокогорных районов. Интересно, что некоторые слои, помимо общих, имеют и свои виды, не встречающиеся в других слоях, а также своих доминантов (два-три вида), по отношению к которым остальные отмечаются в виде примеси. Примечательно, что такой характер выделения доминантов сохранился и в настоящее время. Примером могут служить, как отмечает А. А. Колаковский, дубово-грабовые формации Зап. Грузии, которые отличаются от формации понта Кодора наличием более молодых видов. То же самое можно сказать и в отношении дубово-пекановой формации Кодора, аналоги которой ныне встречаются в восточной части Северной Америки. Все это говорит о сходных закономерностях развития фитоценозов.

Вычленение видов эдификаторов, доминантов для каждой лесной формации говорит о довольно сильной дифференциации флоры, что не было так ярко выражено во флорах более ранних геологических периодов. Кроме того, здесь достаточно ясно иллюстрируется превалирующая роль влажнотеплоумеренных элементов и снижение влажносубтропических, хотя последние во флоре Кодора еще принимают значительное участие в создании фитоценозов.

Многие виды кодорской флоры, как уже было отмечено, строго приурочены к определенному флороносному слою. Причины, вызвавшие подобную приуроченность столь разных элементов в географическом и экологическом отношении нам неизвестны. Тем не менее, этот факт заслуживает внимания, поскольку некоторые виды могут оказаться руководящими при датировке осадочных пород в пределах понтического времени.

Это положение хорошо иллюстрируется на примере видов рода *Carpinus*. Из трех видов граба Кодора, два (*C. cuspidens* и *C. pliofauriei*) свойственны пока только этим отложениям.

Следовательно, виды грабов со временем могут явиться руководящими для датировки понтических слоев.

Этот факт примечателен еще и в том отношении, что показывает, как в отдельные отрезки геологического времени не только образовывались серии новых видов, но и становились доминирующими в фитоценозах.

Разнообразие состава кодорской флоры, участие в ней видов, современные эквиваленты которых характеризуются различным распространением и экологией, позволило А. А. Колаковскому выделить несколько групп рефугиально-географических элементов. Содержание того или иного географического элемента в этих группах дает довольно наглядную картину, с одной стороны, о различном участии отдельных видов в сложении флоры и растительности Кодора, а с другой — о роли Колхиды и ее климата в сохранении и развитии большого числа видов влажносубтропического климата до плиоцена.

Для флоры характерно значительное преобладание восточноазиатского географического элемента (43,4%), который отмечается вообще для всех флор Зап. Грузии еще с миоцена. Этот рефугиально-географический элемент, как отмечает А. А. Колаковский, в прошлом очень широко был распространен, но в условиях Колхиды он сохранен дольше и богаче, чем в других районах Кавказа и Зап. Европы.

Особый интерес представляет пантропический и индомалайский элементы, связывающие флору Кодора с типично субтропическими и отчасти тропическими областями, а также макаронезийский, виды которой обильно представлены в кодорской флоре и отражают существование типично субтропической растительности довольно влажного климата.

Средиземноморский географический элемент, хотя и представлен немного беднее, подтверждает наличие в Кодоре кверцетального комплекса.

Североамериканский рефугиально-географический элемент представлен видами как низовых болотистых лесов,

произрастающих ныне в атлантической части Сев. Америки, так и горных, свойственных преимущественно ее тихоокеанской части.

Незначительное участие в флоре Кодора, и то в основном за счет водных форм, принимают также элементы палеарктические и космополитные.

В кодорской понтической флоре выделяются несколько отличающихся друг от друга лесных формаций: низовые, предгорные и отчасти горные. Основными лесообразующими породами в них, надо полагать, были виды, которые являются доминантами флоры и которые представлены в слоях тысячами отпечатков листьев. Для влажно-субтропических лесных флор это будут в основном виды рода *Siphatophyllum*, для влажнотеплоумеренных — листопадные формы, главным образом из сем. *Fagaceae* и *Betulaceae*, а для субсерофильных теплоумеренных такие типично гемиксерофитные виды, как *Alnus elegans*, *Quercus sosnowskii* и *Ceratonia emarginata*. Здесь в основных лесных формациях наблюдается преобладание листопадных видов, а вечнозеленые входили в состав второго яруса или подлеска.

Флора Кодора в своем составе сохранила множество видов и родов, которые в большинстве случаев встречаются ныне в наиболее мощных, довольно значительно друг от друга отдаленных убежищах Евразии и которые вне этих ареалов вымерли на огромной территории Голарктики задолго до плиоценового времени. Колхида здесь хотя и выступает как один из мощных рефугиумов, тем не менее она подобно им до конца не могла сохранить полностью эту роль, что обусловило вымирание многих плиоценовых растений и на ее территории в более поздние геологические периоды.

Большее половины кодорской флоры составляют элементы влажнотеплоумеренных лесных флор, что говорит о господстве подобного типа климата, но наличие во всех, вероятно, не однообразных слоях стратиграфической колонки Кодора элементов влажносубтропической флоры явно подтверждает существование сходного климата в отдельных экологических нишах в течение всего этого периода. Вме-

сте с тем отдельные экотопы служили пристанищем элементов ксерофильной природы, которые, судя по обилию отпечатков, играли немалую роль в создании типичного средиземноморского ландшафта.

Понтические отложения недалеко от Кодора — по р. Моква палинологически были исследованы И. Ш. Рамишвили (1969). Из нижнего и верхнего понта автором были собраны и определены споры и пыльца большого количества видов и родов растений.

Здесь наблюдается значительное увеличение папоротников субтропического и отчасти тропического типа. Весьма интересно также нахождение остатков пальм, араукарий и других субтропических родов, хотя подавляющее большинство их, как отмечает И. Ш. Рамишвили, встречается в отложениях нижнего понта, тогда как в верхнем все больше преобладают растения теплоумеренного и умеренного климата.

В том же районе у сел. Поквеша И. Ш. Рамишвили (1969) было исследовано еще одно местонахождение нижнепонтического возраста. Отсюда автором описаны почти те же роды и виды растений, что и по р. Мокве.

В этой флоре так же как и в предыдущей, значительное участие принимают папоротники и другие виды субтропического климата.

Таким образом, в отличие от других понтических флор Абхазии, изученных главным образом по отпечаткам листьев, палинологическими исследованиями выявлен богатый состав папоротников, принадлежащих к различным семействам субтропического и тропического происхождения. Этот факт получает исключительно важное значение в том отношении, что богатство папоротниками флор последующего киммерийского времени явилось одной из причин характеристики его климата как наиболее благоприятного в плиоцене для развития флоры и придававшей ей «тропический» облик.

Палинологические исследования понтических отложений проведены также в Мегрелии, в Зугдидском и Хобском районах.

Из верхнего понта окрестностей сел. Джуми И. Ш. Рамишвили (1969) приводит около 40 видов и родов растений из папоротниковых, хвойных и особенно покрытосеменных.

Спорово-пыльцевый спектр верхнего понта с. Джуми не только богаче по сравнению с синхронными флорами Абхазии, но и представлен более теплолюбивыми родами и видами. Частота в спектре пыльцы пород низменных и приречных лесов, особенно *Сагуа* говорит о том, что для развития подобной формации всегда были соответствующие условия в понтическое время, как об этом свидетельствуют и другие флоры.

Из того же района у сел. Джихискари И. Ш. Рамишвили (1969) исследованы отложения нижнепонтического возраста, откуда установлены более 30 видов и родов растений, в основном из покрытосеменных.

Спорово-пыльцевый спектр нижнего понта по содержанию различных экологических элементов мало чем отличается от предыдущей флоры. Примерно такая же картина наблюдается при сравнении нижнего и верхнего понта с. Биа (Хобский район) с двумя вышеупомянутыми флорами на территории Мегрелии, что указывает на сходные условия их развития.

Богатая понтическая флора Гурии также в основном изучена по спорово-пыльцевому методу, за исключением отдельных фрагментарных находок листовой флоры.

Исследованиями Н. Д. Мchedlishvili (1963) из верхнего понта р. Ачис-Цхали установлено большое разнообразие древесно-кустарниковых растений с незначительным участием травянистых видов.

По разнообразию видового состава и содержанию элементов влажносубтропического климата эта флора, пожалуй, выглядит богаче других спорово-пыльцевых флор Зап. Грузии, и присутствием таких родов, как *Pandanus* и др. обнаруживает тесную связь с флорами типичных влажносубтропических областей.

Из того же района И. Ш. Рамишвили (1969) приводит две флоры нижнепонтического возраста, которые в основном представлены древесно-кустарниковыми родами растений.

Суммируя все данные по понтической флоре Зап. Грузии, включая и палинологические, можно отметить, что отложения нижнего понта отличаются более богатым и разнообразным флористическим комплексом, в котором еще значительную роль играют вечнозеленые влажносубтропические растения, придавшие в целом флоре субтропические черты. Однако, теплоумеренные и умеренные виды, преобладающие в этой флоре, становятся господствующими в верхнем отрезке понтического века, что особенно хорошо выражено во флоре Пиндиды и ее окрестностей, а также в некоторых флорах в Мегрелии. При этом замечается уменьшение количества субтропических и тропических папоротников, возрастает роль листопадных древесных пород, все больше увеличивается число видов травянистых растений.

Однако это еще вовсе не означает наступления какого-либо переломного момента в развитии флоры и растительности. Представление о верхнепонтических флорах базируется в основном на данных палинологических исследований, которые не всегда отражают истинную картину положения, поскольку, как известно, процент пыльцы древесно-кустарниковых растений в спорово-пыльцевом спектре не всегда соответствует степени участия этих пород в древесостоях. Кроме того, мы уже видели выше, что в листовых флорах виды субтропического происхождения еще не потеряли своего значения и для некоторых являются характерными членами их флористических комплексов.

Вообще надо отметить, что палинологический материал понтических отложений Зап. Грузии довольно разнохарактерный, что в первую очередь, зависит от степени исследования тех или иных местонахождений. Иначе нельзя объяснить отсутствие в некоторых флорах родов и видов, для произрастания которых, судя по экологии близких к ним таксонов, физико-географические условия не должны быть помехой.

Последнее особо замечается, как уже было сказано, на некоторых верхнепонтических флорах, которые в силу недостаточной изученности выглядят гораздо беднее флоры нижнего понта. Но там, где видовой состав выявлен бо-

лес или менее полно, разница между ними уже заметно сглаживается, а в иных случаях флоры верхнепонтических отложений представлены даже богаче.

Это хорошо видно на примере верхнепонтической флоры Ачис-Цхали в Гурии, которая не только превосходит по видовому составу наиболее богатую флору верхнего и нижнего понта Моквы (Абхазия), но содержит такие тропические и субтропические роды, как *Pandanus*, *Schizaea* и др., редко или вовсе не отмеченные в других понтических флорах Зап. Грузии.

Подводя итоги по понтическим флорам в целом по Зап. Грузии, следует отметить, что весь этот отрезок геологического времени был очень благоприятным для развития исключительно богатой и уникальной флоры и растительности, которые создавали многообразные, порой довольно сложные растительные формации: от влажnosубтропических и теплоумеренных — низменных и предгорных районах до умеренных — в горных поясах.

Вместе с тем понтическая флора развивалась преемственно. В ней достаточно полно представлены многие роды и виды более ранних мезотических и сарматских флор, в том числе субтропические и тропические, которые в сложении отдельных растительных формаций понтического возраста (Кодори, Ачис-Цхали) еще принимали значительное участие. Но с другой стороны, в понте налицо преобладание теплоумеренных и отчасти умеренных пород.

Кроме Зап. Грузии, флоры понтического возраста больше почти нигде в Закавказье не встречаются, за исключением очень бедных флор Армении и Нахичевани, по которой трудно дать их характеристику. Можно лишь отметить, что в нижнем плиоцене этих районов, климат был, видимо, субтропическим средиземноморского типа.

Также скудны данные по понтическим флорам из других областей СССР. Как листовой, так и палинологический материал из с. Кировского на Оби, г. Волгограда, Приазовья, Нижнего Дона, Украины, Керченского полуострова и некоторых других показывает господствующее положение травянистых растений и очень незначительное участие древесно-

кустарниковых пород, и то исключительно видов умеренного климата.

Более богатые флоры понтического времени известны из стран Зап. Европы.

Флоры из более северной части этого континента, например, Польши (Szafer, 1938), подтверждают, что они должны развиваться в условиях влажного и теплоумеренного климата, в пределах которого были, видимо, довольно обширные участки сухих местообитаний, способствовавших развитию субксерофильной и ксерофильной растительности, представленной, например, в Кросценко большим видовым разнообразием. Характерно также значительное участие недревесных видов растений. Правда, сохранились несколько видов субтропического происхождения, но их роль уже совершенно незначительна.

Из Центральной и Восточной части Европы — Австрия (Berger, 1955) — Румыния (Givulescu, 1969) и др. флоры понтического возраста не только богаче северных в отношении сохранения большинства представителей флор влажносубтропического климата, но обнаруживают наибольшее сходство (особенно румынские) с флорами Зап. Грузии как по видовому составу, так и экологическому типу. В этих флорах обильнее чем на севере, роды и виды более древних флор, не отмечено столь большое участие ксерофитов, хвойных и травянистых растений. Приведенные Живулеску, из понта Румынии такие характерные для понтической флоры Зап. Грузии, виды, как *Novenia dulcis fossilis* Kol. и особенно *Quercus sosnowskji* Kol. еще больше сближают эти флоры.

Значительную общность с Зап. Грузией проявляют понтические флоры юго-западной Европы, в частности, Франции (Laurent, 1904—1905; Derape, 1928), где сходные тепло- и влаголюбивые элементы миоценовых флор сохранились в большом количестве. Представленная во флорах гемиксерофильная растительность могла существовать в лесах этого типа на наиболее сухих экотопах.

Как видно, понтические флоры Зап. Грузии так же, как и более древние — сарматские и мэотические проявляют известное сходство с флорами южных стран Западной

Европы. Однако, флоры Зап. Грузии отличаются от них как флористически, так и ценотически.

Здесь еще отмечается большое процентное содержание субтропических видов, часть из которых играла существенную роль в растительном покрове. Большое участие они принимали также и в других типах лесов, основными эдификаторами которых были теплоумеренные листопадные виды.

В результате ботанико-географического анализа верхнемиоценовых и нижнеплиоценовых флор Зап. Грузии можно отметить следующее: в течение длительного периода времени от сармата до нижнего плиоцена существенных перемен в физико-географических условиях, вызвавших значительные изменения флор, не наблюдается, тем не менее замечается постепенное обеднение их видового состава, выразившееся в отсутствии в более молодых флорах некоторых древних тропических и субтропических элементов. Наряду с этим по мере продвижения вверх по геохронологической шкале постепенно усиливается дифференциация флоры, которая наиболее отчетливо выступает в мэотисе и понте. Увеличивается процентное соотношение представителей теплоумеренного и отчасти умеренного климата, значение которых как основных ландшафтообразователей в плиоцене огромно и является характерной чертой этой флоры. Наблюдается некоторое увеличение также видов ксерофильной природы. В понте они выражены уже более ясно, но доминирующего значения не имели ни в одной вышерассмотренной флоре. Все эти изменения были связаны с факторами внешней среды, особенно с климатическим режимом, который от сармата к плиоцену менялся постепенно в сторону похолодания и незначительного увеличения сухости.

В этот отрезок времени более резкие изменения флоры наблюдаются в странах Зап. Европы и особенно на территории Союза.

В течение сармата-понта растительный покров был представлен различными формациями и менялся в соответствии с изменениями флористического состава и его основных эдификаторов. Но на протяжении этого огромного периода все

время существовали такие оригинальные формации, как приречные и болотистые леса с преобладанием дуба олеандролистного, платана, ликвидамбора и других; леса предгорные с ксерофитизированными видами дубов, грабами, лавровыми и другими жестколистными видами, а также горные с доминированием бука. В мэотисе и понте появляются такие характерные представители высокогорной растительности как пихта, береза и другие. В растительных ценозах ведущими были, видимо широколиственные породы теплоумеренного климата, но вечнозеленые термофильные виды растений, в особенности лавровые, в их сложении принимали большое участие. Более того, есть основание говорить о существовании вечнозеленой формации лесов из различных видов лавровых, занимавших предгорные участки в приморской зоне. Немалую роль играли в растительном покрове и хвойные-пихты, сосны, криптомерия, саквойя и другие, имевшие в некоторых формациях доминирующее значение (в ранних флорах — более древние виды, в поздних — сходные с современными), входящие в состав широколиственных лесов, а также образующие чистые насаждения как на влажных так и на сухих участках.

Роль травянистого покрова также увеличивается в основном за счет папоротников субтропического и тропического корня и отчасти трав теплоумеренного и умеренного климата, но процентное соотношение их к древесно-кустарниковым, так ясно выступающее в других флорах, в Зап. Грузии еще незначительно.

Таким образом, Зап. Грузия — одна из немногих флористических областей, в которой условия, существующие еще в миоцене, не потеряли своего благоприятного влияния и в понте, в результате чего здесь сохранилось значительное видовое разнообразие субтропических и отчасти тропических элементов, благодаря чему флора этого уголка богаче и оригинальнее многих более древних флор европейского Союза и Зап. Европы.

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ОСНОВНЫХ ВИДОВ
РАСТЕНИЙ СРЕДНЕ- И ВЕРХНЕПЛИОЦЕНОВЫХ
ФЛОР ЗАП. ГРУЗИИ

В составе флоры и сложении растительности с киммерийского века по плейстоцен включительно принимало участие большое количество родов и видов древесно-кустарниковых растений.

Для более правильного понимания процессов формирования и развития этой флоры и растительности необходимо выяснение отдельных этапов развития слагающих их видов, динамики их ареала, систематической и генетической связи между ними.

В этой связи ниже рассматриваются основные виды вышеуказанных флор так же как некоторые другие, не игравшие ландшафтообразующей роли, но придававшие флорам богатство и оригинальность.

Для удобства характеристика видов приводится в пределах родов.

Род *Abies* L.

Появление рода в ископаемом состоянии отмечается с мела, но достоверные остатки приводятся только с начала третичного периода и в основном из областей умеренного и теплоумеренного климата Евразии и Северной Америки. Однако до неогена во флорах представители рода встречаются редко. В мио-плиоцене уже значительно увеличивается и число местонахождений и количество видов.

В восточноазиатских (Япония) и североамериканских флорах отмечены виды, современные эквиваленты которых встречаются ныне там же. В европейских и кавказских флорах при явном доминировании пихт, сходных с современными средиземноморскими, наблюдается присутствие также отдельных видов с восточноазиатскими связями, что доказывается наличием в

Зап. Грузии в мио-плиоцене пихты типа *A. firma* Sieb. et Zucc.

Флоры неогена Зап. Грузии были богаты видами этого рода. Однако плейстоценовый период пережил только один — *A. nordmanniana* (Stev.) Sprach. Но в это время заметно изменяется площадь распространения и данного вида.

A. nordmanniana, определяемый как *A. cf. nordmanniana* произрастал в Зап. Грузии со среднего плиоцена, а с верхнего наличие кавказской пихты уже не вызывает сомнений. Совершенно не исключено также, что среди остатков рода *Abies*, определенных Чигуряевой (1951) из майкопской свиты Кавказа, не было родственных или даже предковых *A. nordmanniana* форм.

Знакомство с современным распространением *A. nordmanniana* с учетом палеоботанических данных последних лет тоже не говорит о молодости вида.

Как известно, предположение о миграции кавказской пихты на Кавказе с конца плиоцена раньше (Малеев, 1941) строилось на данных ее современного состояния и обосновывалось отсутствием у нее своего «хорошо выраженного флористического лица». И действительно, «виды, характерные для той или иной группы типов пихтового леса,—отмечает А. Г. Долуханов (1964),—являются, как правило, верными, в то же время и для всей серии взаимно-корреспондируемых типов различных формаций». Однако ископаемый материал последних лет убедительно показывает, что виды рода *Abies*, в том числе и *A. nordmanniana* существуют давно и пихтовые леса с участием этого вида должны были образовываться не позже верхнего плиоцена. Но если пихтарники за столь продолжительное время почти не имеют специфических для формации растений, то это потому, отмечает А. Г. Долуханов (l. c.), «что *A. nordmanniana* на протяжении своего эволюционного развития произрастала в основном не в монодоминантной формации с господством самой пихты, а в олигодоминантных и быть может полидоминантных лесах. Только этим можно объяснить, что за столь длительную историю становления формаций здесь не выработались свои

оригинальные виды, лучше всего приспособленные к произрастанию именно в пихтовых лесах».

Итак, *A. nordmanniana* — третичный реликт лесов Зап. Грузии, вероятно древнее некоторых представителей современных хвойных *Picea orientalis* и *Pinus sosnowskyi*. В верхнем плиоцене этот вид принимал заметное участие в создании хвойных лесов верхнего горного пояса и только в отдельные периоды конца плиоцена и в плейстоцене спускался в нижние регионы гор. В это время происходило смещение пихтовых лесов так же как и других хвойных с широколиственными, в которых ведущую роль, видимо, играли пихта, ель и бук, что подтверждается массовым присутствием их пыльцы во флорах указанного периода. Все это говорит, надо полагать, о совместном их существовании и образовании лесных формаций с их доминированием с конца плиоцена и в плейстоцене.

В настоящее время *A. nordmanniana* произрастает на Кавказе и в Турции, но основной ареал его находится в Зап. Грузии. Здесь он растет в пределах 1200 (редко 800) — 2200 м н. у. м., создает чистые насаждения в оптимальных условиях произрастания или же растет, как и в прежние геологические периоды, совместно с *Picea orientalis* (L.) Link. и *Fagus orientalis* Lipsky.

Другие, систематические близкие к *A. nordmanniana* виды пихты, которые росли с ним до плейстоцена, ныне произрастают в М. Азии, Греции и Болгарии и занимают горные пояса. Приуроченность почти всех ныне живущих видов *Abies* к горным странам умеренных и отчасти субтропических широт северного полушария является характерной чертой рода, выработанной еще в прошлые геологические периоды. Даже те два специфичные вида *A. sibirica* Ldb. и *A. balsamea* Mill, которые обитают в условиях тайги, более характерны, по А. Г. Долуханову (1964), для ее горной части, чем равнинной.

Род *Cryptomeria* D. Don.

Очень древний, но палеоботанически пока еще недостаточно изученный род. В ископаемых флорах находки криптомерии только за последнее время можно считать достоверно опреде-

ленными. Ранее они в ряде случаев относились к другим родам, чаще к *Sequoia* и *Araucaria* вследствие их большого морфологического сходства или по причине плохой сохранности макро- и микроостатков. Подобные ошибки в настоящее время только отчасти устранены, из-за чего мы не имеем полных сведений о распространении рода в третичное время.

Впервые криптомерия была описана по древесине Стопс (Stops, 1911, цитирую по Свешниковой, 1953) как *Cryptomeropsis Stopes et Fujii* из верхнемеловых отложений Японии. Затем до плиоцена род из Японии больше не приводится, а в плиоцене так же, как и в плейстоцене он фигурирует из очень многих ее районов.

В Европе остатки криптомерии приводятся только в более ранних флорах. Gardner (1883—1886) отмечает присутствие *C. sternbergii* Goepf. в Англии и Ирландии в эоцене. Engelhardt (1925) к этому же виду относит побеги и шишки из эоцена Дармштадта. Поламаров и Петкова (1966) из палеогена Болгарии также указывают на присутствие сходного с *C. sternbergii* вида. В миоценовых флорах пока известны несколько пунктов произрастания криптомерии, но с плиоцена находки ее в Европе уже не обнаружены, хотя она могла произрастать там в это время.

На Кавказе наличие *Cryptomeria* отмечено только в Зап. Грузии и в отличие от Европейских флор здесь она преобладает в более молодых отложениях. Самые ранние остатки криптомерии описаны со среднего миоцена. В мезотисе по эпидермальномu анализу установлено наличие вида, сходного с современной *C. japonica*. В понте, несмотря на достаточно полную его изученность, отмечены только микроостатки, которые определены до рода. В среднем плиоцене выявлены наиболее многочисленные остатки криптомерии, и присутствие близкого современному *C. japonica* вида уже не вызывает сомнения. Во флорах последующих периодов *C. japonica fossilis* отмечается постоянно и в отдельные периоды плиоцена и плейстоцена, судя по обилию пыльцевых зерен, в хвойно-широколиственных лесах являлась основной породой. Этот вид в Зап. Грузии дожива-

ет до среднего плейстоцена и вымирает в верхнем его отрезке, не оставляя потомства.

После плейстоцена *C. japonica* остается только в Японии, то есть там, откуда отмечены самые древние находки ее вероятного предка, и отчасти — в Китае. В этих флористических областях криптомерия произрастает в горах, где образует обширные леса, занимая, например, в Японии наибольшую площадь из всех хвойных пород после некоторых сосен. В пределах ареала она доходит до 1200 м н. у. м., успешно развивается в условиях влажнотеплоумеренного климата (с осадками до 1500 мм и средних температурах +20°C) и является характерным компонентом мезофильных смешанных лесов, образуемых совместно с *Abies*, *Tsuga*, *Acer*, *Carpinus*, *Quercus* и др. В третичное время криптомерия у нас тоже занимала, видимо, средний и отчасти верхний горный пояс, входила в состав хвойно-широколиственных лесов, а, возможно, создавала чистые насаждения.

Род *Ginkgo* L.

Древнейший род голосоменных растений, он отмечен во флорах всей умеренной Евразии с триаса по плиоцен включительно. Весьма характерно при этом, что все виды, описанные в течение этого огромного периода, сближали с ныне живущим видом *C. biloba* L. и, как выяснилось в последнее время, не без основания.

Анализ большого ископаемого материала убедил Самылину (1967) в том, что листья ископаемых видов *Ginkgo* со среднеюрского периода до конца неогена почти невозможно отличить по морфологическим признакам от современного вида, что свидетельствует, безусловно, об исключительной консервативности признаков этих растений.

За время существования *Ginkgo* были описаны свыше десятка его видов, но с верхнего мела и особенно третичного периода становится уже обычным широко известный в литературе *G. adiantoides* (Ung.) Heer, который так сходен с *G. biloba* морфологически, что некоторые авторы (Heer, 1868; Seward, 1919 и др.) склонны были считать их идентичными.

Однако позже Флорин (Florin, 1936, 1937), Мэдлор (Mädler, 1939) и другие на основании изучения анатомического строения листьев *G. adiantoides* пришли к выводу об их неоднородности. Флорин для Зап. Европы выделил несколько отдельных видов.

Остатки *Ginkgo* типа *G. adiantoides* на территории СССР были изучены Самылиной (l. c.), которая также считает, что этот вид соответствует группе видов со сходными морфологическими признаками. В результате исследования эпидермиса большого числа отпечатков Самылина допускает существование в пределах Союза около 10 видов, раннее относимых в основном к *G. occidentalis*.

В Европе *Ginkgo* в лице *G. digitata* (Brongn.) Heer по достоверным данным известны по средней юре (Англия), но палеогеновые и особенно неогеновые виды из этой страны и Кавказа описывались под названием *G. adiantoides*. Но, как выяснилось, третичные виды *Ginkgo*, произрастающие в западной части ареала отличаются от видов, распространенных в восточной части, вследствие чего Самылина определяет отпечатки из миоцена указанных районов как *G. occidentalis* Samyl; в противоположность *G. orientalis* Samyl. из палеогена Дальнего Востока.

Тот же автор из плиоцена Зап. Европы выделяет новый вид *G. florinii* Samyl., описанный ранее Флориным (1937) как *G. adiantoides*.

Таким образом, ныне монотипный род *Ginkgo* в прежние геологические периоды имел несколько видов, каждый из которых, как показывают данные последних лет, соответствовал определенному периоду и определенной флористической области. Большинство из них имело больше сходных, чем отличительных признаков даже по анатомическому строению листьев, ввиду чего провести резкую грань между ними очень затруднительно. Это сходство проявляется особенно ярко как среди молодых европейских и кавказских видов *G. occidentalis* и *G. florinii*, так и последнего с более древними восточными *G. orientalis* и *G. fragaiana* Samyl.

В течение первой половины третичного периода *Ginkgo* значительно сокращает ареал (преимущественно на востоке) и произрастающие там виды в это время вымирают. Что касается Зап. Европы, то здесь он не только существует значительно дольше, но в плиоцене образует еще один вид — *G. florinii*, который Самылина предполагает как предок современного *G. biloba*.

Кавказ, в том числе и Зап. Грузия, является наиболее южным пунктом распространения *Ginkgo*. Он здесь отмечен с миоцена. Но в то время, как и в плиоцене встречается небольшое количество отпечатков, что также характерно для большинства флор вообще. Позже среднего плиоцена *Ginkgo* пока здесь не обнаружен; нет его и в европейских синхронных флорах. Надо полагать, что в позднем плиоцене вымирают все виды рода кроме одного, который сохранился ныне в небольшом количестве только в Китае.

Род *Thuja* L.

В ископаемых флорах род известен с мелового периода. Описанный в этих отложениях из острова Сахалина *Th. cretacea* (Heer) Newb. — вид единственный и наиболее древний. В палеоцене нет пока данных о наличии рода в Старом Свете, но в Сев. Америке с этого времени по плейстоцен включительно приводится несколько видов из многих местонахождений.

В Европе виды *Thuja* упоминаются с эоцена, хотя встречаются там очень редко. В олигоцене они тоже единичны. Некоторое видовое разнообразие наблюдается в неогене, когда увеличивается и занимаемая им территория. К этому времени относятся и остатки рода из Японии, но также с очень ограниченным числом видов.

В Зап. Грузии самые ранние находки рода обнаружены в верхнем миоцене и до плейстоцена они присутствуют во всех флорах. При этом если в миоцене здесь были виды, близкие к *Th. occidentalis*, то с плиоцена отмечен только он — этот древний вид, описанный еще в эоцене Европы.

Следовательно, род *Thuja* в прошлом, как и в настоящее время, не отличался видовым богатством, но занимал большие

площади суши северного полушария. В этом отношении выделяется *Th. occidentalis fossilis*, который кроме Зап. Грузии и Европы упоминается (Lamotte, 1952) для ископаемых флор Канады и некоторых штатов Сев. Америки и по сравнению с другими имел большее распространение.

В Европе *Th. occidentalis fossilis* позже плиоцена не приводится. В Зап. Грузии он дожил до плейстоцена, но после этого периода вымирают везде, кроме Сев. Америки, где его ареал в настоящее время сохранился в приатлантических штатах. В этой же стране, но в западной части произрастает также близкий к *Th. occidentalis* вид *Th. plicata* Lamb., другие родственные виды отдалены от него на огромное расстояние и небольшими островками распространены в странах Юго-Восточной Азии.

Род *Tsuga* Carr.

Ископаемые находки рода отмечены только в третичных флорах обоих полушарий. Более ранние из них относятся к эоцену Сев. Америки.

В Евразии остатки рода *Tsuga* появляются позже. В олигоцене и в неогене описаны уже несколько видов из многих местонахождений. Характерно, что из более ранних флор обнаружены микроостатки тсуги и в большинстве случаев определены до рода. Макроостатки же их в основном приводятся из молодых плиоценовых и плейстоценовых отложений. Виды, описанные из них, тождественны с ныне живущими или очень близки к ним. Наиболее распространенной в Европе является *T. europaea* (Menz.) Szafer, которая описывается с олигоцена и в некоторых странах (Болгария, Польша) отмечена до плейстоцена.

Для плиоцена Европы приводятся и другие виды тсуги, в том числе *T. diversifolia* (Max.) Mast. *fossilis*, но Шафер (Szafer, 1949) к ним относится недоверчиво и в результате критической обработки устанавливает существование в Европе только двух видов, близких к современным североамериканским *T. canadensis* (L.) Carr. и *T. caroliniana* Engelm., причем последнюю он считает более древним, а *T. canadensis* — поз-

днеплиоценовым потомком *T. europaea*. Интересно, что на родственную связь с североамериканскими видами указывается и для некоторых ископаемых тсуг из Японии. Танаи (Tanai, 1961) миоценовую *T. miocenica* Tanai сравнивает с современной *T. heterophylla* (Raf.) Searg. С другой стороны, он сближает ее также с *T. longibracteata* Cheng. с юга Китая.

На Кавказе *Tsuga* упоминается по пыльце также с олигоцене, но без видового определения, хотя есть указание на сходство остатков с североамериканским видом *T. canadensis*. В миоцене находок сравнительно меньше, но в плиоцене опять увеличиваются, достигая при этом в верхнем его отрезке (в основном Зап. Грузии) наибольшего видового разнообразия. В это время отмечается здесь около 5 видов тсуги, близких, в основном, к североамериканским и отчасти к восточноазиатским видам, которые доживают до среднего плейстоцена.

В плейстоцене как у нас, так и по всей Европе и Сев. Азии происходит массовое вымирание этого рода, и он не оставляет ни одного своего представителя. Третичный ареал, когда виды рода были распространены от Сев. Америки до Юго-Восточной Азии, заходя в Европу почти до 70° с. ш., после плейстоцена получает большой разрыв. Разобщенные виды, в том числе родственные нашим ископаемым, ныне сохранились на небольших площадях в горных районах Китая, Японии, Гималаев и Сев. Америки.

Следует отметить, что в молодых флорах Зап. Грузии наблюдается наибольшее развитие и широкое распространение тсуги в лесах горных поясов.

В верхнем плиоцене и нижнем плейстоцене не только значительно расширились леса с участием или доминированием тсуги, но они заметно спустились в более нижние пояса, что гарантировало попадание в места fossilization растительных макроостатков в виде хвои.

Характерно, что во всех ископаемых флорах плиоцено-плейстоценового периода наличие тсуги отмечено со многими хвойными и широколиственными породами, среди которых преобладают остатки горных и высокогорных видов, в первую очередь ели, пихты и бука.

Надо полагать, что виды тсуги в этих лесных поясах играли большую роль в создании темнохвойных формаций, в которых они, быть может, нередко выступали в качестве эдификатора. Тсуги принимали участие здесь и в широколиственных лесах различных типов (большей частью, видимо, в буковых) подобно тому, как это наблюдается теперь в современных флорах Сев. Америки и Юго-Восточной Азии.

Род *Acer* L.

Род появляется в ископаемом состоянии с мелового периода, наибольшего развития достигает в середине третичного времени, постепенно сокращая ареал к плейстоцену в северных частях Голарктики. Но все же огромное число реликтовых видов рода дошло до наших дней, главным образом в областях сохранения третичной флоры.

Род *Acer* в позднеплиоценовых флорах Зап. Грузии представлен многими видами, среди которых наиболее характерными и часто встречающимися являются представители из секции *Gemata* Pojark., *Gonicarpa* Pojark., *Palmata* Pax., *Rubra* Pax.

Секция *Gemata* в лице *A. pseudoplatanus fossilis* Kol. или близкого к нему вида известна во флорах Евразии с миоцена, что говорит о том, что история *A. pseudoplatanus* начинается с более отдаленных геологических времен, возможно, даже с конца олигоцена. В плиоцене он расселяется более интенсивно. С этого времени достоверно определенные остатки его приводятся и для Кавказа.

Все находки *A. pseudoplatanus fossilis* ясно указывает на то, что даже в период наиболее широкого распространения центральная и в особенности южная Европа и Кавказ явились наиболее благоприятными областями для его развития, доказательством которого служит сосредоточение ископаемых местонахождений вида именно в этих странах.

В плейстоцене не наблюдается каких-нибудь существенных изменений в распространении *A. pseudoplatanus*, за исключением районов Закавказья, в частности юга Армении и Азербайд-

жана, в которых, видимо, вследствие аридизации климата он вымирает.

Очень интересен факт о наличии в миоцене и плиоцене Японии вида, близкого к *A. pseudoplatanus*, описанного как *A. pseudoplatanoides*. Весьма вероятно, что этот вид является потомком предка, широко распространенного в третичное время на обширной территории Голарктики.

Современное положение видов секции *Gemata* и данные по их ископаемым остаткам позволяет отметить, что наиболее древние виды секции — это *A. pseudoplatanus* и *A. velutinum* Boiss. Что касается *A. heldreichii* Orph. и *A. trautvetteri* Medw. (последний известен только в плейстоцене Зап. Грузии. В миоцене же Залеска Czeczettova, 1951 он определен ошибочно), они более молодые, выделившиеся, возможно, от *A. pseudoplatanus* раньше, чем другие его формы и разновидности.

Современная приуроченность всех видов секции *Gemata* к горным местностям находит свое объяснение в прошлом их распространении. Существующие находки плиоценового и плейстоценового периодов сосредоточены главным образом в горных областях Евразии, где они так же как и сейчас, являлись компонентами широколиственных лесов.

Таким образом, *A. pseudoplatanus* как все остальные виды секции *Gemata*, являются реликтами мезофильной третичной лесной флоры. Изменение климатических условий повлекло за собой вымирание многих третичных видов, потомки которых сохранились ныне в изолированных ареалах северного полушария.

Средиземноморские клены, входящие в серию *Monspessulana* Rojak., довольно часто встречаются в третичных флорах Европы. На Кавказе они представлены редко, а в позднем плиоцене Зап. Грузии отмечены всего лишь из трех местонахождений.

Как известно, секция *Goniocarya* объединяет две, близкие между собой серии, — *Opalifolia* и *Monspessulana*, которые, по мнению некоторых авторов (Пояркова, 1933), являются потомками одного общего предка. Обе они ныне занимают Средиземноморскую область. Отдельные их виды имеют узкие разобщенные ареалы в пределах этой же области и обнаруживают

большое сходство между собой. Это сходство еще ярче выступает в пределах серии *Monspessulana*, виды которой (*A. ibericum* M. B., *A. turcomanicum* Pojark., *A. persicum* Pojark.) до недавнего времени считались отдельными формами или географическими расами *A. monspessulanum* L. Поэтому определение остатков этой серии очень трудно, отличить ее виды по листовым отпечаткам почти невозможно.

В свете этих данных нам представляется, что в третичное время *A. monspessulanum* существовал только в виде своего ископаемого аналога *A. pseudomonspessulanum* Ung.* Все остальные современные виды этой серии — продукт последней геологической эпохи, окончательное обособление которых, как видно из сказанного, еще не закончено полностью.

Расширение ареала *A. pseudomonspessulanum* происходит в плиоцене. С этого времени отмечается он и на территории Зап. Грузии, хотя широкого развития у нас, видимо не имел, и несмотря на то, что доходил до плейстоцена, во флорах занимал весьма подчиненное положение.

Примечательно, что секция *Goniocarya* в настоящее время в Восточной Азии, как отмечает Пояркова (1933), „не имеет не только близких видов, но также и серий, с которыми ее можно было бы поставить рядом. Но зато она имеет близкого родственника в Сев. Америке в лице ряда видов, близких *A. saccharum* Mag. (Sec. *Saccharina*), который является замещающим двум средиземноморским рядам — *Opalifolia* и *Monspessulana*. Родство между этими тремя группами столь несомненно, что их следует рассматривать, как дериваты одного общего, очень древнего предка».

В связи с этим очень интересно отметить наличие в миоцене Японии нескольких видов кленов *A. ezuanicum* oishi et Huzioka, *A. florinii* Hu et Chaney, *A. palaeodiobolium* Endo и *A. yoshiokaense* Tanai et Suzuki, являющихся, как отмечают Та-

* Все ископаемые виды серии *Monspessulana* А. Колаковский (в кат. иск. растений. 1973) перевел в *A. pseudomonspessulanum*, восстановив приоритет Унгера, описавшего впервые остатки указанной серии под этим видовым названием.

наи и Сузуки (Tanaï et Suzuki, 1960), близко сходными с североамериканским видом *A. saccharum*.

Эти данные, несомненно, указывают на существование видов, близких к секции *Goniocarpa* и в Восточной Азии, и тем самым расширяют их ареал с охватом всей умеренной Голарктики, по крайней мере до миоцена.

Современный и ископаемый материал по секции *Goniocarpa* показывает, что входящие в нее обе серии начали свое формирование где-то в олигоцене, а, возможно, в эocene. На протяжении мио-плиоцена их развитие шло параллельно в пределах одной Средиземноморской области. Но позже, в четвертичное время бывший сплошной ареал распадается на несколько мелких, в которых формируются новые виды, отличающиеся друг от друга как по морфологическим признакам, так и по экологическим особенностям. Серия *Monspessulana* подвергалась еще большей ксерофитизации, и виды ее являются обитателями открытых склонов и опушек, между тем как виды *Opalifolia*—характерные компоненты горных широколиственных лесов.

Плиоценовые флоры бореальных областей очень бедны представителями секции *Palmata*. Палеоботанические сведения о них исчерпываются несколькими местонахождениями в Евразии.

В ископаемом состоянии *Palmata* в плиоцене известна под разными названиями. Исследователи кавказской флоры придерживаются *Saporta* и ископаемые остатки определяют как *A. polymorphum-pliocenicum* Sap. Японские палеоботаники, а также польские и некоторые французские дают им современное видовое название — *A. palmata* Thunb. Существует также и третье название — *A. nordenskioldi*, как определил его Натгорст (Nathorst, 1883) и который он считал очень близким *A. palmata*.

В последнее время японские палеоботаники Танаи и Оное (Tanaï, Оное, 1961) все ранее описанные *A. palmatum* в Японии признают как синоним *A. nordenskioldi*, Сузуки же (Suzuki, 1961) некоторые *A. nordenskioldi* приводит синонимами описанного им нового мио-плиоценового вида *A. protopalmatum* Suzuki.

Принимая это во внимание, мы считаем все же более правильным оставление для плиоцена только одного видового названия, а именно—*A. polymorphum-pliocenicum*, сохранив при этом приоритет Сапорта, впервые описавшего его еще в 1879 г.

Известно, что предки секции *Palmata*, описанные в литературе как *Paleopalmata*, имели широкий ареал. Судя по карте Пакса (Pax in Engler, 1900), в третичное время *Paleopalmata* была распространена на обширной территории Голарктики, занимая, главным образом, ее южную часть от Тихого до Атлантического океанов, захватывая также юго-западную часть Тихоокеанского побережья Сев. Америки.

Но уже в поздние эпохи третичного периода *Paleopalmata* постоянно изменяет свой ареал. Одновременно с этим начинается процесс ее угасания, и в миоцене она сохраняется лишь в некоторых европейских странах в виде своего потомка *Acer polymorphum-pliocenicum* Sieb. et Zucc.

В плиоценовых флорах Евразии в основном фигурирует *A. polymorphum-pliocenicum*, имеющий, вероятно, преемственную связь с *A. polymorphum-miocenicum*. Таким образом, данный вид в своих предковых формах в Евразии существовал с древних геологических периодов и плиоценовые находки его в Зап. Грузии и других европейских странах являются остатком той субтропической флоры, которая в начале третичного периода была широко распространена по всей южной части Голарктика. ||

Позже, в связи с начавшимся изменением климата к концу плиоцена начинается вымирание вида на большой территории и снижение его роли в растительном покрове. Впоследствии в какой-то период плейстоцена *A. polymorphum-pliocenicum* вымирает почти по всей Голарктике.

Прошное распространение *A. polymorphum-pliocenicum* говорит о его приуроченности в Зап. Грузии к местам предгорным, к условиям теплоумеренного и достаточно влажного климата.

Acer trilobatum A. Br.*, современным эквивалентам которого считают *A. rubrum* L. из секции *Rubra* — один из видов, богато представленных почти во всей Голарктике на протяжении третичного периода.

Первые находки *A. trilobatum* относятся к палеоцену и приурочены к более высоким широтам, доходя в отдельных случаях в палеоцене — эоцене до Северного полярного круга.

В олигоцене замечается довольно резкое сокращение ареала вида, но в миоцене он вновь получает большое распространение в Евразии, особенно в Зап. Европе. В это же время отмечаются его остатки и во флорах Кавказа, достигая наилучшего развития в Зап. Грузии.

После миоцена начинается вымирание вида на северо-западе Европы, где плиоценовые находки западнее Румынии уже не отмечены. Его ареал значительно сокращается также в Зап. Грузии и в более поздние периоды плиоцена сохраняется единично.

Плейстоцен явился периодом угасания *A. trilobatum*, когда на громадном пространстве Голарктики не остается ни одного его представителя, если не считать близкого к нему японского *A. ruscantum* K. Koch. с узким ареалом в центре острова Хонсю.

Плейстоценовое изменение климата заметно отразилось и на американском континенте, где с этого времени сокращается западный ареал вида. Близкие виды сохраняются только в южной части приатлантической Сев. Америки.

Если можно проследить ход развития *A. trilobatum* на территории Европы и Сев. Америки, то по отношению к Азии этого сделать нельзя, ввиду отсутствия достоверных представителей секции *Rubra* или близких к ней видов.

Правда, палеоботанические данные последних лет значительно расширяют ареал *A. trilobatum* в восточном направлении, однако для крайнего востока сведения ограничиваются двумя сомнительными местонахождениями, а на юго-востоке

* Кноблех (1969) считает более правильным название *A. tricuspdatum*, но поскольку новое наименование еще окончательно не признано, мы воздерживаемся от него.

их совершенно нет. Тем не менее, присутствие *A. trilobatum* на юго-востоке Азии не подлежит сомнению и подтверждается наличием там в настоящее время одного вида секции *Rubra* (*A. ruspantum*) и сходством некоторых мио-плиоценовых видов флоры Японии (по Suzuki, 1963 и Miki, 1941) с *A. trilobatum*.

Итак, краткий обзор некоторых видов рода *Acer*, произрастающих с миоцена в Зап. Грузии, показывает, что с начала третичного периода они прошли большой и сложный путь эволюции. Будучи в то время уже вполне сложившимися и обособленными в самостоятельные ветви, они были широко расселены на большой территории. В дальнейшем завоевание площадей проходило более интенсивно, достигая наибольшего распространения в основном в миоцене. За это время шло и выделение новых видов, многие из которых впоследствии получили широкое распространение.

В плиоцене происходит заметное изменение в жизни кленов, что было связано с начавшимся похолоданием климата на севере. Происходит сокращение ареала, снижение роли в растительном покрове одних видов и вымирание других.

Большинство видов упомянутых нами секций рода *Acer* на территории Зап. Грузии отмечается, как видели выше, именно с этого периода. Здесь представлены как более старые виды, давно исчезнувшие на северных широтах, так и новые, но со среднего плиоцена не игравшие уже сколько-нибудь заметную роль.

В плейстоцене происходит безвозвратное вымирание многих видов клена в пределах Евразии, разрыв некогда сплошных ареалов и окончательное формирование новых видов.

Эти процессы совершались и на Кавказе, и если Колхида всегда являлась благоприятным убежищем для многих третичных видов, то по отношению к кленам она как бы утратила эту роль. Правда, сохранение видов всех упомянутых секций здесь обеспечено дольше, иногда до среднего плейстоцена, но удержать многие из них до конца она не могла.

В сохранении потомков описанных нами секций рода *Acer* большую роль сыграли три рефугиума в соответствии с их экологической природой, сходные с таковыми этих областей. Горные и более ксерофитные секции (*Gemata*, *Goniocarpa*) при-

урочены к странам Средиземноморья, а прибрежные и болотистые (*Palmata*, *Rubra*) — к Японии и Сев. Америке. Эти же области явились очагами расселения их в плейстоцене, продолжающемся для некоторых видов и поныне.

Род *Alnus* L.

Один из древнейших родов, который отличался чрезвычайно широким распространением в северном полушарии. Ископаемые остатки ольхи приводятся с мела. В третичном периоде род достигает наибольшего развития и видового разнообразия. Благодаря пластичности и большой приспособленности к различным условиям, некоторые его виды характеризуются весьма длительным периодом существования (как, например, *A. kefersteini* Ung.), а многие мио-плиоценовые сохранились до наших дней, правда с разорванными, но все еще довольно большими ареалами.

В ископаемых флорах Зап. Грузии род был представлен богато. Начиная с миоцена по плейстоцен, здесь отмечено более восьми его видов, среди которых со среднего плиоцена преобладают остатки *A. barbata* CAMey, *fossilis*, *A. glutinosa* (L.) Gaerth. *fossilis*, *A. hoernesii* Stur, *A. subcordata fossilis* Kol.

A. glutinosa — в основном плиоценовый вид, в миоцене он приводится только из Польши так же, как и близкий к нему *A. pseudoglutinosa* Goepf. В плиоцене и плейстоцене *A. glutinosa fossilis* встречается повсеместно в Европе и на Кавказе, единичные находки имеются и на северо-востоке Азии. Следовательно, нынешний ареал вида значительно сокращен на востоке, но немного расширен в пределах Европы, что является, видимо, результатом его расселения в последние геологические периоды.

A. barbata — вид более молодой, известен с верхнего плиоцена и пока только в Зап. Грузии. Возможно в плиоцене и раннем плейстоцене он не занимал больших площадей, и расширение ареала до теперешних границ произошло после указанных периодов.

Как известно, *A. glutinosa* как и *A. barbata* объединены в ряд *Glutinoseae* Goerr. (подсекция *Podostachis* Czerep.), куда входит еще три вида, два из которых — *A. fauriei* L. et Van. и *A. serrulatoides* Callier произрастают в Японии, имея локальный ареал на островах Хонсю и Сикоку, а третий — *A. serrulata* Wild. в Сев. Америке. С. К. Черепанов (1954) *A. fauriei* считает наиболее древним видом подсекции, близким к *A. glutinosa*. С последним он сближает и американский *A. serrulata*, а Ильинская (1964) также *A. kefersteini*, в прошлом с широким ареалом, заходящим, вероятно, и в Зап. Грузию.

Подобные родственные связи видов, ныне с дробными, весьма отдаленными ареалами говорят, вероятно, о происхождении их от одного общего предка, и не исключено, что в качестве такого может явиться древнейший ископаемый *A. kefersteini*.

Все это, а также то, что наиболее древние представители ряда *Glutinoseae* сохранились лишь на востоке Азии (Черепанов, 1954), позволяет предположить существование глубоких связей *A. glutinosa* и родственных ему видов с Юго-Восточной Азией.

Третий вид рода — *A. hoernesii* отмечен с миоцена, но в то время, как и позже, не имел большого распространения; он приводится из Грузии и некоторых стран средней Европы. Однако только в Зап. Грузии существует, по-видимому, до конца плейстоцена. Позже этого времени *A. hoernesii* уже нигде не упоминается, он вымирает повсюду, не оставляя потомства.

Раньше (Stur, 1867 и др.) *A. hoernesii* сближали с современным *A. oblongata* Rgl. Позже *A. glutinosa* принимали эквивалентом *A. hoernesii*. Мы же считаем (Колаковский, Ратиани, 1964), что наиболее близким современным эквивалентом *A. hoernesii* является *A. cordata* Desf. и близкая к ней, весьма полиморфная *A. subcordata* CAMEy.

Четвертый вид — *A. subcordata* известна из немногих местонахождений южной Европы и Кавказа в основном с плиоцена. Миоценовые находки относятся к близкому к ней виду *A. cf. subcordata*. Так же как и предыдущий вид, *A. subcordata fossilis* в плиоцене занимал ограниченный ареал, но сходные с

ней виды раньше были распространены более широко (А. А. Колаковский, 1964).

В Зап. Грузии, как и в других областях распространения, *A. subcordata fossilis* позже верхнего плиоцена уже не приводится, ее ареал смещается немного южнее и ныне занимает небольшую территорию на Кавказе (Ленкорань) и в Иране. *A. subcordata*, по Черепанову (l. c.), является одним из видов секции *Haplostastachis* Czerep. и входит в ряд *Japonicae* Cze-ger., включающий также и другие виды, подавляющее большинство которых произрастает теперь в Евразии и только один в Сев. Америке. Несмотря на это, исходным для всех видов он считает один тип, возникший еще в начале третичного периода в пределах Вост. Азии, то есть там, где в настоящее время сохранились наиболее древние формы секции *Haploxi-lon-A. japonica* Sieb. et Zucc., *A. nitida* Endl., *A. trabeculosa* Hand. Marz.

Разрыв ареала широко распространенного палеогенового предка произошел, по тому же автору, в связи с поднятием горных систем, высыханием среднеазиатских морских бассейнов и установлением там пустынного климата. В разобщенных ареалах начали формироваться самостоятельные виды, которые в конце палеогена, вероятно, были уже достаточно обособленными.

Таким образом, виды рода *Alnus*, характерные для флор Зап. Грузии, со среднеплиоценового периода имели тесную связь с Вост. Азией. Они были распространены у нас довольно широко, но после плейстоцена удержались не все. *A. hoernesii* вымирает совершенно, *A. subcordata* уходит дальше к югу и только *A. barbata* и *A. glutinosa* сохраняются здесь, являясь третичными реликтами лесов Зап. Грузии. *A. glutinosa* — более стойкий вид, поднимается до верхнего горного пояса. *A. barbata* произрастает преимущественно на низменностях, где образует обширные леса.

Род *Arbutus* L.

В ископаемых флорах род отмечен не часто. Как в Старом, так и в Новом Свете он ограничивается несколькими пунктами, имея, вероятно, довольно узкое распространение.

Остатки *Arbutus* в Сев. Америке и в Зап. Европе обнаружены с конца олигоцена и в неогене известно уже несколько видов. На Кавказе он в отложениях древнее верхнего миоцена пока не отмечен. Все находки с этого периода по плиоцен включительно не выходят за пределы Зап. Грузии. Здесь, как и в Европе, наблюдается близость ископаемых видов с ныне живущими средиземноморскими. В плейстоцене виды *Arbutus* на прежних местообитаниях в Зап. Европе нигде не приводится. Суживают свой ареал они и в Зап. Грузии. В это время происходит значительное сокращение площади распространения у некоторых видов. *A. andrachne* L., например, сохраняется только в Вост. Средиземноморье, *A. canariensis* или близкий к нему вид исчезает вообще с территории бывшего распространения и только *A. unedo* остается мало измененным в этом отношении.

В третичных флорах Европы и Зап. Грузии, как видно, были представлены все нынешние виды земляничного дерева Средиземноморья, в более древних отложениях близкие к ним, формы, а в молодых, с верхнего плиоцена — уже тождественные с ними. Очень интересен палеоботанический материал из плиоцена Абхазии. В понте А. А. Колаковским (1964) приводится *A. elegans*, который он сближает с листьями гибридного *A. andrachnoides*, но вместе с тем этот ископаемый вид в популяции имеет листья с признаками и других видов *Arbutus*—*A. andrachne*, *A. unedo* и отчасти—*A. canariensis*. Эти данные говорят о том, что виды современной средиземноморской флоры начали дифференциацию в нижнем плиоцене, но к сожалению, не могут ответить — от какого исходного типа они могли возникнуть, хотя достаточно ясно указывает на то, что ни один из современных видов *Arbutus* не может выступить в подобной роли. Вероятно эти виды имели одну предковую форму, от которой они вычленились все же неодновременно. Принимая во внимание те скудные данные, которыми располагает палеоботаника и систематика растений, восточносредиземноморский *A. andrachne*, нам кажется, немного более поздним производным по сравнению с другими видами.

В течение всего периода существования большинство видов *Arbutus* были, по-видимому, обитателями сухих мест, почему во влажном климате ранних периодов в Зап. Европе и у нас они не имели возможности широкого распространения и, следовательно, заметного участия в лесных фитоценозах. Эти виды, кроме *A. canariensis* и сейчас приурочены к подобным местностям и в Средиземноморье являются даже характерными компонентами маквиса. И в Зап. Грузии, в которой ныне остался один *A. andrachne* в условиях влажного климата произрастает только на отдельных участках с сухими известковыми почвами.

Род *Betula* L.

Betula относится к древнейшим родам покрытосеменных растений, игравших заметную роль в растительном покрове в умеренных областях северного полушария, начиная с мелового периода. В мелу, как и в начале терциера, виды берез были в основном отмечены для более высоких широт. Расширение ареала их произошло, видимо, во второй половине эоцена и в последующие периоды получали значительное распространение, достигая большого видового разнообразия.

Палеоценовые и эоценовые находки берез отмечены из Аляски и Гренландии, в конце эоцена и в олигоцене их довольно много также в северо-западных штатах Америки. С неогена уже заметно уменьшается, как число видов, так и ареал их на севере.

В олигоцене березы отмечаются в средних широтах Евразии с наибольшим количеством местонахождений в северной части Зап. Европы. В мио-плицене ареал берез охватывает уже значительные площади всей Зап. Европы и Азии.

На Кавказе наличие *Betula* впервые также отмечено из олигоцена, но кроме одиночных находок, определенных по макроостаткам до вида (*B. subpubescens* Goerr), она фиксирована в этих отложениях в виде пыльцевых зерен. С миоцена, особенно с верхней его половины, здесь по листьям определены уже несколько видов.

В Зап. Грузии самые ранние находки берез относятся к мэотису Гурии, откуда описана *B. raddeana* Traut. fossilis.

Из плиоценовых отложений *Betula* приводится также в основном по пыльце и только в понте по листьям (*B. subpubescens*). Наконец *B. litwinowii* Doluch. fossilis отмечен из верхнеплиоценовой-нижнеплейстоценовой травертиновой флоры высокогорной Сванетии.

Как в более древних, так и молодых флорах остатки *Betula* встречаются (за некоторым исключением) в виде пыльцы. Как видно, ни раньше, когда субтропический климат предгорных и низменных районов не был подходящим для произрастания берез, ни позже, когда условия уже соответствовали их природе, они почти не спускались в нижние лесные пояса. Береза всегда оставалась обитателем горных и высокогорных районов, расширяя там площади при наиболее благоприятных условиях. Характерно, что таким же распространением отличались и другие высокогорные виды кавказской флоры — *Acer trautvetteri* Medw., виды рода *Sorbus* и др., которые в отложениях низменных районов редки или вовсе отсутствуют.

Имеющийся материал по роду *Betula* пока еще недостаточен для выяснения истории развития ее на Кавказе, но некоторые поправки в суждении отдельных авторов по этому вопросу на основании новейших данных все же можно внести.

Мало вероятно, например, существование *B. megrelica* в Зап. Грузии с понтического века, как об этом указывают П. А. Мчедlishvili и М. В. Цатурова (1967). В достаточно хорошо исследованных флорах плиоцена и плейстоцена она нигде не отмечена, между тем как виды секции *Albae* встречаются довольно часто. Кроме того, нет никакого основания для утверждения миграции ряда видов берез, в том числе *B. litwinowii* на Кавказ в плейстоцене (Васильев, 1951; Малеев, 1940). Наличие *B. litwinowii* также как и других видов секции *Castatae* и *Albae* в позднеплиоценовых и нижнеплейстоценовых флорах Зап. Грузии не подтверждает этого предположения. Оно, наоборот, говорит о распространении этих видов, по меньшей мере, с верхнего плиоцена.

Как известно, современные виды берез широко распространены в северном полушарии от субтропиков до тундр. Виды, входящие в секцию *Castatae*, являются, в основном, обитателями южных горных районов, некоторые заходят и в субтропики.

В этой связи очень интересно наличие в ископаемых флорах Кавказа видов этой секции, которые и поныне произрастают здесь. В мио-плиоценовый период они были представлены и в Зап. Европе, но в плейстоцене произошло вымирание указанной группы там и разрыв их ареала, после чего, кроме Кавказа они остались лишь в Юго-Восточной Азии и Сев. Америке. Этот факт еще раз свидетельствует о древних связях флоры Кавказа с флорами указанных стран.

Род *Buxus* L.

Представители рода встречаются в ископаемых флорах многих стран и приурочены исключительно к Евразии. Весьма беден и видовой состав рода, в котором, начиная с олигоцена, насчитывается всего лишь три вида. Два из них—*B. pliosenica* Sap. et Mar. и *B. sempervirens fossilis* Engelh. имели наибольшее распространение и упоминаются в основном в европейских и кавказских флорах. Третий — *B. protojaponica* Tani et Onoe характерен для Японии.

Как показывают данные, самшит не известен раньше олигоцена и то из одного местонахождения. В миоцене он встречается уже чаще, а в плиоцене получает наиболее широкое распространение в Евразии.

Нам трудно судить о родственных связях почти одинаково древних и наиболее распространенных видов *B. pliosenica* и *B. sempervirens*. Возможно они развивались независимо друг от друга или же, что более вероятно, являются ветвями одного вида, но для доказательств нет еще достаточного материала.

B. pliosenica после продолжительного периода существования в какое-то время плиоцена вымирает, не оставляя, вероятно потомства. К этому же времени или немного позже произошел, видимо, разрыв ареала *B. sempervirens fossilis*, в результате чего в некоторых районах бывшего распространения

(например, в Китае) он вымирает, сохраняясь, в основном, на европейском континенте, в его южных флористических областях.

Отмеченные виды самшита (*V. protojaponica* в виде своего прямого потомка *V. japonica*) за исключением *V. pliocenica*, согласно классификации Пакса (Pax, 1927), объединены в секцию *Eubuxus*, куда входят также около 20 других современных видов. Ареал их очень обширный — от Японии на востоке до Средиземноморской области на западе. Среди этих видов к *V. sempervirens* наиболее близки современные восточноазиатские *V. microphylla* Sieb et Zucc., *V. harlandi* Hance, *V. japonica* Muell. и особенно кавказские *V. colchica* Pojark. и *V. hircana* Pojark, которые до недавнего времени относились к *V. sempervirens*.

Можно допустить, что колхидский и гирканский самшиты являются непосредственными, скорее всего верхнеплиоценовыми потомками вечнозеленого самшита, который, в свою очередь, генетически близок предкам современного японского и китайского видов *Buxus*. Известно, что род *Buxus* в основном тропического происхождения. Некоторые виды секций и ныне произрастают в тропиках Старого и Нового Света. Наши примеры указывают на первичные связи флор Зап. Закавказья с флорами Юго-Восточной Азии, но в более отдаленные периоды эти связи, несомненно, существовали с тропическими областями Индо-Малайской области.

Как прошлый, так и современный ареал *V. sempervirens* и родственных ему видов показывает, что они были и остались растениями влажного теплоумеренного климата, получив широко зональное распространение в южных широтах Голарктики.

Род *Carpinus* L.

Немного найдется таких родов, которые имели столь обширный ареал и принимали значительное участие в создании третичной умеренной флоры в северном полушарии, как *Carpinus*. Самые ранние остатки рода известны из мелового периода Восточной Азии и первым его видом явился *C. grandis* Ung.

В олигоцене *Carpinus* отмечен из очень многих флор Европы, но здесь нет единого мнения о точном возрасте этих отложений, одни принимают их верхнеолигоценовыми, другие — нижнемиоценовыми. Ввиду этого Jentnys-Szaferova (1958) считает более правильным появление несомненных остатков рода *Carpinus* в Европе на границе олигоцена-миоцена. К этому периоду относятся, вероятно, и находки грабов на Кавказе.

С миоцена до плейстоцена включительно здесь описано до 10 видов граба, подавляющее большинство которых приходится на Зап. Грузию. Миоценовые и нижнеплиоценовые виды (*C. colchica* Kol. *C. cuspidens* (Sap.) Kol., *C. grandis* Ung., *C. pliofauriei* Rat., *C. subcordata* Nath., *C. subjedonensis* Konno, *C. uniserrata* (Kol.) Rat.) являются вымершими. Характерно, что они имеют очень большое сходство с грабами Восточной Азии, многие дикорастущие виды которых — непосредственные эквиваленты этих ископаемых.

Иная картина наблюдается в Европе. Анализ третичных грабов Европы, определенных по плодам, дал возможность Ентыс-Шаферовой (1. с.) разделить их на 4 морфологических типа. При этом виды, близкие к восточноазиатскому морфологическому типу, меньше остальных и принимали незначительное участие в сложении флоры.

Из других грабов плиоценовой флоры Зап. Грузии заслуживают внимания *C. betulus* L. *fossilis* и *C. orientalis* Mill. *fossilis*.

C. betulus — плиоценовый вид. Более ранние находки, несмотря на определение их по современному видовому названию, относятся скорее всего к близким формам, из которых миоценовые известны только в немногих местах Зап. Европы. В начале плиоцена эти формы, а позже сам *C. betulus* интенсивно расселяется, и с позднего плиоцена занимает почти всю Европу и Кавказ. В плейстоцене его ареал, видимо, еще больше расширяется, и единичные находки подтверждают, что он заходил довольно далеко на восток. Однако, в какой-то период плейстоцена этот вид вымирает совершенно на большой территории бывшего ареала

C. orientalis мы считаем тоже молодым. Олигоценые находки из Зап. Европы нельзя отнести к данному виду, а миоценовые и некоторые плиоценовые, как видно из источников, являются близкими к нему формами. Остатки *C. orientalis* достоверными нужно считать, вероятно, только со второй половины плиоцена. С этого периода до плейстоцена *C. orientalis fossilis* описан в основном из Кавказа и некоторых, главным образом, южных стран Зап. Европы и, таким образом, имел узкий ареал, приуроченный к южным флористическим областям. В плейстоцене наблюдается незначительное сужение ареала.

Важно отметить, что указанные виды граба имеют связь с некоторыми восточноазиатскими ископаемыми видами. Большое сходство отмечается (Tanai and Suzuki, 1963) миоценового *C. shimizui* Tanai с группой форм *C. orientalis* и в первую очередь с этим последним.

C. orientalis имеет глубокие связи и с современной флорой Юго-Восточной Азии, где в настоящее время произрастает шесть викарных его видов. Близость их к данному виду хорошо показана также на грабах миоцена Молдавии (А. Г. Негру, 1969).

Хотя материала по вышеописанным грабам достаточно много, до сих пор все еще расходятся мнения исследователей об их родоначальниках. По Ентыс-Шаферовой, листья и плоды из миоцена Шосница, описанные Геппертом (Goerpert, 1855), рассматриваются как прототипы *C. betulus*. А. А. Колаковский (1972) предполагает *C. betulus* производным от *C. grandis*, что совпадает с данными Ентыс-Шаферовой. По Кара-Мурза (1941), *C. betulus* имеет тесную связь с третичным *C. heegi* Ett. и допускает его происхождение от последнего. Еще меньше известно о *C. orientalis*.

Вероятно эти два современных вида граба получили начало от различных предков, скорее всего с неогена. В дальнейшем развитие шло параллельно на территории Европы и восточного Средиземноморья, но окончательное формирование видовых признаков произошло, видимо в позднем плиоцене.

В поздние периоды плиоцена происходит также вымирание грабов в Евразии и на Кавказе. Получилась огромная

дизъюнкция ареала рода. Из всех рефугиумов наиболее благоприятной оказалась Юго-восточная Азия, где поныне уцелело большое число видов граба. Видимо, это обстоятельство, а также и то, что там сохранились наиболее древние и примитивные формы, побудило Бергера (Berger, 1953) допустить миграцию грабов в Европу из Юго-Вост. Азии. При этом он полагал две волны: олигоценовую и плиоценовую. Однако в олигоцене, как отмечает А. А. Колаковский (1972) а, на берегах Тетиса, включая и его западную часть, уже имелись почти все фратрии восточноазиатских грабов, которые дали начало современным видам. И если расселение грабов с востока на запад имело место, то не в олигоцене и тем более не в плиоцене, а значительно раньше — в начале третичного периода, хотя вопрос о центре происхождения рода остается открытым.

Современные ареалы *C. betulus* и *C. orientalis* находятся почти в пределах Европы и Кавказа. У первого из них наблюдается значительное сокращение площади распространения по сравнению с плиоценом и плейстоценом.

C. orientalis после плейстоцена также имеет суженый ареал, но только за счет северо-запада Европы, между тем как в южной ее части наблюдается расширение, охватывая кроме того, М. Азию и Иран.

Род *Castanea* Mill.

В ископаемых флорах Евразии каштан встречается довольно обычно, начиная с эоцена, что указывает на существование рода задолго до этого периода. В олигоцене часть видов и площадь их распространения значительно увеличиваются, а в миоцене охватывает уже почти все умеренные и теплоумеренные области северного полушария. В дальнейшем наблюдается уменьшение видового состава и сокращение ареала рода.

На Кавказе каштан приводится с олигоцена. До плиоцена отмечено наличие только одного *C. atavia* Ung., широко распространенного вида по всей Евразии в третичное время. С плиоцена приводится уже очень близкий к современному каш-

тану *C. pliosativa* Kol., который, кроме Зап. Грузии встречается также во флорах некоторых стран Зап. Европы.

Как показывают данные, в Евразии каштан до верхнего плиоцена еще занимал большие площади, но возможного сплошного распространения уже не имел. В верхнем плиоцене и в плейстоцене некоторые виды каштана вымирают, у других происходит сокращение и разрыв ареала и они становятся приуроченными к отдельным убежищам, среди которых наиболее богатые районы Вост. Азии и Сев. Америки. В Средиземноморской области сохранился только *C. sativa* Mill, но с разорванным ареалом. Однако если отсутствие каштана в районах с засушливым климатом — явление закономерное и вполне согласовывается с биологической природой вида, то несколько непонятно вымирание в областях, где климатические условия не могли препятствовать его произрастанию (например, Талыш).

Не совсем ясно также время формирования *C. sativa*. Однако то положение, что в начале плиоцена в Евразии уже произрастали каштаны, имеющие незначительные отличия от современного вида, говорит о том, что обособление его в самостоятельный вид могло произойти после среднего плиоцена, то есть в то время, когда произошло формирование и некоторых ныне лесобразующих в Зап. Грузии пород.

Но независимо от того, когда и от какого предка происходит каштан, можно отметить, что он с самого начала формировался как горный вид теплого и влажного климата субтропического типа. Об этом говорят его приуроченность ныне, как и раньше, в основном, к горным областям и некоторые биологические особенности, например, двухкратное цветение, являющееся остатком ритма развития в прошлом в условиях более мягкого климата, чем современный.

Известно, что виды секции *Eucastanon*, куда входит и *C. sativa* — растения, в основном, Восточной Азии, где и находятся ныне близкие к ней виды. Это, несомненно, указывает на связь предка данного вида с флорой вышеуказанного региона.

В третичном периоде род известен из многих стран Евразии. Самые ранние находки его обнаружены по пыльце с верхнего мела на Юге Дальнего Востока, где по микроостаткам он встречается до плиоцена включительно. Однако в начале третичного периода — в палеоцене-эоцене род большее развитие получает на североамериканском континенте, а в Евразии гораздо позже — в олигоцене, который наряду с миоценом является благоприятным для его широкого расселения. В среднетретичном периоде кария была представлена богато, занимая почти все северное полушарие, заходя далеко за Полярный круг — на Шпицберген, в Ирландию, Гренландию, и др.

Представители *Carua* на Кавказе приводятся с миоцена, в плиоцене отмечается наибольшее видовое разнообразие их, особенно во флорах Зап. Грузии, в которых, помимо широкоизвестного евразийского *C. serrifolia* (Goerr.) Krausel отмечены по пыльце и другие, ныне живущие в Сев. Америке: *C. aquatica* (Michx.) Nutt. fossilis, *C. cordiformis* (Wongh.) K. Koch. fossilis, *C. ovata* (Mill.) K. Koch. fossilis.

C. serrifolia — один из древних и наиболее распространенных видов в Евразии. Здесь она приводится с олигоцена, и находки этого времени так же как и миоценовые, сосредоточены в основном в Центральной Европе. В плиоцене в этих областях еще имеется немного местонахождений, но позже, вероятно, вид вымирает. *C. serrifolia* после плиоцена также не остается ни у нас, ни, видимо, на других территориях третичного ареала.

Из нынеживущих видов *C. serrifolia* ближе всех стоит к *C. illinoensis* (Wangenh.) K. Koch (= *C. pecan*) и *C. aquatica*, распространенных сейчас в низменных лесах Сев. Америки.

C. aquatica описана по пыльце из немногих пунктов Европы и Зап. Грузии только в верхнеплиоценовых и плейстоценовых флорах. Если эти определения верны, то надо думать, что она была в указанных районах раньше и имела большое распространение. В Зап. Грузии *C. aquatica* доживает до позднего

плейстоцена, принимая при этом заметное участие в широколиственных лесах того времени. После этого периода данный вид известен только в Сев. Америке, где имеет наибольшее распространение, главным образом в пойменных дубово-гикориевых лесах.

C. cordiformis — тоже молодой вид, он отмечен только по пыльце для верхнего плиоцена Зап. Грузии и плейстоцена Сев. Америки. Но близкий к нему вид приводится с олигоцена Казахстана (*C. cordioides* Iijinsk.).

C. ovata имеет примерно такую же историю, как последние два вида кари. Она также описана в верхнем плиоцене Зап. Грузии и некоторых пунктов Европы. Однако близкие виды известны с нижнего плиоцена у нас и с олигоцена из Калифорнии и Невады. С ней, возможно имеет сходство также *C. ovatacapra* Miki из нижнего плиоцена Японии. В конце плиоцена *C. ovata* подобно предыдущему виду, вымирает и сохраняется только в Сев. Америке, в которой ее присутствие отмечено с плейстоцена. Оба они являются там наиболее распространенными видами рода и входят, по Браун (Braun, 1950), в состав всех формаций листопадных мезофильных лесов, а в дубово-гикориевой ассоциации являются лесообразующими породами.

Как видно, большинство кари Зап. Грузии (все верхнеплиоценовые, а некоторые и с более раннего периода) связаны с видами, ныне распространенными в Соединенных Штатах Америки. Однако в нижнем плиоцене здесь имеются и макроостатки *C. denticulata* (Web.) Iijinsk., которая широко известна также из других флор Европы, обнаруживающей близкое сходство с юго-восточными кариями, в частности, с *C. tonkinensis* Lamotte из Вьетнама, а также с североамериканскими видами. Эти данные говорят о том, что ископаемые формы кари, давшие начало североамериканским видам, имели в терциере единый ареал — от Юго-Восточной Азии до Сев. Америки.

Род *Corylus* L.

Один из родов широко представленных в палеогеновых и неогеновых флорах почти всей Голарктики. На североамериканской территории

риканском континенте он приводится с палеоцена вплоть до плейстоцена с наибольшим распространением в начале третичного периода. В Евразии виды лещины описаны с эоцена и в мио-плиоцене имеют видимо, сплошной ареал на значительной части ее территории.

На Кавказе род отмечен с олигоцена, и во флорах последующего периода его роль все возрастает; в плиоцене известно уже несколько видов, основное местонахождение которых сосредоточено на территории Зап. Грузии.

Следует отметить, что несмотря на широкое распространение *Corylus* в прошлом, видовой состав его не отличается богатством. *C. avellana* L. fossilis, *C. insignis* Heer и *C. masquarii* (Forbs) Massal. были основными видами мио-плиоценовых флор Евразии, а *C. masquarii* также в Сев. Америке. С верхнего плиоцена на Кавказе и в Европейской части СССР к ним добавляется *C. colurna* L. fossilis.

Эти виды кроме *C. masquarii* благополучно перенесли критические периоды плейстоцена и ныне являются обычными компонентами широколиственных лесов в северном полушарии.

Из четырех или пяти видов лещин, произрастающих в настоящее время в лесах Зап. Грузии, по крайней мере два — *C. avellana* и *C. colurna* являются реликтами плиоценового периода. *C. colchica* Alb. — эндем субальпийской колхидской флоры, также имеет корни в плиоцене; с понта Кодора (Абхазия) известна близкая к ней форма лещины — *C. protocolchica* Kol.

C. colurna, как отмечает Е. Г. Бобров (1936), обнаруживает близкую связь с *C. avellana*, последняя, в свою очередь, сближается с азиатскими лещинами. Из ископаемых видов наиболее сходным с *C. avellana* является *C. masquarii*, который Forbes (Смолянинова, 1929) считает несомненной родоначальной формой *C. avellana*.

Большое сходство двух вышеупомянутых видов не вызывает сомнения, однако, нельзя не принять во внимание и другие данные. Известно, что с олигоцена Германии был описан плод лещины, очень близкий к *C. avellana* и определенный Энгельгардтом (Engelhardt, 1870) как *C. avellanoides*, который можно считать также непосредственным предком *C. avellana*.

Несмотря на большую морозоустойчивость, *C. avellana* (выдерживает понижения температуры до -25°C) в плейстоцене по сравнению с плиоценом сокращает свой ареал с севера. Подавляющее большинство местонахождений, например, на Скандинавском полуострове лежит севернее климатического предела его теперешнего распространения. Однако в послеледниковый период в некоторых областях ареал лещины вновь подвигается к высоким широтам.

C. avellana является обычным кустарником светлых широколиственных и широколиственно-хвойных лесов. Его называют часто спутником дубовых лесов, но он, судя по ископаемым флорам, в разное время произрастал в березовых, сосновых и буковых лесах.

Род *Fagus* L.

Относится к числу очень древних родов, отмеченных на территории Евразии еще с мелового периода.

В третичное время он достигает наибольшего видового разнообразия; ареал его занимает огромные площади северного полушария.

В Зап. Грузии представители рода приводятся пока что с миоцена и непрерывно существуют в последующие геологические периоды вплоть до наших дней.

Однако, следует отметить, что до сих пор все еще не имеется единого мнения исследователей в отношении численности видов, их объема, окончательно не установлены связи как между ископаемыми, так и между ними и современными видами для Евразии в целом и Зап. Грузии в частности, несмотря на то, что этому вопросу посвящено немало работ.

Особое разногласие существует по кавказскому буку — *F. orientalis* Lipsky и родственными с ним видами, становление и развитие которых трактуется различными авторами по-разному.

В неогене Европы и Кавказа по Шваревой (1964) произрастали *F. hertae* (Ung.) Iljinsk., *F. silvatica* L., по Байковской (Криштофович, Байковская, 1965) — *F. orientalis*, *F. silvatica*.

Трело (Tralau, 1962) отмечает существование *F. silvatica* и *F. grandifolia* Ehrh.

В последнее время Кноблех (Knobloch, 1969) на основе критического пересмотра ископаемых буков Европы признает *F. haidingeri* Ковача и допускает его существование наряду с *F. orientalis* и *F. silvatica*.

Однако известно, что раньше Ковача Геппертом (Goepfert, 1855) был описан европейский бук под названием *F. attenuata*, но ввиду плохого изображения отпечатка некоторые авторы сочли это определение неверным. Согласно данным А. А. Колаковского (1960), оригиналы Гепперта (пересмотренные им в Вроцлавском музее) совершенно соответствуют описанию *F. attenuata*, вследствие чего он вполне обоснованно считает сохранение геппертовского эпитета для третичных видов бука Европы и Кавказа. При этом современным эквивалентом этого вида автор признает не *F. grandifolia*, с которым он имеет, конечно определенное сходство, а *F. longipetiolata* Seem, листья которого почти тождественны с *F. attenuata*. Он считает также достоверным существование в Европе сапоровского *F. pliosenica*, сходного с *F. orientalis* и *F. antipovii* Heer.

Но помимо отпечатков бука, тождественного с *F. attenuata* в ископаемых третичных флорах Кавказа имеются и другие, которые по отдельным признакам тяготеют к *F. orientalis*.

Таким образом, при отсутствии массового материала установление числа реально существующих буков в Евразии, хотя бы в неогене, пока еще затруднительно.

Тем не менее, нам кажется более правильным допустить наличие в Европе и на Кавказе в неогене бука двух типов: типа *F. attenuata* с узкояйцевидной формой листьев, с мелкозубчатым краем и типа *F. pliosenica* в более широко удлиненными и в основном цельнокрайными листьями. Эволюция этих буков шла, надо полагать различными путями.

F. attenuata так же, как и *F. pliosenica* являются видами вымершими, распространенными широко, особенно первый из них, в третичное время. При этом *F. attenuata* в то время захватывал возможно и территорию Юго-Восточной Азии, в частности, Японию, где сходные формы определяются как *F. pala-*

eosrenata Okudzu. *F. attenuata* и *F. pliocenica* имеют близкие связи с современными буками: первый — с восточноазиатскими *F. longipetiolata* и *F. crenata* Blume и отчасти с североамериканским *F. grandifolia*, а второй с евразийскими *F. orientalis*, *F. silvatica*, *F. sieboldii*. Последние три вида бука близки к олигоцен-миоценовому *F. antipovii*, листья которого сходны как с некоторыми листьями *F. pliocenica*, так и *F. orientalis*, а по другим данным также с *F. silvatica* (А. А. Колаковский, 1960) и *F. sieboldii* Endl. (Шмальгаузен, Палибин, по Вульффу, 1935).

В этой связи необходимо отметить тот характерный факт, что *F. orientalis*, имея определенное сходство с европейским буком, ближе стоит к юго-восточным видам *Fagus*, в частности, к японскому *F. sieboldii*. С последним очень часто сближают и *F. silvatica*.

Подобная близость отмеченных выше буков не может не говорить о преемственности их развития и не наводит на мысль о том, что древний вид *F. antipovii* возможно был исходным типом, от которого могли возникнуть в последующие геологические периоды все другие, близкие к нему виды, в том числе и *F. pliocenica*.

Что касается *F. attenuata*, то он подобно другим третичным видам в Европе и на Кавказе не оставил, видимо, ни одного своего представителя.

Связь молодых европейско-кавказских видов с древним восточно-средиземногорным *F. antipovii* в какой-то мере подтверждает предположение о первоначальном расселении представителей рода *Fagus* из Восточной Азии, в которой, по Тахтаджяну (1957), сосредоточены наиболее примитивные исходные типы бука, в то время, как европейско-кавказские и североамериканские носят дериватный характер.

Таким образом, как *F. orientalis fossilis*, так и близкие к нему современные виды *F. silvatica* и *F. sieboldii* нельзя отождествлять с ископаемыми олигоцен-миоценового периода, несмотря на наличие довольно близких связей между ними. Эти виды более молодого, надо полагать, плиоценового времени. Во всяком случае на Кавказе листья типа *F. attenuata* с позд-

него плиоцена уже не встречаются, а присутствие *F. orientalis* с этого периода не вызывает никакого сомнения.

Ископаемые местонахождения *F. orientalis* Lipsky fossilis в основном сосредоточены на Кавказе, но тем не менее его ареал в прошлом, видимо не ограничивался только Кавказом. Об этом свидетельствует широкое распространение вида ныне на севере М. Азии, а также отдельные местонахождения в восточной части Балканского полуострова.

Однако, в верхнем плиоцене и особенно в плейстоцене наблюдается сокращение ареала *F. orientalis fossilis* на Кавказе, в частности, в Вост. Грузии, и почти полное вымирание в Армении, что, вероятно, было связано с иссушением климата этих районов.

Кавказский бук так же, как и его родственные виды, существующие с плиоцена, судя по ископаемым флорам, с самого начала были приурочены к горным областям Европы и Кавказа. Нынешние типы леса, образованные восточным буком, формировались, вероятно, в течение плейстоцена.

Род *Hedera* L.

История рода начинается с мелового периода. Самые ранние находки, относящиеся к сеноману, отмечены из восточных штатов Сев. Америки. Позже в туроне род представлен несколькими видами, которые получают большое распространение, охватывая и средние штаты. С позднего мела, в начале третичного периода происходит постепенное сокращение ареала видов и, вероятно, в конце палеогена на американском континенте они полностью вымирают.

В Арктике и сев. Азии виды плюща также отмечены с мелового периода, но уже в более молодых отложениях (сенон), однако широкого развития не получили и в один из периодов палеогена вымерли.

Европейский континент для развития рода был, видимо, самым благоприятным. Появившись во флорах с сеномана, в середине третичного периода, виды его встречаются уже часто, а в миоценовых и плиоценовых флорах получают наибольшее распространение. К этому периоду значительно увеличи-

вается и видовой состав, среди которого, как отмечает Шимпер (Schimper, 1874), немало форм, очень сходных с современным *H. helix*.

В Зап. Грузии представители рода присутствуют непрерывно с верхнего сармата. В плиоцене наблюдается расширение ареала и увеличение числа видов. С верхнего плиоцена, наряду с обыкновенным плющом *H. helix fossilis*, широко представленным в плиоценовых флорах Европы, в Зап. Грузии отмечены и другие, среди которых особенно ценно наличие колхидского плюща *H. colchica* K. Koch. *fossilis*. Интересно, что отпечатки, имеющие сходство с данным видом (*H. cf. colchica*), впервые описаны из понта Кодора, достоверные же находки его относятся к верхнему плиоцену, между тем, как другой вид *H. helix* как и близкие к нему формы, раннее верхнего плиоцена не известны. Что касается вымерших видов, то *H. colchica* сближаются с *H. meschetica* из сармата Южной Грузии (Л. Т. Челидзе, 1965) и *H. multinervis* Kol. из киммерия Абхазии. С колхидским плющом имеет много общего и современный *H. robusta* Pojark. из юго-западного Китая.

Таким образом, виды плюща, произрастающие в Колхиде, в позднем миоцене и раннем плиоцене являются родственными только колхидскому плющу и, видимо, его ближайшими предками, которые вероятно имели также связь с предками современного китайского плюща *H. robusta*.

Ряд *Robustae*, куда входит *H. colchica*, согласно А. М. Поярковой (1951), характеризуется более примитивными признаками подобно другим плющам реликтовых лесов третичного периода (*H. sanariensis* Willd.), что говорит об их древности. Противоположный ему ряд *Helix*, куда входит обыкновенный плющ *H. helix* является более молодой, продвинутой ветвью рода. Появление в древних флорах Зап. Грузии плюща, сходного с колхидским, а в молодых обыкновенного, подтверждает концепцию Поярковой, тем более, что и в европейских флорах достоверные остатки *H. helix* также приводятся в основном с плиоцена. Но вопрос о времени образования этих видов в Зап. Грузии остается пока еще не до конца ясным ввиду недостаточности фактического материала. Точка же зрения Пояр-

ковой, допускавшей проникновения на Кавказ *H. colchica* или его непосредственного предка в неогене из Юго-Восточной Азии, мало убедительна, так как в этом районе мира род *Nedera* по ее мнению, появился также в неогене после миграции его из сев. Азии. Вряд ли меньше, чем за миоценовый период (с сармата сходные с *H. colchica* формы у нас уже были) растения могли преодолеть расстояние от сев. Азии до юго-восточной и оттуда на Кавказ. Нам представляется более вероятным существование в палеогене предков вида ряда *Robustae* в восточной половине Тетиса, который позже в неогене вымер в средней части своего ареала (что могло быть вызвано иссушением этого моря), сохранившись лишь в областях с благоприятными условиями существования, то есть в убежищах Кавказа и Китая. От него, надо полагать, получили в дальнейшем начало современные *H. colchica* в Колхиде и в прилегающих к ней районах и *H. robusta* в Китае, формирование видовых признаков их шло, по-видимому в течение плиоцена.

Ископаемые местонахождения *H. colchica* отмечены в пределах Зап. Грузии за исключением одного района в Вост. Грузии. Однако описанный из этого места вид, возможно, больше соответствует *H. pastuchovii* Woronow, нежели *H. colchica*.

Нынешний ареал колхидского плюща охватывает соседние территории — юго-запад Осетии и северо-восток М. Азии. Надо думать, что эти районы со своими влажными климатическими условиями и реликтовыми лесами колхидского типа также относятся к плиоценовым убежищам вида.

В современной флоре Грузии представлен и другой вид плюща — *H. helix*, известный в ископаемых флорах Зап. Грузии только с верхнего плиоцена, плейстоцена.

Современный ареал *H. helix* значительно шире ископаемого, что в основном связано с его распространением в последние геологические периоды.

Род *Нех* L.

Очень широко распространенный род. Ареал его простирался от Восточной Азии до Сев. Америки, заходя в более ранние периоды далеко на север. Начиная с мела до плей-

стоцена, отмечено обилие видов, подавляющее большинство которых падает на Европу, Сев. Америку, а затем на Кавказ. Находки мелового периода известны только из Восточной Азии. В палеоцене, притом большим количеством видов, они описаны из многих местонахождений Сев. Америки. В Европе виды падуба приводятся с эоцена, а в олигоцене их здесь все еще мало, между тем как к этому времени в североамериканских флорах отмечается их обилие. Подобная картина наблюдается в Европе позже — в миоцене. С миоцена же приведены достоверные остатки рода на Кавказе, хотя по пыльце он указан и для нижнего олигоцена.

В Зап. Грузии падубы описаны с верхнего миоцена и в нижнем плиоцене их достаточно много, но в среднем отсутствуют почему-то совершенно и вновь появляются в верхнем отрезке плиоцена. При этом ни один вид, отмеченный из ранних флор (*I. falsani* Sap. et Mar., *I. rarridentata* Kol., *I. simile* Kol. и др.) не имеет никакого сходства с верхнеплиоценовым *I. colchica* Pojark. fossilis, которая сближается с современными восточноазиатскими (китайскими) и североамериканскими видами. Что касается падуба, определенного из сармата Южной Грузии (Челидзе, 1970), как *I. colchica* Pojark., судя по изображению, он, вероятно, не принадлежит к этому виду. Зато *I. cf. aquifolium* L. из чауды Гурии, несомненно, является колхидским падубом, который нигде, кроме Зап. Грузии в ископаемом состоянии пока не обнаружен. Близким к нему является только *I. aquifolium* — более распространенный вид в миоплиоцене Европы, сохранившийся до наших дней.

Родственные связи этих двух видов подтверждаются и на современном материале.

Как известно, *I. colchica* наряду с кавказскими видами *I. hysana* Pojark. и *I. stepocagra* Pojark. была выделена Поярковой (1949) из сборного, весьма полиморфного *I. aquifolium*.

В свете этих данных колхидский падуб представляется нам молодым видом, вероятно, верхнеплиоценовым.

В плейстоцене по пыльцевому анализу установлено значительное участие падуба (без точного видового определения, но, вероятно, колхидского), в лесах, образованных в основном буком.

Ареал колхидского дуба, который охватывает ныне Зап. Закавказье, М. Азию и Иран, образован, по-видимому, в это же время. Приуроченность его к местам влажным и затененным также является особенностью, выработанной этим видом в прошлом.

Род *Juglans* L.

Один из древних родов сем. Juglandaceae. История его начинается с мелового периода, откуда были описаны несколько видов. В третичное время он достигает большого видового разнообразия и в миоцене их местонахождение охватывает уже всю Европу, Кавказ, Сахалин, Японию, многие штаты Сев. Америки. К этому периоду наибольшее распространение получает *J. acuminata* A. Вг.—вид очень близкий к современному азиатско-европейскому *J. regia* L., который многие исследователи считают даже предком последнего.

В ископаемых флорах Зап. Грузии *Juglans* упоминается с сарматского века, и до плейстоцена приводятся пять его видов, четыре из которых — *J. cinerea fossilis* Bronn., *J. colchica* (Kol.) Kol., *J. regia* L. fossilis, *J. nigra* L. fossilis приурочены к плиоцену. Наиболее характерными и часто встречающимися в отложениях плиоцена являются *J. cinerea* и *J. regia*, а *J. colchica* известен только из понтических отложений Абхазии.

J. regia ведет начало с миоцена, хотя сходный с ним *J. cf. regia* приводится из олигоцена Венгрии. В плиоцене он распространяется по всей Европе и на Кавказе.

Судя по числу местонахождений, грецкий орех в восточной части Кавказа был представлен более широко, чем в западной. Правда, его участие в последней немного увеличивается в молодых флорах — гурийских и чаудинских, однако, как показывают данные пыльцевого анализа, он и здесь не играл большой роли. В плейстоцене ареал ореха в Зап. Грузии резко сокращается и его присутствие отмечено единичными находками пыльцевых зерен. В Восточной же Грузии, наоборот, в плейстоцене и голоцене участие его в ценозах довольно значительно, что дало возможность установить

Тогичаишвили (1962) аборигенное происхождение данного вида.

В начале плейстоцена происходит массовое вымирание *J. regia* почти на всей территории бывшего распространения.

Как известно, современные виды, близкие к *J. regia* произрастают в основном в Юго-Восточной Азии, один из них — *J. sithaonia* Dode считают даже его формой. Там же находится и часть нынешнего ареала *J. regia* и вообще наиболее древние секции из сем. Juglandaceae. Поэтому, возможно, прав А. Н. Криштофович (1946), считавший исходным пунктом распространения *J. regia* Китай. Но мнение А. Н. Криштофовича о родине грецкого ореха — не единственное. Гордеев (1946) и другие считают, например, местом происхождения данного вида Среднюю Азию и Иран. Н. И. Вавилов (цит. по Шепотьеву и др., 1969) к этим двум добавляет еще третий — переднеазиатский очаг распространения, включая в него М. Азию, все Закавказье, Иран и горный Туркменистан. Однако, из всех указанных стран ископаемые остатки грецкого ореха известны только в Закавказье и поэтому, не имея достаточного материала, нет возможности решать этот вопрос положительно.

Другой вид рода *Juglans* — *J. cinerea* в прошлом имел более обширный ареал. В миоцене он или близкий к нему *J. cf. cinerea* отмечен во флорах Европы и Азии, главным образом Японии. В плиоцене этот орех распространяется довольно широко и занимает пространство северного полушария Европы между 35—60° широты, в пределах которого, имел, видимо сплошной ареал. Если сюда прибавить и некоторые виды *Juglans*, как *J. goeppertii* Ludvig, из верхнего плиоцена Германии, *J. tephrodes* Ung. — из плиоцена Италии и др., которые почти не отличаются от *J. cinerea* то ареал последнего еще больше расширится. Что касается американского континента, то наличие здесь *J. cinerea* вызывает сомнение у некоторых исследователей (Криштофович, 1915; Горбунов, 1951).

Как показывает палеоботанический материал, в плейстоцене на азиатском континенте остатков *J. cinerea* уже нет (от-

ложения Якутской области, откуда описан он относится не к плейстоцену, а плиоцену), не обнаружены они и в Европе. В это время из бывшего ареала в Старом Свете вид отмечен только для флор Зап. Грузии, который, однако в какой-то период плейстоцена вымирает и здесь.

Как известно, виды, родственные *J. sinerea*, объединенные в секцию *Cardiocaryon* Dode, произрастают ныне в странах Дальнего Востока. Один из этих видов — *J. manshurica* Maxim. является, по Криштофовичу (1915), близким к *J. sinerea*. В Японии ископаемые остатки, сходные с последним и описанные как *J. cf. sinerea* встречаются во многих отложениях миоцена, а в плиоцене данный вид указывается уже непосредственно. Очень интересные находки Горбунова (1956) видов *Juglans* из Зап. Сибири. Описанные им из олигоцена и миоцена три новых вида не имеют эквивалентов и хотя в большей степени родственны с современными американскими видами секции *Rhisocaryon* Dode, но определенное сходство имеют и с видами *Cardiocaryon*, куда кроме *J. sinerea* входят три дальневосточных вида. Следовательно, в Сибири еще в палеогене и в начале неогена произрастали орехи, имеющие родственные связи с североамериканским серым орехом. Подобная близость *J. sinerea* с современными и ископаемыми видами рода *Juglans* востока Азии не может не указывать на возможность формирования его в этих районах, откуда он мог расселяться в Европе и Сев. Америке.

Таким образом, род *Juglans* в третичное время в Зап. Грузии был представлен видами, часть из которых сохранилась ныне в далеко отдаленных друг от друга ареалах — в южных районах Евразии и приатлантической Сев. Америке, то есть в тех областях, элементы флоры которых в ископаемом состоянии в позднем плиоцене на территории Зап. Грузии встречаются сравнительно редко.

Род *Laurus* L.

До выделения из семейства Lauraceae искусственного рода *Laurorphyllum* Крейзелем и Вэйландом (Kräusel und Wey-

land, 1950) все отпечатки этого типа относили к роду *Laugus* и описывали под различными названиями, чаще всего как *L. princeps* Heer и *L. primigenia* Ung.

Применение эпидермального анализа внесло много ясности в довольно запутанную номенклатуру третичных лавровых.

Род *Laugus* по характеру строения эпидермиса заметно отличается от многих родов лавровых, почему определение его всегда более достоверно. Поэтому присутствие *L. nobilis* *L. fossilis* и близких форм к *L. canariensis* Webb. et Berth. в плиоцене Зап. Грузии не вызывает сомнений.

Достоверные остатки *L. nobilis fossilis* известны только с понта. Между нижним плиоценом и плейстоценом благородный лавр отмечен по пыльце и определен до рода, но можно предположить, что в это время произрастал у нас только данный вид. Возможно, что листья благородного лавра редко попадали в места захоронения и фоссилизации, поэтому в ископаемом состоянии у нас в течение неогена найдены лишь единичные отпечатки. Также немного его и в других флорах. В настоящее время он известен из Венгрии, Болгарии, центрального массива Франции и Зап. Грузии.

L. nobilis или сходные с ним виды из Зап. Европы приводятся с миоцена. В плиоцене уже отмечается из многих мест, доходя на западе до Франции. В конце этого периода он вымирает на этой территории, видимо, совершенно, ибо в плейстоцене, кроме Зап. Грузии его остатки пока не известны. В это время ареал благородного лавра был, как и ныне, приурочен к Средиземью.

L. nobilis подобно многим другим видам до настоящего времени на территории Колхиды не сохранился. Подтверждением служит отсутствие его в характерных для Колхиды лесных формациях (Ратиани, 1970).

В Зап. Грузии возможно произрастал и другой вид рода (*L. canariensis*). Близкий или идентичный *ему вымерший *L. pliocenica* (Sap. et Mar.) Kol. известен из сармата и понта Абхазии, а также из многих стран Зап. Европы, начиная с олигоцена. Нынешний ареал *L. canariensis* значительно западнее его ископаемого родича и сильно сокращен.

Пути и время расселения видов *Laugus* на Кавказе пока достоверно не известны, но вполне вероятно, что они здесь произрастали со времени становления средиземноморской флоры в широком смысле слова.

L. nobilis ныне произрастает в приморской зоне Средиземья, являясь компонентом маквиса. В Зап. Закавказье он встречается на Черноморском побережье только в одичавшем состоянии.

L. canariensis — вид макаронезийский (острова Канарские, Мадейра и Азорские), свойственный верхней части горного пояса, где образует реликтовые леса в условиях влажносубтропического климата.

Род *Liquidambar* L.

Один из характерных родов миоценово-плиоценовых флор Зап. Грузии. Ископаемые остатки его определялись по-разному, из более молодых флор описывались и под современным видовыми названиями.

Самый древний вид рода *L. europaea*, известен с мелового периода. В мелу-палеоцене, а в некоторых областях и в эоцене остатки *L. europaea* приурочены к высоким широтам (60—75° с. ш.) на американском и евразийском континентах. Позже, с эоцена, особенно с олигоцена, изменения климатических условий вызвали, видимо, сокращение ареала и перемещение его к югу.

Большое распространение как в широтном, так и долготном направлениях *L. europaea* получает в миоцене. В плиоцене замечается заметное сокращение ареала вида. Восточнее Кавказа он не отмечен ни в одной плиоценовой флоре, кроме Японии, в двух-трех местах указан также в Сев. Америке. Между тем, на территории Зап. Европы особых изменений ареала, по сравнению с миоценом, не наблюдается.

В Колхиде *L. europaea* присутствует уже с сармата до среднего плейстоцена, при этом в понте получает более широкое распространение и выступает как доминант в лесных ценозах.

В молодых верхнеплиоценовых и плейстоценовых флорах указанный вид встречается реже, по данным спорово-пыльцевого анализа в этом периоде отмечены лишь единичные пыльцевые зерна.

В плейстоцене в ископаемом состоянии известны уже два вида *Liquidambar-L. styraciflua* *L. fossilis* в Сев. Америке и некоторых странах Зап. Европы и *L. formosana* Hance *fossilis* на юго-востоке Азии (описание *L. formosana* с миоцена нельзя считать оправданным). Судя по этим местонахождениям, в это время происходит резкое сокращение ареала *Liquidambar*, связанное уже с его вымиранием на большой территории.

Вымирание шло в разных областях по-разному. Дольше всего он произрастал в Южной Европе и на Кавказе, но в плейстоцене даже эти районы оказались недостаточно благоприятными и он сохранился лишь в убежищах Юго-Восточной Азии, Сев. Америки и М. Азии.

Как миоценовые, так и плиоценовые находки *Liquidambar* на значительной территории Евразии считают больше сходными с североамериканскими *L. styraciflua*, нежели с произрастающим ближе (в М. Азии) *L. orientalis* Mill. С другой стороны в Юго-Восточной Азии остатки рода для тех же флор определяются как *L. formosana*.

Известно, что листья *L. euroraea* почти ничем не отличаются от его эквивалента *L. styraciflua*. Варьирование листовой пластинки ископаемого полностью совпадает с варьированием современного (Макарова, 1997). Это сходство дало возможность Лоран (Laurent, 1919) и Депап (Depape, 1951) объединить их в один вид, считая исходным типом *L. styraciflua*.

Поэтому все находки рода могут сравниваться только с *L. styraciflua*, более древним и давно сложившимся видом. Определение же в некоторых флорах остатков рода под современными видовыми названиями, как *L. formosana*, *L. orientalis*, *L. japonica* и др. скорее является недооценкой «широкой амплитуды изменчивости листьев *L. styraciflua*.

Правда, в китайских и особенно в японских неогеновых флорах встречаются в большой части 3-лопастные листья, близкие к *L. formosana*, но они нередки и в других флорах, в част-

ности, Зап. Грузии, которые вместе с пятилопастыми листьями составляют общую гамму изменчивости листовой пластинки *L. eugoraea*.

В свете этих данных нам представляется, что вычленение двух видов рода *L. formosana* и *L. orientalis* хотя и произошло с давних времен, но окончательное формирование видовых признаков началось после обособления их ареалов, вероятно, в позднем плиоцене.

Таким образом, *L. eugoraea* в течение третичного периода был расселен почти по всему северному полушарию, но позже в условиях оледенения и аридизации климата он вымирает повсюду на европейском участке ареала, оставляя своих потомков только в трех рефугиумах.

Наиболее древний вид *L. styraciflua* в более или менее типичном виде сохранился в реликтовых лесах Центральной и Северной Америки. *L. formosana* свойственен Юго-Восточной Азии и также характерен для реликтовых субтропических смешанных лесов, а на юге Китая внедряется в состав настоящих тропических лесов.

В М. Азии распространение *L. orientalis* связано с долинами рек в предгорном поясе, где преобладает субтропический климат.

Судя по экологической природе ныне живущих видов, *Liquidambar* произрастал и раньше в условиях достаточно теплого и влажного климата.

Род *Parrotia* САМ.

Род раньше палеоцена-эоцена не обнаружен и с этого периода до плейстоцена описано очень мало его видов. К тому же каждый из них отмечен из немногих пунктов. Поэтому для полноты картины приводим все известные нам виды *Parrotia* и их местонахождения.

В олигоцене остатки железного дерева описаны из Южной Европы, Японии и Казахстана.

В миоцене виды рода получают довольно широкое распространение и занимают ареал, возможно, сплошной от

Франции — на западе до Кавказа — на востоке. В плиоцене находки ограничиваются Зап. Европой и Кавказом, а в плейстоцене они уже единичные и кроме Западной Грузии и юга Франции пока не известны.

На Кавказе железное дерево отмечено из миоцена, в Зап. Грузии — с кюальницкого века, но позже этого времени до плейстоцена оно нигде у нас не обнаружено, несмотря на хорошую изученность верхнеплиоценовых флор этого района. В плейстоцене вид появляется вновь, но в конце этого периода вымирает. Процесс сокращения ареала и вымирание шел, видимо, не одновременно: начался он после олигоцена в Казахстане, вероятно, в связи с иссушением Тетиса, континентализацией климата, а с миоцена — в Европе. После плейстоцена железное дерево остается только на небольшой площади Гирканского рефугиума.

Выявить причины сокращения ареала данного вида, в пределах которого ныне немало рефугиумов, сходных по климатическим условиям с Талышом, очень трудно, также как мало понятно отсутствие его в промежуточных плиоценовых флорах Зап. Грузии. Вымирание рода повсюду, безусловно, зависело от ряда причин, среди которых большое влияние могли оказать засушливые периоды (даже современная *P. persica* переносит плохо слишком сухие местообитания), почему Гирканика, не испытывавшая оледенения, сопровождающихся ксеротермов, стала единственным в мире убежищем вида.

Весьма возможно, что *Parrotia* на Кавказ проникла из Зап. Европы в период массового распространения, но не менее вероятно, что она являлась характерным компонентом теплолюбивого мезофильного леса, который в начале третичного периода покрывал огромные территории южной Евразии, в том числе и Кавказ.

Место возникновения рода также неясно, но данные говорят больше в пользу его связи с Восточной Азией, откуда известны не только самые ранние остатки, но и очень близкий в систематическом отношении также монотипный род *Parrotiopsis* с видом *P. jacquemontiana* Dehne в Гималаях.

В настоящее время железное дерево в гирканской фло-

ристической области распространено не одинаково: с юга на север замечается уменьшение его участия в составе лесов так же, как и снижение верхней границы произрастания (Сафаров, 1962). Характерно, что по данным того же автора, в пределах иранской части ареала железное дерево часто встречается в формациях буково-грабовых лесов, что напоминает нам плейстоцен Зап. Грузии, где оно произрастало с вышеуказанными породами в древостоях.

Род *Populus* L.

Среди родов третичной флоры *Populus* — один из богатых и чрезвычайно широко распространенных во всем умеренном поясе северного полушария.

Ископаемые остатки мелового периода приводятся из Восточной Сибири, Дальнего Востока и Аляски. В олигоцене тополи отмечены в Европе, а с миоцена они известны также и с Кавказа.

В позднеплиоценовых флорах Зап. Грузии отмечено около 5 видов *Populus*. Наиболее обычными являются здесь *P. populina* (Brongn.) Kobl. и *P. tremula* L. fossilis. Что касается *P. balsamoides* и *P. alba* fossilis, то они встречаются реже, а *P. leucophylla* Ung. у нас отмечена только в киммерийских отложениях Абхазии.

P. populina — один из древних и весьма распространенных видов тополей. Начиная с эоцена, этот очень пластичный и полиморфный вид получает широкие возможности расселения, в олигоцене доходит до Зап. Европы, а в миоцене охватывает уже всю умеренную Евразию, в том числе и Кавказ, имея сплошной ареал до 60° с. ш. После миоцена *P. populina* сильно сокращает свой ареал. Полное исчезновение вида происходит, по-видимому, в верхнем плиоцене, в плейстоцене.

В пределах ареала в течение огромного периода существования *P. populina* не была морфологически однородным видом. Многочисленные листовые отпечатки показывают, что в третичное время (по крайней мере в неогене) было большое число форм, отличающихся от типичного *P. populina*, что являлось причиной выделения нескольких разновидностей.

Современным достоверным эквивалентом ископаемому является евразийский *P. tremula*, в орбиту изменчивости листьев которого входит *P. populina*.

P. tremula — более молодой вид. Большое сходство с вымершим *P. populina* затрудняет разграничение их ископаемых остатков, но тем не менее наличие *P. tremula fossilis* с неогена, во всяком случае — с плиоцена, нужно считать достоверным. К этому периоду вид был найден во многих странах Европы, широко был представлен он также на Кавказе. В плейстоцене его местонахождения имеются в пределах плиоценового ареала, но эти немногие находки не отражают действительной картины распространения вида в то время. Несмотря на то, что ископаемые остатки *P. tremula* не выходят за пределы Европы и Кавказа, он, вероятно, был и в других регионах Лавразии, особенно в плейстоцене, когда весьма расширил свой ареал, занимая территории в умеренном поясе от Тихого до Атлантического океана, то есть примерно в пределах распространения *P. populina*.

Известно, что *P. tremula* и родственные виды объединены в ряд *Trepidae* Dode. Некоторые из них находятся в пределах восточноазиатского (*P. sieboldii* Miq.) и кавказского (*P. villosa* Long.) ареала *P. tremula*. Только *P. tremuloides* Michx. значительно отдален от него и ныне занимает почти всю Сев. Америку. Там же из плиоцена и плейстоцена описаны ископаемые остатки сходного с ним вида *P. pliotremuloides* Axelr. и *P. pseudotremuloides* Hollik.

P. tremula считают прямым потомком вымершего *P. populina*, что основывается на большом сходстве листьев этих двух видов. Однако, не исключено, что другие вышеприведенные, близкие к *P. tremula* виды тоже являются ветвями ископаемого. Если примем эту точку зрения, то надо допустить, что дифференциация указанных видов происходила в раннеэоценовом периоде, причем *P. sieboldii* вычленился, видимо раньше остальных.

P. balsamoides встречается у нас редко. В третичное время он имел довольно обширный ареал в Евразии и Сев. Америке, но в верхнем плиоцене, по-видимому, вымирает везде,

оставляя потомство (*P. balsamifera* L.) только в Сев. Америке, где он занимает огромные площади умеренного пояса.

P. alba также попадает не часто. Его ископаемые местонахождения пока не выходят за пределы Европы и Кавказа. Из первой он описан с миоцена, а на Кавказе только с верхнего плиоцена. Видимо белый тополь раньше имел ограниченное распространение и современный его ареал — результат расселения вида в недавние геологические периоды.

Таким образом, виды рода *Populus*, отмеченные в Зап. Грузии, развивались в основном в пределах Евразии, в которой остались как современные их потомки, так и большинство родственных им видов. Связь с современной флорой Сев. Америки значительно слабее и выражается наличием только одного *P. balsamoides*. Более отдаленно эта связь прослеживается через *P. tremuloides*.

Из всех видов позднеплиоценовой флоры Зап. Грузии в настоящее время остались только три: *P. alba*, *P. nigra* и *P. tremula*, остальные вымирают еще в верхнем плиоцене.

P. alba ныне распространена в Евразии, на западе доходит до Атлантического океана, а на Востоке — до Китая. Образует леса или растет отдельными рощами и деревьями в поймах рек на сильно увлажненных местах.

P. tremula — с гораздо более широким ареалом. Он охватывает почти всю Евразию, занимая по распространению одно из первых мест среди древесных пород. Растет в самых разнообразных условиях от уровня моря до 1500—2000 м: создает чистые древостои или в качестве примеси встречается во всех типах широколиственных лесов.

P. nigra произрастает почти в пределах распространения *P. alba*, заходя на север немного дальше. Также приурочен к берегам рек и водоемов.

Род *Pterocarya* Kunth

Pterocarya — один из древнейших родов третичного периода. Из двух его секций наиболее широким распространением пользовались виды *Eupterocarya* R. et W., занимая почти весь европейский участок суши, за исключением ее крайнего севера и северо-востока.

Ископаемые виды секции *Eupterocarya* определялись раньше под многими видовыми названиями. Однако, И. А. Ильинская (1953, 1964) все олигоценово-миоценовые виды, определенные ранее как *P. castaneifolia* приводит под названием *P. paradisiaca* (Ung.) Iljinsk., а плиоценовые — как *P. pterocarya* (Michx.) Kunth. fossilis.

В Евразии *P. paradisiaca* известна в олигоцене, самые древние находки ее относятся к нижнему его отделу. Эти немногочисленные местонахождения разбросаны на очень большой территории — от Восточного Казахстана до берегов Атлантического океана и могут быть свидетельством того, что отсутствие вида в отдельных промежуточных областях — результат недостаточной палеоботанической изученности их. Бросается в глаза и то обстоятельство, что все олигоценовые находки *P. paradisiaca* занимают более южное положение, чем некоторые миоценовые и даже плиоценовые.

В олигоцене птерокария не успела, вероятно, распространиться далеко на север, по крайней мере севернее 50° с. ш. Расширение ареала как на юг, так и на север произошло в мио-плиоценовый период.

В миоцене *P. paradisiaca* в Азии, как и на Кавказе и в Зап. Европе, по сравнению с олигоценом увеличивает ареал, в основном к северу, доходя местами на востоке до 60° с. ш.

Плиоценовый вид *P. pterocarya* в пределах Зап. Европы и Кавказа в некоторых случаях захватывает новые районы, в основном, на юге, оставаясь в других местах в пределах миоценового ареала *P. paradisiaca*. Восточнее же Кавказа замечается угасание вида; он отмечен в этих областях уже единично, а на территории Казахстана его уже нет совершенно. Это явление, надо полагать, было связано с ксерофитизацией климата на северо-востоке Казахстана, так как на тех же широтах в Зап. Европе *P. pterocarya fossilis* сохраняется почти до плейстоцена.

Мы не располагаем достоверными данными о наличии *P. pterocarya* в плейстоцене Евразии, за исключением Кавказа, но ее существование в отдельных областях, хотя бы в Южной Европе, в начале указанного периода весьма вероятно. Позже,

в какой-то ледниковый период вид вымирает повсеместно, кроме Кавказа и прилегающих к нему районов Турции и Ирана.

В начале плейстоцена *P. pterocarpa*, судя по находкам, была более широко распространена по Кавказу, но потом ее ареал значительно сузился, главным образом на востоке страны. Вымирает она в Армении, вероятно еще в плиоцене, в результате сильной аридизации климата. На территории Восточной Грузии сохраняется только по долине Алазани, а в Азербайджане — в Талыше.

Таким образом, характер распространения представителей секции *Eupterocarya* на евразийском континенте как в настоящее, так и в третичное время позволяет отметить, что в мелу или начале третичного периода некоторые виды секции были вполне дифференцированными и занимали в центре ареала довольно большие площади. То положение, что из двух секций рода *Eupterocarya* более примитивная и древняя (Ильинская, 1953) дает предпосылки к предположению о большой возможности расселения ее видов в ранние периоды третичного времени. Однако наиболее пластичная ветвь этой секции *P. paradisiaca*, благодаря большой приспособительской способности получила превосходство над другими и в течение второй половины третичного периода заняла средние широты почти всей Евразии.

Остальные виды этой секции локализованы в пределах Юго-Восточной Азии и даже ископаемые их находки, за исключением одного-двух, не выходят за пределы современного ареала. Интересно отметить также, что один из видов секции *Eupterocarya* — *P. hupehensis* Skan. с китайским ареалом, как отмечает Ильинская (1953), вместе с кавказской *P. pterocarpa* образует близко родственную группу. Другую же такую группу составляют *P. stenoptera* D. C., *P. serrata* Schneider и *P. tonkinensis* (Franch.) Dode, из которых последний вид заходит в китайские тропики.

Следовательно, секция *Eupterocarya*, занимая ныне в основном субтропические области, связана в своем распространении и с тропиками. В этом отношении несколько особняком

стоит кавказский вид *P. pterosa*, который ныне имеет ареал с влажнотеплоумеренным климатом.

Подобно некоторым третичным реликтам Кавказа она, однако, характеризуется рядом признаков, приближающих ее к растениям тропического климата. В первую очередь, надо отметить явление каулифлории, носящей, правда, затухающий характер, но тем не менее подтверждающее, как указывает В. З. Гулисашвили (1967), тропическое прошлое данного вида. Об этом же говорят, по его мнению, и наличие у лапины незащищенных чешуями почек и двухкратный рост в течение вегетационного периода.

По Малееву (1936), почти все виды семейства *Juglandaceae*, в том числе и *Pterosa*, в лице наиболее древних секций представлены в Центральном Китае. Это, по его мнению, говорит о юго-восточном, а может быть даже тропическом происхождении семейства в целом.

Все эти данные указывают на то, что *P. pterosa* имеет тесные связи с флорой Юго-Восточной Азии, предки которой развивались в условиях тропического или близкого к нему климата.

Род *Pygacantha* Roem.

Из вечнозеленых кустарников третичного периода в реликтовых лесах Зап. Грузии сохранились немногие. *Pygacantha* — одно из таких растений, которое единственным видом — *P. soccinea* Roem, *fossilis* в ископаемых флорах отмечено у нас с плиоцена.

Из других стран заслуживают внимания находки пираканта с плиоцена Болгарии и близкого к нему вида из плиоцена Румынии. Для миоцена Польши Шафер (Szafer, 1961) описывает новый вид *P. acuticarpa*. На Кавказе, помимо Зап. Грузии, *P. soccinea fossilis* приводится из плиоценовых флор восточных районов Закавказья, особенно часто из Восточной Грузии. Других видов рода в ископаемом состоянии не известно вообще.

Мио-плиоценовые и плейстоценовые местонахождения рода не только не выходят за пределы его нынешнего ареала,

как это наблюдается обычно на многих третичных реликтах, но не составляют даже четвертой части его. Конечно, со временем пироканта, возможно, обнаружится и в других флористических областях, но все же она раньше не имела, видимо, большого распространения и теперешний более широкий ареал связан с похолоданием климата верхнего плиоцена-плейстоцена, когда вид, выдерживавший до -20 , -25° , свободно мог занимать большие территории в более высоких широтах.

Исходя из той же современной экологии вида, можно допустить, что в прошлом она занимала такие же каменистые, щебнистые сухие солнечные склоны, как и теперь, и была, вероятно, одним из компонентов сообщества, подобно шибляка.

Род *Quercus* L.

Среди покрытосеменных растений пожалуй нет родов, которые подобно *Quercus* отличались бы столь большим видовым разнообразием и огромной площадью распространения. История рода начинается с мелового периода. К этому времени относятся находки в Евразии и Сев. Америке. В дальнейшем дубы на этих континентах получают интенсивное расселение и в начале третичного периода встречаются уже повсеместно, а в олигоцене и, главным образом, в миоцене достигают наибольшего распространения. В верхнетретичное время наблюдается некоторое сужение ареала рода, но он все еще занимает достаточно большие территории. Заметное сокращение ареала и уменьшение видового состава дубов происходит в плейстоцене, когда многие третичные виды вымирают, а некоторые с разобщенными ареалами остаются в убежищах флоры.

На Кавказе род *Quercus* упоминается с эоцена, а в Зап. Грузии пока с верхнего миоцена, и с этих периодов виды его становятся весьма распространенными и в более молодых флорах господствуют в фитоценозах. Большое развитие дубов в Зап. Грузии наблюдается в плиоцене. Из этих отложений описано множество видов, среди которых со среднего плиоцена приводятся: *Q. cerris fossilis* Kol., *Q. hartwissiana* Stev. fossilis, *Q. ibérica* Stev. fossilis, *Q. mediterranea* Ung., *Q. neriifolia* A. Br.,

Q. sosnowskyi Kol. и *Q. pseudorobur* Kov. В настоящее время эти виды или их производные объединены в 4 различных секциях, по которым они и будут рассмотрены ниже.

Секция *Cerris* (Spach.) Oerst. представлена двумя видами дубов — *Q. cerris* и *Q. sosnowskyi*.

Q. cerris — неогеновый вид. В миоцене приводятся очень близкие к нему *Q. cf. cerris* из Средней Европы. Достоверные же находки вида известны из плиоцена как из этой части Европы, так и Кавказа. При этом характерно, что он раньше занимал, видимо, небольшие территории и был приурочен к отдельным участкам, что обусловило малочисленность его ископаемых остатков. Из всех местонахождений можно отметить только верхнеплиоценовые флоры Болгарии и Зап. Грузии, в которых, судя по обилию отпечатков, он играл значительную роль среди многочисленных дубов этих стран.

Однако, в конце плиоцена *Q. cerris* на Кавказе вымирает, вследствие чего, его ареал на востоке сокращается, между тем как на юге и юго-западе Европы он расширяется.

В пределах современного ареала австрийский дуб входит в состав как мезофильных, так и сухих дубрав. На высоте 1000—1200 м образует чистые и смешанные леса.

Q. sosnowskyi — новый вид из понтической флоры Зап. Грузии. Здесь отмечено большое обилие отпечатков, что указывает на несомненное доминирование вида в гемиксерофильных лесных формациях. Однако в других синхронных флорах, кроме понта Румынии (Givulescu, 1969) дуб сосновского отсутствует. Не было его и во флорах последующих периодов и только недавно отмечен из одного местонахождения киммерийского возраста и то очень малым числом отпечатков.

Причины такого распространения указанного вида пока не известны, можно лишь отметить, что в верхнеплиоценовых флорах его уже не было, хотя другие дубы из секции *Cerris* были представлены обильно.

Представители секции *Cerris* произрастают ныне в двух разобщенных ареалах: в Восточной Азии и Средиземноморье. В последнем сосредоточено наибольшее число, хотя это ви-

довое разнообразие Малеев (1935) склонен считать вторичным.

Выясняя взаимоотношения современных видов из секции *Cerris* с третичными, Малеев (l. c.) приводит мнение авторов, согласно которым виды этой секции могут быть сближены с *Q. drumeja* — видом, произрастающим в Евразии, с палеогена. Однако такое сближение он сам считал отдаленным и сомнительным. Между тем, сходство *Q. drumeja* с видами секции *Cerris* и в первую очередь с *Q. castaneifolia* позже было доказано исследованиями многих палеоботаников (Stefanoff et Jordanoff, 1935; Grangeon, 1958).

Стефанов и Иорданов (l. c.) на основании изучения листьев и плюсок *Q. drumeja* (отмечая также большую близость их с таковыми у *Q. castaneifolia*) считают его даже формой, от которой получили начало церроидные виды дубов, в настоящее время локализованные в Юго-Восточной части Европы.

Однако точку зрения цитированных авторов нельзя принять безоговорочно, так как дубы из секции *Cerris* имеют сходство не только с *Q. drumeja*, но и с *Q. cerris*, который находится в близкой связи с предком каштанолистного дуба *Q. pseudocastanea* Гоерр. Этот вид такой же древний как и *Q. drumeja* и если эти сведения правильны, то мы лишены возможности считать верной вышеуказанную трактовку о *Q. drumeja*, как о предке церроидных дубов и, следовательно, восстановить историю указанной секции или отдельных ее видов.

Секция *Ilex* Orst. в нашей флоре имеет один вид — *Q. mediterranea*, который в настоящее время рассматривается (Коларковский, 1972) более широко, включая остатки, определяемые раньше как *Q. ilex* L. *fossilis*, а также *Q. coccifera* L. *fossilis*. Наиболее древние находки *Q. mediterranea* описаны из олигоценовых флор Европы. В начале неогена он распространяется по всей южной части Европы и охватывает также Кавказ и самые северо-западные районы Африки. В плиоцене его ареал немного отодвигается с севера на юг. В плейстоцене о наличии этого вида неизвестно так же, как об его аналогах *Q. ilex* и *Q. coccifera*.

Q. mediterranea проявляет сходство с двумя последними видами до такой степени, что по листьям разграничение их, как

отмечают Сапорта и Марион (Saporta et Marion, 1876), совершенно невозможно.

Эти виды в настоящее время распространены в странах Средиземноморской области. При этом *Q. ilex*, по Вульффу (1944), имеет родственные виды в субтропических лесах Восточной Азии.

Все эти данные позволяют отметить, что в третичное время флора Средиземноморского дуба была представлена на большой территории от Субтропической Азии до Средиземноморья. В дальнейшем, в связи с разрывом единого ареала, вызванного, надо полагать, иссушением Тотиса, произошло обособление вышеуказанных видов.

Секция *Phellos* Loud. представлена *Q. petiifolia* — одним из наиболее древних и широко распространенных видов в Европе и отчасти Азии. Из этих же стран известны самые ранние эоценовые остатки его. Конец палеогена и начало неогена являются периодами наиболее интенсивного расселения вида с наибольшим количеством местонахождений в Зап. Европе и на Кавказе. В плиоцене *Q. petiifolia* сильно сокращает ареал и отмечается уже одиночно только в некоторых, более южных странах Европы.

На Кавказе указанный вид упоминается с олигоцена — периода его массового распространения. Кавказ, в частности, Восточное Закавказье, представляет собой крайний южный рубеж ареала. В Зап. Грузии *Q. petiifolia* приводится с миоцена и существует до среднего плиоцена, то есть намного дольше, чем на остальных территориях произрастания. После этого периода его наличие уже нигде не отмечено. Он полностью вымирает, не оставляя ни одного представителя.

Присутствие во флорах Зап. Грузии дуба, эквиваленты которого в настоящее время характерны североамериканским низовым лесам, интересно в том отношении, что указывает на вероятность существования подобных же формаций и здесь, где он, судя по количеству отпечатков, являлся наряду с другими, экологически однородными североамериканскими видами, эдификатором этих лесов.

Секция *Eulepidobalanus* имеет в нашей флоре представителей только подсекций *Robur* Rchb.

Q. pseudorobur Kov. из всех рассмотренных третичных дубов Зап. Грузии моложе всех, тем не менее представляет большой интерес, так как подсекция *Robur*, куда входят современные потомки *Q. pseudorobur*, объединяет 12 из 17 кавказских дубов.

Ископаемые третичные виды подсекции *Robur* отличаются большой конвергенцией признаков, почему их объединяют в один сборный вид — *Q. pseudorobur*. К современным видам относят уже плейстоценовые и голоценовые находки этой подсекции.

Q. pseudorobur в ископаемых флорах отмечен с миоцена, но в то время, как и в плиоцене он не встречается часто, хотя местонахождения его разбросаны на очень значительной территории от Западной Сибири на востоке, до Франции — на западе.

Еще меньшее распространение имели другие виды подсекции: *Q. hartwissiana* Stev. fossilis, *Q. iberica* Stev. fossilis. Достоверные находки их приведены только в Зап. Грузии из двух-трех местонахождений плейстоценового возраста.

В качестве эквивалента *Q. pseudorobur* приводятся различные виды, но самым близким из них, который теснейшим образом связан с ископаемым, — это *Q. hartwissiana*. Малеев (1935) считает его даже малоизмененным *Q. pseudorobur* в области сохранения третичных флор.

В свете этих данных *Q. pseudorobur* выступает в роли родоначальника современных видов подсекции *Robur*. Но время трансформации его в современные виды пока недостаточно ясно и можно указать лишь приблизительно. Судя по всему, выделение их произошло в конце плиоцена; впоследствии, оказавшись в различных климатических и орографических условиях, дифференцировались в локализованные географические расы, из которых отдельные по сей день еще не обособлялись в хорошо разграниченные виды. Во всяком случае, тот факт, что современные *Q. hartwissiana*, *Q. iberica*, *Q. robur* описаны только с плейстоцена, свидетельствует об их образовании не раньше конца третичного периода.

Естественно предполагать, что ответвление от предка различных современных видов происходило в разное время, и в этом отношении вышеуказанные дубы Зап. Грузии *Q. iberica* и особенно *Q. hartwissiana* представляются нам одними из древних. При этом помимо верхнеплиоценового их образования учитываются и более примитивные черты строения, отмеченные еще Малеевым (1. с.). Весьма интересно также, что описанный в понте Кодора *Q. kodoriga* Kol. обнаруживает большое сходство с *Q. hartwissiana* и является, вероятно близкой предковой формой последнего.

Современные виды робуроидных дубов имеют родственные связи не только между собой. Значительное сходство их, согласно Малееву, наблюдается также с аналогичной группой североамериканских и весьма близких к ней восточноазиатских дубов. О родственных отношениях дубов из подсекции *Robur*, особенно *Q. iberica* с видами Восточной Азии, в частности *Q. aliena* Bl. указывается и в новейшей литературе (Меницкий, 1972).

Близкая связь современных лесных видов Зап. Грузии *Q. iberica* и *Q. hartwissiana* со многими восточноазиатскими, несомненно подтверждает их происхождение от одного общего предка, произрастающего в третичное время на евразийском континенте.

Род *Stuartia* L.

Существование ряда видов и родов влажносубтропического климата в верхнеплиоценовых и нижнеплейстоценовых флорах Зап. Грузии отмечено давно и не вызывает сомнения. Однако среди них имеются отдельные представители, присутствие которых в столь молодых флорах становится особо интересным. К числу таких относится род *Stuartia* из позднеплиоценово-постплиоценовой флоры южных районов Грузии (Гурия), ранее не известных ни для одной ее флоры.

Род *Stuartia* вообще не отличался большой распространенностью в третичных флорах Евразии, не говоря уже о том, что на американском континенте он в ископаемом состоянии не отмечен вовсе.

В неогеновых флорах Европы единичные находки рода известны с нижнего миоцена, в основном же он приводится для плиоценовых флор Германии и Польши. Местонахождение *Stuartia* в Зап. Грузии в этом отношении является как бы связывающим звеном этих, весьма отдаленных точек, допускающих одновременно наличие представителя рода и в других палеофлорах Евразии.

В Евразии существует несколько видов *Stuartia* (Mädler, 1939; Kirchheimer, 1957; Szatler, 1954; Tanai, 1967), а в Зап. Грузии — *S. emarginata*.

Кроме Японии и Зап. Грузии представители рода позже верхнеплиоценового времени нигде не отмечены, что позволяет предполагать, что они произрастали здесь дольше, чем в странах Зап. Европы и вместе с некоторыми другими являлись последними остатками многообразной влажносубтропической флоры третичного периода Грузии, вымирающими окончательно во время последнего вюрмского оледенения. С другой стороны, этот факт также говорит и о том, что все те позднеплиоценово-плейстоценовые виды, эквиваленты которых ныне сохранились только в субтропических областях земного шара, экологически были несколько иными, видимо, более стойкими, переносящими низкие температуры, хотя климатический режим Зап. Грузии благоприятствовал произрастанию в то время многих теплолюбивых видов растений.

Род *Ulmus* L.

Один из немногих родов, достоверные остатки которого известны с верхнего мела. К этому времени относятся находки, в основном из Казахстана и востока Азии: они указаны также (Dogf, 1942) и для западной части Сев. Америки, не выходя нигде за пределы 60° с. ш. С начала третичного периода представители *Ulmus* попадают уже чаще и в течение палеогена они распространяются по всему умеренному поясу достаточно широко. Примечательно, что в палеогене наличие рода указывается и для южного полушария — Австралии и Новой Зеландии (Ettingshausen, 1886, 1887), что говорит о существовании видов рода по обе стороны тропического пояса. Не-

оген, в особенности миоцен, был, видимо, самым благоприятным периодом для развития сем. Ulmaceae в целом и *Ulmus* в частности. Он получает большое распространение в то время не только в высоких северных широтах, но охватывает многие южные районы Евразии и Сев. Америки. На Кавказе по микроостаткам ильмы приводятся с олигоцена, а в миоцене уже описано несколько видов.

В течение мела-неогена отмечено множество видов, среди которых наиболее древними и чаще встречающимися в палеогене Евразии являются *U. braunii* Heer и *U. pluinervia* Ung. Характерно, что эти виды имеют большое сходство с современным *U. campestris* L. Большая близость с нынешними видами отмечается и у более древних ископаемых остатков *Ulmus*. И. А. Грудзинская (1967), например, указывает на идентичность даже меловых *Ulmoides* с современным представителем этого подсемейства и считает, что еще в то время морфологическая дифференциация ильмовых была близка к современной.

В более молодых неогеновых флорах преобладающее положение занимают уже другие виды — *U. carpinooides* Goerr. и *U. longifolia* Ung. Они являются характерными компонентами и для мио-плиоценовых флор Зап. Грузии.

U. carpinooides приводится с олигоцена из немногих пунктов Казахстана, Японии и Аляски. В миоцене площадь распространения его чрезвычайно расширяется, охватывая также Европу и Кавказ. В плиоцене не наблюдается заметных изменений в ареале этого вида, но в плейстоцене достоверных остатков его почти нигде уже нет.

Современным эквивалентом ископаемого большинство авторов считает *U. campestris*, некоторые склонны сблизить его с европейским *U. laevis* Pall. Это вызвано большой амплитудой варьирования листовой пластинки и главное зубчатости края *U. carpinooides*. Однако простая или двойная зубчатость листьев, свойственная этому виду, также характерна и для современного его эквивалента *U. campestris*, почему ископаемые листья с обоими типами зубчатости относят к одному виду, — *U. carpinooides*.

Родственные *U. carpinooides* виды произрастают ныне в Евразии, доходя на востоке до Японии и Китая.

U. longifolia — вид, возможно немного древнее *U. carpinoides*. Он берет начало с эоцена, в олигоцене описывается из многих местонахождений умеренной Азии и единичных — Зап. Европы. В миоцене подобно предыдущему виду *U. longifolia* получает наиболее широкое распространение, особенно на юго-востоке Азии и в Зап. Европе, но не доходит до столь высоких широт как *U. carpinoides*. В плиоцене ареал *U. longifolia* значительно сокращается на востоке, но намечается расселение его на севере Европы, и в этот период он достигает, вероятно, северных пределов своего распространения. В плейстоцене указанный вид, по-видимому, вымирает, хотя его и приводят из Югославии. *U. longifolia*, как показывает анализ материала, ни прямых потомков, ни близких видов на территории Евразии не оставил. Современный вид, с которым сравнивают его, — это *U. alata* из Сев. Америки, но по мнению И. А. Грудзинской, *U. longifolia* имеет более тесные связи и с *U. villosa* из Гималаев.

Отмечая распространение наиболее примитивных видов *Ulmus* ныне в умеренных широтах, Паланджян (1953) предполагает возникновение его в гипотетическом центре (таким он считает Сев. Китай); откуда произошло распространение рода в относительно умеренном поясе и уже отсюда впоследствии перешел в тропики.

Монограф рода И. А. Грудзинская (1967) указывает, что наиболее древние виды *Ulmus*, представленные полувечнозелеными формами, ныне распространены в тропической и субтропической зонах Юго-Восточной Азии. Отдельные виды отмечены около экватора и на востоке Австралии. Следует учесть также, что древний ареал рода не был приурочен только к высоким широтам, он заходил за пределы тропиков как в северном, так и в южном полушарии. Исходя из этого, автор предполагает, что формирование рода *Ulmus*, как и *Ulmaceae* в целом произошло по краям тропической зоны, откуда они расселились потом к северу и к югу.

В настоящее время ильмы, в основном, произрастают у нас в широколиственных лесах в качестве примеси, чистые насаждения образуют редко. Возможно, в третичное

время они также не были основными породами лесных формаций, но принимали большое участие в создании фито-ландшафтов.

Род *Vitis* L.

В ископаемых флорах Зап. Грузии остатки представителей рода в основном приурочены к нижне и средне плиоценовым отложениям. В данном случае мы остановимся только на двух видах: *Vitis silvestris* Gmel. fossilis и *V. parasilvestris* Kirch., не только как характерных для киммерийской флоры, но и как наиболее интересных с точки зрения происхождения и дальнейшей их эволюции.

По имеющимся источникам первые сведения о *V. parasilvestris* относятся к верхнему олигоцену, а о *V. silvestris fossilis* к верхнему миоцену. Оба они встречаются (последний гораздо реже) вплоть до плиоцена.

V. parasilvestris обычен для европейских флор с миоценового периода. С плиоцена, в частности, киммерия, указанный вид встречается и на Кавказе.

V. silvestris fossilis очень ограничен в распространении. Наиболее достоверные находки вида мы имеем на Кавказе с плиоцена, хотя его ареал вряд ли был ограничен только Кавказом.

К сожалению, мы не располагаем соответствующими данными об этих видах в прошлом. Недостаточно изучены, как отмечает Д. И. Сосновский (1949), и современные виды винограда в систематическом отношении. Поэтому по истории рода *Vitis*, отдельных его видов и отношении современного дикого винограда к ископаемым видам рода существуют многочисленные, иногда противоречивые мнения исследователей (Криштофович, 1938; Kirchheimer, 1941; Палибин, 1946 и др.).

В последнее время в результате исследования семян ископаемых и современных видов винограда (Рухадзе, 1968) выяснилось, что два ископаемых вида — *V. parasilvestris* и *V. silvestris fossilis* представляют собой одну популяцию форм с широковарьирующими признаками. При этом особо интересным

является тот факт, что этими исследованиями удалось установить начало дивергенции этих признаков и большую близость видов между собой.

Другим важным выводом является обнаружение близкой связи между *V. parasilvestris* и современным *V. silvestris*, которую раньше признавал только Кирхгеймер.

Кроме того, эти данные дают нам возможность констатировать древность *V. parasilvestris*, от которого в среднем плиоцене берет начало *V. silvestris fossilis*, а также отметить, что ископаемый и современный *V. silvestris* больше сходен с *V. parasilvestris*, чем между собой по причине отдаленности их признаков. Несмотря на это, пока все же остается неясным путь дальнейшего развития *V. silvestris fossilis* так же, как время выделения современного *V. silvestris* от *V. parasilvestris* и его формирования.

Возможно, что *V. silvestris fossilis* в плиоценовых флорах Европы имел достаточно широкое распространение, но ввиду большого сходства с *V. parasilvestris* некоторые авторы (например, Кирхгеймер) признавали его за последний.

V. silvestris, судя по данным как палеоботаники, так и систематики,—вид сравнительно молодой, но, по всей вероятности, не моложе плиоцена. При более позднем происхождении он не успел бы занять такой огромный ареал и образовывать столь большое количество форм. Приуроченность в настоящее время *V. silvestris* к древним реликтовым лесам также говорит в пользу этого предположения. Подобное мнение о *V. silvestris* высказывал и И. В. Палибин (1946), когда рассматривал связь современного винограда с ископаемым. И, наконец, об этом же свидетельствуют находки винограда из верхнеплиоценовых-нижнеплейстоценовых отложений Дарвоза, которые, по Овчинникову и Лазаревой (цит. по Васильченко, 1946), имеют сходство с некоторыми формами дикого винограда Таджикистана.

Однако, в плейстоцене происходит разъединение когда-то сплошного ареала вида (Палибин, 1946; Пачоский, 1912 и др.), вызванное скорее аридизацией климата, чем похолоданием.

Таким образом, палеоботанические данные последних лет, хотя и уточнили видовой состав, близких к современному виду виноградов и наметили пути их возможной эволюции, но связь предков с другими третичными видами винограда, широко распространенными в Европе, пока не установлена.

А. Н. Криштофович (1938) отмечал, что виды винограда с мела до верхнего плиоцена принадлежали скорее к американским типам, чем к современным. Поэтому он допускал появление винограда, тяготеющего к современным, европейским с миоцена, и местом его происхождения считал Средиземноморье.

Новейшие палеоботанические данные вносят поправку к мнению А. Н. Криштофовича только в том, что время появления винограда, подобного современным европейским, отодвигается назад — в олигоцен.

Данные говорят, что в плиоцене Зап. Грузии произошло значительное число видов винограда с ограниченным ареалом, которые в отдельные периоды плиоцена вымерли, оставив в настоящее время только *V. silvestris*. Если судить по био-экологической особенности этого вида, то можно думать, что и его предки развивались в таких же примерно условиях, в приречных лесах теплоумеренного и умеренного климата.

Род *Zelkova* Spach.

Среди ископаемых растений найдется немного таких, которые имели бы столь широкое распространение в северном полушарии, как виды рода *Zelkova*. В течение верхне-мелового-плиоценового периодов род расселяется на огромной территории от Тихого до Атлантического океана и создает почти сплошной ареал с наибольшим числом видов в Европе, на Кавказе и в Японии.

В Евразии *Zelkova* упоминается с мелового периода. Но эти находки пока единичные и определены только до рода. С эоцена известны уже несколько видов дзельквы, главным образом из Сев. Америки, где они в течение эоцена-олигоцен-

на достигают наибольшего распространения. С олигоцена дзельква становится обычным компонентом флоры и для Евразии. В миоцене отмечается распространение ее почти по всей Голарктике за исключением ее северной части. Однако существование рода в высоких широтах вообще не исключено. В сеноне Гренландии, по данным И. Н. Свешниковой и Л. Ю. Буданцева (1969), найдены листья, близкие к современной *Zelkova*. В плиоцене наблюдается широкое, почти сплошное распространение дзельквы в Зап. Грузии, где немало также и миоценовых находок, допускающих возможность произрастания ее, по крайней мере, с верхнего олигоцена.

В плейстоцене некоторые третичные виды дзельквы исчезают с большей части территории бывшего распространения. Совершенно вымирают на американском континенте, в Евразии же в результате разрыва ареала оказываются приуроченными к разным флористическим областям в относительно небольших по площади убежищах, находящихся в Восточном Средиземноморье (о. Крит, Закавказье, Сев. Иран) и в Юго-Восточной Азии (Япония, Китай, о. Формоза).

Как показывает пересмотр материала, раньше, как и теперь род *Zelkova* не отличался большим видовым разнообразием. Не принимая во внимание данных палеоботаников (Андреанский и др.), которые явно преувеличивают количество реально существующих видов, число достоверно определенных таксонов едва доходят до десятка.

В более ранних флорах описывались разные виды дзельквы, начиная с олигоцена и, главным образом, миоцена в основном приводится уже *Z. zelkovifolia* (Ung.) Bůzek et Kotlaba.

Этот факт, а также сходство последней с видами дзельквы из более ранних флор (например, *Z. kushironensis* Oisi and Huzioka из эоцена Японии) говорит, надо полагать, о большой древности вида, чем он отмечен в ископаемом состоянии и возможности его становления с возникновением рода *Zelkova*.

Не менее близкую связь обнаруживает данный вид с некоторыми современными дзельквами, в первую очередь с *Z. acuminata* (Lindl.) Planch. и *Z. carpinifolia* (Pall.) Dipp. В ряде случаев авторы затрудняются найти из этих видов более близко стоящий к ископаемому. Андреанский (Andreanszky, 1959) считает например, что *Z. praelonga*, описанный им из миоцена Венгрии, может соответствовать *Z. acuminata*, *Z. carpinifolia* и *Z. zelkovifolia*.

Z. cushiroensis, по Танаи (Tanai, 1970), имеет близкое сходство как с *Z. acuminata*, так и *Z. zelkovifolia*.

Такое сходство *Z. zelkovifolia* с двумя современными видами можно объяснить только происхождением последних от ископаемого, что однако несколько противоречит данным исследования современных видов дзельквы.

По С. К. Черепанову (1957), например *Z. acuminata* и *Z. carpinifolia* образуют два самостоятельных генетических ряда и получают различные пути эволюции. Следовательно, они не могут быть столь близкими, как это наблюдается на палеоботаническом материале.

Подобное несоответствие данных не позволяет правильно рассматривать вопросы, связанные с развитием ископаемых и современных видов дзельквы, тем не менее нам представляется на основе палеоботанических данных более вероятным, что *Z. zelkovifolia* является исходной формой, от которой могли получить начало *Z. acuminata* и *Z. carpinifolia*. В таком случае их можно считать и более древними, чем все остальные современные виды, которые, вероятно, более позднего, верхнеплиоценового происхождения (согласно Крейзелю, 1919; Стефанову и Иорданову, 1929; *Z. zelkovifolia* является исходным типом, из которого развились современные кавказский, японский и китайский виды).

Третичный реликт Кавказа — *Z. carpinifolia fossilis* отмечена во многих флорах Евразии, начиная с сармата. Однако остатки дзельквы до верхнего плиоцена в последнее время относят к *Z. zelkovifolia*.

В верхнем плиоцене *Z. carpinifolia* получает широкое распространение на Кавказе, но видимо заходила также в

некоторые страны Зап. Европы. Сокращение ареала происходит в плейстоцене и после этого периода она сохраняется в основном в Зап. Грузии и в Талыше, меньше — в Нагорном Карабахе, где часто встречается с дубами, грабом, железным деревом, самшитом и др. Многие особенности роста говорят об ее мезофильной природе, но она сравнительно хорошо переносит и относительно сухие условия, так же как и довольно низкие температуры.

Z. carpinifolia имеет сходство с китайскими видами дзельквы, из которых, по Черепанову (l. c.), она близко стоит к *Z. schneideriana* Mazz., которых он считает видами одного генетического ряда. Эти данные свидетельствуют о глубокой и тесной связи *Z. carpinifolia* с видами современной восточноазиатской флоры и, в первую очередь, — китайской.

Приведенные данные позволяют отметить следующее.

Многие рассмотренные нами роды и виды находятся между собой в родственных отношениях. Особо следует отметить связь большинства видов, произрастающих ныне в Средиземноморской области (*Carpinus orientalis*, *Vixus sempervirens*, некоторые виды рода *Alnus* и др.) с флорой Восточной Азии. К последней тяготеют также некоторые виды (*Juglans cinerea*, *Thuja occidentalis*) североамериканской флоры, отдельные же виды (виды рода *Ulmus*) обнаруживают связь как с восточноазиатской, так и североамериканской флорами.

Отсюда вытекает, что предки большинства растений современной средиземноморской, а некоторые, возможно, и североамериканской флоры в прошлом имели близкую связь с Восточной Азией. Существующие теперь далекие разрывы ареалов их производных, генетически более или менее близких между собой видов, произошли в верхнетретичном, отчасти, — четвертичном периоде.

Виды средне- и верхнеплиоценовой флоры Зап. Грузии приведенные выше, в прошлом имели широкое распространение; одни из них занимали огромную территорию от Восточной Азии до Атлантического побережья Сев. Америки (*Liquidambar europaea*, *Quercus periiifolia*, *Juglans cinerea*, отдельные виды рода *Carpinus*, *Ulmus* и др.). С верхнего плиоцена происходит,

в основном, сокращение ареала многих видов, в том числе и молодых, и вымирание некоторых, наиболее древних. Однако, процесс вымирания растений в условиях колхидского рефугиума шел постепенно: здесь большинство видов сохранилось дольше, чем в Европе и в других районах Кавказа, что видно из того, что до верхнего плейстоцена еще присутствовало у нас немало видов субтропического или даже тропического корня. И хотя, после указанного периода они исчезают также на этой территории, тем не менее нельзя не отметить того факта, что Колхида, после Восточной Азии является тем убежищем, в котором сохранилось, вероятно, наибольшее количество видов плиоценовой флоры Евразии.

Судя по местонахождениям ископаемых флор, рассматриваемые нами растения не заходили далеко на север и за исключением некоторых (секвойя, тсуга, сосна, ива, тополь и др.) дальше 50—53° с. ш. не отмечены. Но в олигоцене-миоцене, после сокращения ареала видов с востока Евразии (видимо в связи с высыханием Тетиса и изменением климата в сторону континентальности), а в мио-плиоцене — севера эти растения сохраняются, в основном, в пределах Зап. Европы и Кавказа, а с верхнего плиоцена — в их южных районах.

Анализ ископаемого и современного материала по таким третичным реликтам флоры Зап. Грузии как *Abies nordmanniana*, *Betula litwinowii*, *Salix alba* и некоторые другие не подтверждает мнения отдельных исследователей об их инвазии на Кавказе в четвертичное время. Наличие этих видов во флорах верхнего плиоцена и нижнего плейстоцена говорит в пользу их существования здесь задолго до четвертичного периода.

В период широкого распространения реликты флоры Зап. Грузии (бук, граб, каштан, пихта и др.) принимали участие в олигодоминантных, а возможно и полидоминантных лесах, но в верхнем плиоцене и плейстоцене они уже образуют лесные формации с их доминированием.

Большинство видов из выше рассмотренных появляются на Кавказе с миоцена, однако, это не может означать, что они отсутствовали здесь до указанного периода.

Отдельные представители могли проникнуть к нам, конечно, и в это время в связи с отступлением их с севера на юг, но в основном они существовали здесь задолго до этого периода, являясь элементами флоры берегов Тетиса и Паратетиса.

Наблюдаемое значительное сходство морфологических признаков миоценовых, а иногда и олигоценых видов с современными, в особенности среди родов *Carpinus*, *Fagus*, *Ginkgo*, *Pterocarya*, *Zelkova* и др. указывает на большую консервативную природу растений, а также на возможное существование их раньше, чем это отмечается в ископаемых флорах.

ГЛАВА IV

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СРЕДНЕ, ВЕРХНЕПЛИОЦЕНОВЫХ И ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ФЛОР И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ

Исследование флор указанных периодов вызывает исключительно большой интерес. Этот отрезок геологического времени ознаменован многими важными событиями в жизни растительного мира, среди которых особое место занимает два периода; первый, когда на грани киммерия и куяльника в развитии флоры и растительности наблюдаются заметные изменения, и второй, когда в конце плейстоцена, пройдя сложный путь исторического развития, эта флора и растительность приобретают уже современный облик.

ФЛОРА КИММЕРИЙСКОГО ВЕКА

Киммерийская флора Зап. Грузии — одна из богатейших и наиболее всесторонне исследованных. Помимо отпечатков листьев довольно детально изучены споры и пыльца, а также семена и плоды растений. В настоящее время известно более 250 ископаемых видов древесно-кустарниковых и травянистых растений, что позволяет отметить основные моменты динамики и смен флор и растительности этого периода.

Киммерийские отложения Абхазии, по сравнению с другими районами Зап. Грузии, исследованы палеоботанически более подробно. Растительные остатки в виде отпечатков листьев, плодов и семян, найденные здесь в различные годы А. А. Колаковским в так называемых «дуабских слоях» и определенные им, П. И. Дорофеевым и А. А. Абрамовым, отличаются большим видовым разнообразием при высокой достоверности определения.

Из дуабской флоры Абхазии на данном этапе исследования по макроостаткам известны почти все основные типы растений.

Мхи

- | | |
|---|--|
| Anomodon longifolius (Schleich.) Hartm. | E. pulchellum (Hedw.) Dix. |
| A. viticulosus (Hedv.) Hook. | E. cetterstedtii Strm. |
| Brachythecium selesbrosium
(Web. et Mahr.) Br. et Sch. | Heterocladium heteropterum
(Bruch.) Br. et Sch. |
| B. velutinum (Hedv.) Br. et Sch. | Homallia lusitanica Schimp. |
| Cirriphyllum piliferum (Hedw.)
Grout. | H. trichomanoides (Hedw.) Br.
et Sch. |
| Claopodium kolakowskyi A.
Abr. et I. Abr. | Homalothecium sericeum (Hedw.)
Br. et Sch. |
| C. perssonii A. Abr. et I. Abr. | Hylocomiastrum pyrenaicum
(Spruce) Fleisch. |
| C. whippleanum (Sull.) Ren. et Gard. | Isothecium myurum (Brid.) Brid. |
| Clasmatodon parvulus (Hemph.)
Sull. | Neckera besserii (Lob.) Jur. |
| Ctenidium molluscum (Hedw.)
Mitt. | N. complanata (Hedw.) Hüb. |
| Echinodium savicziae A. Abr. et I. Abr. | N. crispa Hedw. |
| Eurhynchium meridionale (Schimp.) De Not. | Platyhypnidium riparioides
(Hedw.) Podp. |
| | Pleuropus euchloron (Bruch.)
Broth. |
| | Thamnium alopecurum (Hedw.)
Br. |
| | Thuidium philibertii Limpr. |

Плауновые

Selaginella pliocenica Dorof.

Папоротники

Ceratopteris duabensis Kol.

Struthiopteris filicastrum All.
fossilis

Голосеменные

Cathaya abchasica Sveshn.

Glyptostrobus europaeus (Br.)
Heer

Ginkgo occidentalis Samyl.

Helia salicornoides Ung.

Покрытосеменные

Однодольные

Cladium aff. *mariscus* (L.) R. Br.

Potamogeton pectinatus L. fos-
silis

Cyperus glomeratus L. fossilis

Sparganium nanum Dorof.

Двудольные

Acer pseudomonspessulanum
Ung.

A. ludwigii (A. Br.) Dorof.

A. trilobatum A. Br.

Aniba longifolia Kol. et Schak.

Actinidia arguta (Sieb. et Zucc.)
Planch. fossilis

Aralia cf. *continentalis* Kitag.

A. faeolata C. et R. Reid.

A. cf. cordata Thunb.

Ajuga antiqua C. et R. Reid.

A. cf. hispida Michx.

Alnus angustifolia Kol.

A. cf. hypoleuca Presl.

A. cf. barbata CAMEY

Betula sp. (1)

A. hoernesi Stur

Bothrocarium controversum

A. subcordata fossilis Kol.

(Hemsl.) Pojark. fossilis

Ampelopsis europaea Dorof.

Buxus sempervirens fossilis En-
gelh.

Carpinus grandis Ung.

- C. cf. orientalis* Mill. (1)
Carya serriifolia Kr.
Castanea atavia Ung. (1)
Ceanothus ebuloides O. Web.
Cinnamomopyllum buchii (He-
er) Kol. et Schak.
C. cinnamomeum (Rossm.) Kol.
(1)
Corylus avellana L. fossilis
Cotoneaster sp. (1)
Daphne cf. pontica L. (1)
Eucommia cf. ulmoides Oliv.
Eurya cf. japonica Thunb.
Fagus attenuata Goepf.
Halesia crassa (C. et M. Reid.)
Kr.
H. aff. diptera Ellis.
Heracleocarpum protoponticum
Kol.
Juglans cinerea fossilis Bronn.
J. zaisanica Iljinsk. (1)
Laurophyllum abchasica Kol.
et Schak.
L. duabense Kol. et Schak. (1)
L. nobile Kol. et Schak. (1)
L. simile Kol. et Schak.
Leitneria floridana Champ. fos-
silis
Leucothea protogea (Ung.) Sch-
imp.
Liquidambar europaea A. Br.
Magnolia georgica Kol. (1)
Magnolia cf. kobus DC.
Meliosma caucasica Dorof.
Myrica cf. salicina Ung. (1)
Nyssa disseminata (Ludw.) Kr.
Persea braunii Heer (1)
P. styracifolia Web. (1)
Phellodendron amurense Rupr.
fossilis
Platanus platanifolia (Ett.)
Knobl.
Populus balsamoides Goepf.
P. leucophylla Ung.
P. populina (Ung.) Knobl.
Pterocarya pterocarpa (Michx.)
Kunth. fossilis
Quercus neriifolia A. Br.
Ranunculus reidii Szafer.
Salix cinerea L. fossilis
S. varians Goepf.
Sambucus ebulus L. fossilis
Schima walichii (DC) Choisy
Sinomenium cantalense (E. M.
Reid.) Dorof.
Sterculia ramesiana Sap.
Styrax aff. japonica Sieb. et
Zucc.
Tectocarya lusatica Kirchh.
Thelycrania sanguinea (L.) Fo-
urr. fossilis
Trichosanthes fragilis Reid.
Ulmus carpinoides Goepf.
U. logifolia Ung.
Viburnum lantana L. fossilis (1)
V. pliocenicum (Sap. et Mar.)
Kol.
V. tenuilobatum (Sap.) Kol.
Vitis parasilvestris Kirchh.
V. silvestris Gmel. fossilis
Zelkova zelkovifolia (Ung.) Bü-
zek et Kotl.

Первое, что бросается в глаза при знакомстве с составом киммерийской флоры Дуаба — это обилие мхов. По богатству видов она не имеет равных ни в пределах СССР, ни в других странах. Большинство ископаемых видов, как отмечают Абрамовы (1959), почти идентичны с современными, но есть и такие, которые не имеют эквивалентов на Кавказе или в близких к нему странах. Эти вымершие виды обнаруживают сходство с мхами субтропической и тропической областей Индомалая, Макаранезии и др., что подтверждает существование тесной генетической связи флоры Зап. Грузии с флорами указанных стран.

В дуабской флоре только два вида папоротниковых, но они совершенно различной экологической природы. Немногочислен также видовой состав голосеменных, но тем не менее здесь представлены как более древние, так и молодые роды и виды. Особо следует отметить присутствие во флоре своеобразного и примитивного рода *Cathaya*, который, очевидно, непрерывно существовал на территории Зап. Грузии с сарматского века. Вообще по голосеменным киммерийская флора Дуаба проявляет определенную преемственность не только с палеогеновой, но и сарматской Зап. Грузии, в которых имеется немало общих видов этой древней группы.

Основное ядро дуабской флоры — покрытосеменные, преимущественно двудольные. Однодольные же составляют всего лишь 6% всей флоры, содержат, главным образом, травянистые растения, широко известные также из других флор Европы и Кавказа еще с миоцена. Однодольные в киммерии, надо полагать, были в большом разнообразии, но все же не являлись характерными для этой флоры.

Ведущее положение занимали в дуабской флоре древесно-кустарниковые растения. Если судить по экологии их современных видов-эквивалентов, то в Дуабе восточноазиатский элемент значительно преобладает над остальными. Многочисленные также виды, ныне сохранившиеся в североамериканском рефугиуме. Средиземноморский элемент малочисленен, к тому же его виды имели ограниченное распространение. Они составляют всего лишь около 7% всей флоры. Здесь, кроме одного рефугиально североамериканского рода

Seanothus, ныне обычного компонента чаппарелей, все средиземноморские представители — элементы субксерофильных лесов.

Группа умеренных лесных флор не является характерной для киммерийской флоры Дуаба. Сюда объединяются травянистые и те исключительно листопадные древесно-кустарниковые растения, эквиваленты которых ныне приурочены к палеоарктическим и голарктическим флорам.

Недавно была найдена в Абхазии еще одна флора киммерийского возраста. Обработка ее еще не закончена, но из предварительных данных видно, что она значительно обогатила существующий состав не только новыми видами (виды родов *Acanthopanax*, *Cassiophyllum*, *Castanopsis*, *Quercus*, *Styrax* и др.), но и родами (*Cissus*, *Hamamelis*, *Pentopanax*, *Rapanea*). Интересно, что и эти новые таксоны в основном имеют родственные связи с современной восточноазиатской флорой, и хотя большинство из них листопадные, являлись, судя по обилию отпечатков, существенными компонентами влажнотропического и отчасти влажнотеплоумеренного леса.

Еще больше обогатился видовой состав киммерийской флоры Абхазии после изучения ее методом спорово-пыльцевого анализа.

Н. Д. Мchedlishvili (1963) приводит:

Плауновые

Lycopodium sp.

Selaginella fusca N. Mch.

Папоротники

Alsophila sp.

Dicksonia aff. *antarctica* A.

Anogramma sp.

Br.

Cryptogramma sp.

Filicites verus N. Mch.

Cyatheaceae gen. sp.

Hymenophyllum rotundum N.

Cyathea sp.

Mch.

Cyclophorus sp.

Hymenophyllum sp.

Cystopteris sp.

Lygodium sp.

<i>Osmunda</i> sp.	<i>Pteris</i> aff. <i>cretica</i> L.
<i>Polypodium</i> aff. <i>aureum</i> L.	<i>Salvinia</i> sp.
<i>P.</i> aff. <i>serratum</i> (Wild.) Futo	<i>Schizaea</i> sp.
<i>P. tuberculatum</i> N. Mtch.	<i>Woodsia</i> sp.
<i>Poplypodium</i> sp.	<i>Woodwardia</i> sp.

Голосеменные

<i>Abies</i> aff. <i>nordmanniana</i> (Stev.) Spach.	Pinaceae gen. sp.
<i>Cedrus</i> <i>saurae</i> N. Mtch.	<i>Pinus</i> sp. подрода <i>Diploxilon</i>
<i>Ephedra</i> sp.	<i>Pinus</i> sp. подрода <i>Haploxilon</i>
<i>Ginkgo</i> sp.	<i>Podocarpus</i> sp.
<i>Glybtostrobus</i> sp.	<i>Sequoia</i> sp.
<i>Juniperus</i> sp.	Taxodiaceae gen. sp.
<i>Picea</i> <i>minor</i> N. Mtch.	<i>Taxodium</i> sp.
<i>P.</i> aff. <i>schrenkiana</i> Fisch. et Mey.	<i>Tsuga</i> sp.

Покрытосеменные

Однодольные

<i>Alisma</i> sp.	Palmae gen. sp.
Gramineae gen. sp.	

Двудольные

<i>Acacia</i> sp.	<i>Chamaenerium</i> sp.	<i>Juglans</i> sp.
<i>Alnus</i> sp.	Chenopodiaceae gen.	Lauraceae gen. sp.
Araliaceae gen. sp.	sp.	<i>Laurus</i> sp.
<i>Aralia</i> sp.	<i>Cinnamomum</i> sp.	<i>Liquidambar</i> sp.
<i>Artemisia</i> sp.	Compositae gen. sp.	Magnoliaceae gen. sp.
<i>Betula</i> sp.	<i>Corylus</i> sp.	<i>Magnolia</i> sp.
Caprifoliaceae gen. sp.	Cruciferae gen. sp.	<i>Menispermum</i> sp.
<i>Carpinus</i> sp.	Ericaceae gen. sp.	Moraceae gen. sp.
<i>Carya</i> sp.	<i>Fagus</i> sp.	<i>Myrica</i> sp.
<i>Castanea</i> sp.	<i>Ficus</i> sp. (1)	Nymphaeaceae gen.
<i>Celtis</i> sp.	<i>Ilex</i> sp.	sp.

<i>Nymphaea</i> sp.	<i>Quercus</i> sp.	Ulmaceae gen. sp.
<i>Nyssa</i> sp.	<i>Rhus</i> sp.	<i>Ulmus</i> sp.
<i>Ostrya</i> sp.	<i>Salix</i> sp.	Umbeliferae gen. sp.
<i>Pistacia</i> sp.	<i>Saururus</i> sp.	<i>Viburnum</i> sp.
<i>Platanus</i> sp.	<i>Sterculia</i> sp.	<i>Zelkova</i> sp.
<i>Pterocarya</i> sp.	<i>Tilia</i> sp.	

Как видно из данного списка растений, палинологический анализ позволил Н. Д. Мchedlishvili выявить большое разнообразие хвойных и особенно папоротниковых.

Подавляющее большинство папоротников, по Мchedlishvili, в основном приурочено к среднему горизонту дуабских отложений. Это именно те виды и роды, которые в настоящее время являются обитателями тропических и субтропических областей. На территории не только Зап. Грузии, но и многих прилегающих районов ни один представитель этой группы не сохранился до наших дней. Исключение составляют только папоротники из сем. *Neurophyllaceae*, споры которых в киммерии часто встречаются во всех горизонтах. Вероятно некоторые виды этого семейства являлись наиболее пластичными и стойкими, благодаря чему один из них *N. tubridgense* (L.) Sm. пережил неблагоприятные периоды и поныне сохранился в южных районах Зап. Грузии.

Эти данные значительно обогащают наше представление о составе травяного покрова лесной растительности, в котором были широко представлены разнообразные папоротники, в том числе, вероятно, и древовидные, а также лианы.

Не менее оригинальны голосеменные. По пыльце здесь дополнительно отмечены такие древние хвойные, как *Cedrus*, *Taxodium*, *Sequoia* и др., по которым значительно укрепляется связь Дуаба с более древними флорами Зап. Грузии.

Как показывает спорово-пыльцевой анализ, участие во флоре голосеменных не было одинаковым. Судя по спектру, преобладающее положение занимали представители из семейства *Pinaceae*, особенно роды *Abies* и *Cedrus*, широко были развиты также семейства *Taxodiaceae*. Пыльца этих растений встречалась обильнее других во всех трех горизонтах Дуаба,

между тем как *Glyptostrobus*, *Podocarpus*, *Sciadopythis* и др. были отмечены единично и то во втором горизонте, то есть в том, в котором были сосредоточены и папоротники субтропического и тропического происхождения. Судя по характеру флоры этого горизонта, Н. Д. Мchedlishvili предполагает существование наиболее теплого и влажного климата.

Спорово-пыльцевой анализ несколько пополнил видовой состав покрытосеменных. Из однодольных заслуживает внимания семейство *Palmae*, а из двудольных — *Ficus* и некоторые ксерофильные растения, как *Acacia*, *Rhus*, *Pistacia*, *Celtis* и др.

Крайне недостаточно исследованы киммерийские отложения Мегрелии. Состав флоры изучен только из одного пункта, откуда, по данным палинологического анализа Н. Д. Мchedlishvili (1963), установлены:

Папоротники

<i>Cyatheaceae</i> gen. sp.	<i>Polypodium</i> aff. <i>aureum</i> N.
<i>Filicites verus</i> N. Mtch.	Mtch.
<i>Hymenophyllum rotundum</i>	<i>P. tuberculatum</i> N. Mtch.
N. Mtch.	<i>Woodwardia</i> sp.
<i>Polypodiaceae</i> gen. sp.	

Голосеменные

<i>Abies</i> aff. <i>nordmanniana</i> (Stev.) Spach.	<i>Pinus</i> подрода <i>Diploxylon</i>
<i>Cedrus sauræ</i> N. Mtch.	<i>Pinus</i> подрода <i>Haploxylon</i>
<i>Ginkgo</i> sp.	<i>Taxodiaceae</i> gen. sp.
<i>Picea minor</i> N. Mtch.	<i>Taxodium</i> sp.
<i>P.</i> aff. <i>schrenkiana</i> Fisch. et Mey.	<i>Tsuga</i> sp.

Покрытосеменные

<i>Alnus</i> sp.	<i>Caprifoliaceae</i> gen. sp.	<i>Chamaenerium</i> sp.
<i>Araliaceae</i> gen. sp.	<i>Carya</i> sp.	<i>Chenopodiaceae</i> gen. sp.

Compositae gen. sp.	Lauraceae gen. sp.	Sterculia sp.
Dipsacaceae gen. sp.	Nelumbo sp.	Ulmaceae gen. sp.
Fatsia sp.	Pistacia sp.	Umbeliferae gen. sp.
Labiatea gen. sp.	Pterocarya sp.	Viburnum sp.

По этому составу трудно говорить о флоре и условиях ее развития, тем более, что он не может быть полным даже для того местонахождения, не говоря уже о Мегрелии в целом. Следует отметить, что не только киммерийские отложения, но вообще территория Мегрелии, по сравнению с другими районами Зап. Грузии, палеоботанически изучена недостаточно. Отсюда и бедность флоры, и предполагаемое некоторыми авторами ухудшение климата, начиная с верхнего миоцена. В данном случае указанный список флоры Мегрелии, несмотря на его краткость, позволяет говорить о более разнообразном видовом составе в киммерии, с заметным участием термофильных древесно-кустарниковых растений, а также папоротников субтропического и возможно тропического корня.

Киммерийские флоры южных районов Зап. Грузии наиболее детально изучались в последнее время. Эта богатая и оригинальная флора содержит свыше 80 родов исключительно высших растений, кроме одного вида мха.

Из Гурии И. В. Палибин по листьям отмечает наличие *Cinnamomum*, *Magnolia*, *Platanus*, *Rhododendron*.

Исследованием многочисленных образцов из двух горизонтов нижнего и среднего киммерийского яруса Гурии Н. Д. Мchedlishvili (1963) по спорам и пыльце установлено большое разнообразие флористического состава.

Мхи

Sphagnum sp.

Плауновые

Lycopodium sp

Selaginella sp.

Папоротники

- | | |
|----------------------------------|-------------------------------|
| Anogramma sp. | Osmunda sp. |
| Cyatheaceae gen. sp. | Polypodium aff. aureum L. |
| Cyathea sp. | P. aff. serratum (Wild.) Futo |
| Dicksonia aff. antarctica A. Br. | P. tuberculatum N. Mtch. |
| Filicites verus N. Mtch. | Pteris aff. cretica L. |
| Gleichenia sp. | Pteris sp. |
| Hymenophyllum rotundum N. | Schizaea sp. |
| | Mtch. Woodwardia sp. |
| Lygodium sp. | |

Голосеменные

- | | |
|--|-------------------------------|
| Abies cilicaeformis N. Mtch. | P. schrenkiana Fisch. et Mey. |
| A. aff. nordmanniana (Stev.)
Spach. | Picea sp. Sec. Omorica |
| Cedrus sauræ N. Mtch. | Pinus sp. подрода Diploxilon |
| Cryptomeria sp. | Pinus sp. подрода Haploxilon |
| Ephedra sp. | Podocarpus sp. |
| Ginkgo sp. | Sequoia sp. |
| Glyptostrobus sp. | Taxodiaceae gen. sp. |
| Picea minor N. Mtch. | Taxodium sp. |
| | Tsuga sp. |

Покрытосеменные

Однодольные

- | | | |
|-------------------|-----------------|----------------|
| Carex sp. | Palmae gen. sp. | Sparganium sp. |
| Graminae gen. sp. | Pandanus sp. | Typha sp. |

Двудольные

- | | | |
|---------------------|-----------------------|---------------------|
| Alnus sp. | Caryophyllaceae gen. | Chenopodiaceae gen. |
| Araliaceae gen. sp. | sp. | sp. |
| Artemisia sp. | Castanea sp. (1) | Cinnamomum sp. |
| Betula sp. | Caucalis sp. 1) | Compositae gen. sp. |
| Carpinus sp. | Celastraceae gen. sp. | Corylus sp. |
| Carya sp. | Celtis sp. | Crusiferae gen. sp. |

Euonymus sp.	Melia sp.	Rhododendron sp.
Ficus sp.	Menispermum sp.	Rosaceae gen. sp.
Ilex sp.	Nymphaea sp.	Salix sp.
Knautia sp. (1)	Nyssa sp.	Sterculia sp.
Lauraceae gen. sp.	Ostrya sp.	Thalictrum sp.
Liquidambar sp.	Pistacia sp.	Ulmus sp.
Ludwigia sp.	Pterocarya sp.	Umbeliferae gen. sp.
Magnolia sp.	Quercus sp.	Viburnum sp.

Гурийская флора, как по составу, так и экологически сходна с киммерийской флорой Абхазии. Здесь также преобладают покрытосеменные растения термофильного климата, разнообразны также папоротники и голосеменные.

Верхний отрезок киммерийского яруса Гурии был изучен палинологически И. И. Шатиловой (1967). Ею из Гогрети приводится список флоры, где растения определены лишь до рода, а в отдельных случаях — только до семейства.

Плауновые

Lycopodium sp.	Selaginella sp.
----------------	-----------------

Папоротники

Anogramma sp.	Cystopteris sp.	Polypodium sp.
Botrichium sp.	Hymenophyllum sp.	Pteris sp.
Cryptogramma sp.	Ophioglossum sp.	Schizaea sp.
Cyatheaceae gen. sp.	Osmunda sp.	

Голосеменные

Abies sp.	Ginkgo sp.	Podocarpus sp.
Cedrus sp.	Glyptostrobus sp.	Sequoia sp.
Cryptomeria sp.	Picea sp.	Taxodium sp.
Ephedra sp.	Pinus sp.	Tsuga sp.

Покрытосеменные

Однодольные

Palmae gen. sp. Pandanus sp. Typha sp.

Двудольные

Acer sp.	Euonymus sp.	Ostrya sp.
Alnus sp.	Fagus sp.	Pistacia sp.
Aralia sp.	Fatsia sp.	Platanus sp.
Betula sp.	Ilex sp.	Pterocarya sp.
Carpinus sp.	Juglans sp.	Quercus sp.
Carya sp.	Laurus sp.	Rhus sp.
Castanea sp. (1)	Liquidambar sp.	Salix sp.
Celtis sp.	Magnolia sp.	Thalictrum sp.
Cinnamomum sp.	Myrica sp.	Tilia sp.
Cornus sp.	Nymphaea sp.	Ulmus sp.
Corylus sp.	Nyssa sp.	Zelkova sp.

Верхний горизонт киммерия Гурни характеризуется тем же флористическим комплексом, что и нижние и средние с той лишь разницей, что в конце киммерия замечается уменьшение элементов субтропической флоры и некоторое увеличение теплоумеренной и умеренной.

При анализе киммерийской флоры Зап. Грузии мы будем исходить, главным образом, из данных по листовым флорам, используя также и палинологический материал.

Состав флоры показывает, что в киммерийское время в Зап. Грузии господствовали листопадные деревья и кустарники при значительном участии вечнозеленых видов. Травянистые растения занимали весьма подчиненное положение. Наибольшее видовое разнообразие отмечается у листопадных растений из семейств Aceraceae, Betulaceae, Salicaceae, в то время, как вечнозеленые представлены одним или двумя видами, за исключением сем. Lauraceae (12 видов).

Большинство рассмотренные нами в предыдущей главе роды киммерийской флоры имели родственные связи с субтро-

пическими и отчасти тропическими областями Восточной Азии. Следовательно, ядро флоры (38%) Зап. Грузии в среднем плиоцене составляли трансформированные виды этих родов. Ведущая роль в этом комплексе принадлежала видам влажнотеплоумеренного климата, составляющим около 30% киммерийской флоры в целом. Основными здесь были листопадные растения с богатым не только видовым, но и родовым составом. Характерной чертой данного комплекса являлось присутствие определенного числа влажносубтропического элемента, среди которого преобладали вечнозеленые породы. Но если сюда прибавить еще несколько видов из группы с неясной экологией, которые явно тяготеют (особенно виды рода *Cinnamomophyllum*) к восточноазиатской флористической области и роды, установленные палинологическим анализом (*Palmae*, *Pandanus*), несомненно принадлежащие к этой же области, то участие вечнозеленых растений с восточноазиатскими связями в составе флоры станет еще значительнее.

После восточноазиатского в состав киммерийской флоры в процентном отношении идет североамериканский рефугиально-географический элемент. Эта своеобразная группа отличается от первой рядом особенностей. Прежде всего, бросается в глаза малочисленность видов, которые составляют всего 18%. Здесь уже не наблюдается разнообразие влажносубтропических элементов; они представлены только тремя вечнозелеными видами, совершенно отсутствуют листопадные. В этом составе так же, как и в предыдущем, преобладает влажнотеплоумеренный элемент, но в последнем он представлен значительно богаче и оригинальнее. Североамериканская группа отличается от восточноазиатской и содержанием умеренных и гемиксерофильных видов.

Средиземноморский рефугиально-географический элемент представлен еще беднее североамериканского по количеству видов. Здесь наблюдается выпадение одних экологических групп и увеличение других. В этом комплексе совсем отсутствуют, например, виды влажносубтропического климата, а также хвойные. Из влажнотеплоумеренных имеются преимущественно листопадные с незначительной примесью вечнозеленых.

Средиземноморская область нами рассматривается более широко. Поэтому в нее включены виды, произрастающие как в низменных районах, в условиях засушливого климата, так и в горных, с более влажным и ровным климатом.

В киммерийской флоре отмечено также наличие палеоарктического и голарктического элемента (10%), который объединяет виды широкого распространения в умеренных широтах Евразии. Но эти виды не характерны для киммерийской флоры и за исключением *Populus populina* и *Ulmus carpinoïdes*, известны в отложениях спорадически.

Итоги ботанико-географического анализа киммерийской флоры Зап. Грузии можно сформулировать в виде следующих основных положений.

Флора киммерийского века по богатству и оригинальности мало чем уступала более древним миоценовым и нижнеплиоценовым флорам Зап. Грузии, а по содержанию отдельных компонентов (например, папоротников и мхов), возможно, даже превосходила их.

Эта флора представляет собой синтез отдельных рефугиально-географических элементов с различной экологической природой, которые соответственно с этим создавали различные флористические комплексы.

Ведущее положение во флоре занимали покрытосеменные древесно-кустарниковые растения. Самый богатый и разнообразный видовой состав их связан с восточноазиатским рефугиумом. Североамериканский элемент представлен беднее, но в отдельных фитоценозах его виды были основными доминантными низовых лесов. Растения средиземноморского рефугиума имели меньшее значение, так как виды аридного климата вообще не характерны для киммерийской флоры. Незначительную роль играли также палеарктические и голарктические виды.

Важное значение в флористических комплексах имели и голосеменные. В киммерийской флоре отмечено большое разнообразие хвойных, особенно по спорово-пыльцевому анализу. Здесь произрастали не только обычные виды третичного периода, но и такие, которые свойственны только для флор Зап.

Грузии (*Cathaya abchasica*). В составе флоры преобладали *Abies*, *Cedrus*, *Cryptomeria*, *Taxodium*; меньшее участие принимали *Ginkgo*, *Glyptostrobus*, *Podocarpus*, *Sciadopithys*, *Sequoia* и др.

Вышеприведенные рефугиально-географические элементы различаются не только экологически и ценотически, они далеко не одинаковые и по возрасту. Здесь сочетаются растения, которые берут начало с низов третичного периода, некоторые из верхнего мела (виды рода *Cinnamomophyllum*, *Laurophyllum*, *Carpinus grandis*, *Persea*, *Liquidambar europaea*, *Quercus periiifolia*, *Zelkova zelkovifolia* и др.) с растениями более позднего, конца палеогенового (*Ceanothus ebuloides*, *Buxus sempervirens*, *Eucommia ulmoides*, *Fagus attenuata*, *Pterocarya paradisiaca*, виды рода *Ulmus* и др.) и молодого начала неогенового периода (*Laurus nobilis*, *Tectocarya lusatica*, виды родов *Actinidia*, *Alnus* и др.). В отложениях киммерийского века наиболее часто встречаются древние палеогеновые виды, которые являлись ведущими во флоре.

Киммерийская флора Зап. Грузии была богата также травянистыми растениями, среди которых выделяются папоротники и мхи. В результате, в основном палинологическими исследованиями, в настоящее время установлено наличие более 20 родов папоротников, ныне произрастающих, главным образом, в тропических и субтропических областях Юго-Восточной Азии. Многочисленны также мхи, особенно из дуабских отложений.

Киммерийская флора проявляет большую преемственность с верхнемиоценовыми и нижнеплиоценовыми флорами Зап. Грузии, 26 видов древесно-кустарниковых растений понта, 23 — сармата и 19 — мэотиса являются общими с киммерийскими. По количеству же травянистых видов, а также родов (с учетом пыльцевого анализа) эти флоры имеют гораздо большее сходство.

Тем не менее, в киммерии отсутствует целый ряд видов, характерных, для указанных флор, а также определенное число родов, в основном из вечнозеленых пород влажнотропического климата. В свою очередь киммерийская флора имеет ряд видов, неизвестных в указанных выше флорах.

Таким образом, киммерийский век не только сохранил многие элементы более древних флор, но и был пополнен новыми родами и видами.

Видовой состав киммерийской флоры указывает на существование в среднем плиоцене разнообразных климатических условий и типов растительного покрова.

ПАЛЕОКЛИМАТ КИММЕРИЙСКОГО ВЕКА

Восстановление климатических условий киммерийского века, как впрочем и других геологических периодов, является одной из наиболее трудных задач, и поэтому данные здесь могут быть только приблизительными.

Наземные растения, в основном, являются хорошими индикаторами климата и, несмотря на различие между ископаемыми и их современными эквивалентами по отношению к физико-географическим условиям, все же последние являются той основой, на которой исследователи строят свои предположения о климате прошлого.

Видовой состав киммерийской флоры указывает на существование в то время довольно различных климатических условий.

Большое значение в сложении киммерийской флоры имели растения влажносубтропического климата. Эквиваленты и близкие виды этих растений ныне сосредоточены в субтропиках Вост. Азии и Сев. Америке.

В Китае область распространения их охватывает юго-восточную и юго-западную части страны. На юго-востоке они занимают более южные районы, в которых, согласно В. Т. Зайчикову (1964), среднемесячная температура января составляет $+4,4^{\circ}$, в наиболее северной части и не менее $+10^{\circ}$ — южной; средние из абсолютных минимумов января $+3$, $+4^{\circ}$, а средние из абсолютных максимумов (июль) $+35$, $+38^{\circ}$. Осадки в разных частях выпадают по-разному и колеблются от 1100 до 2000 мм в год, и основная масса их приходится на летний период.

На юго-западе Китая, по данным Д. П. Панфилова (1964) температура января составляет $+4$, $+5^{\circ}$ на севере и

+14, +15° — на юге; зимой она опускается иногда до —3, —5°. Осадки в течение года выпадают от 800 до 1500 мм, редко в виде снега, который быстро тает.

В пределах указанных зон распространены виды родов киммерийской флоры: *Castanopsis*, *Cinnamomum*, *Cedrela*, *Eugenia* и др., причем первые два отмечены как эдификаторы вечнозеленых субтропических лесов южных областей юго-востока Китая. Они широко распространены и в юго-западном Китае на склонах гор.

В Сев. Америке область распространения влажносубтропического элемента киммерийской флоры, в частности, видов рода *Persea*, в том числе и *P. caroliniana* — эквивалент *P. gracilis*, является юго-восточная часть материка. Согласно Г. Н. Витвицкому (1953), среднемесячная температура января здесь не ниже +5, 7°, на севере и +11, +15° — на юге; средние из абсолютных минимумов этого месяца — 1,7—9,4°, а средние из абсолютных максимумов +34, +36°. Осадки составляют 1100—1565 мм в год, и наибольшее количество их приходится на теплый период года с апреля по сентябрь.

Приведенные данные показывают, что современные представители влажносубтропического элемента киммерийской флоры характеризуются большим диапазоном распространения, являясь эдификаторами или существенными компонентами лесов типично влажносубтропического климата, некоторые из них (*Castanopsis*, *Cinnamomum*, *Persea*) иногда произрастают и дальше, заходят в зону тропиков на юге и почти до границ субтропиков на севере. Однако, эту границу по агроклиматическим и общеландшафтным признакам к собственно субтропикам относят условно. Действительно, по термическому режиму, особенно по среднемесячной температуре и среднему из абсолютных минимумов северные субтропики мало чем отличаются, например, от климатических условий Зап. Грузии, особенно ее южной части Батумского побережья, где средняя температура самого холодного месяца +6,2°, абсолютный минимум — 7,6°, а осадки составляют 2400—2500 мм в год. Здесь успешно культивируется огромное количество субтропических растений. Многие из них не только хорошо цветут и плодоносят, но и образуют самосев,

а отдельные даже дичают. Тем не менее, считать нынешний климат Зап. Грузии благоприятным для них и принять его за климатические условия киммерийского времени было бы неправильно. Дело в том, что среди субтропических растений преобладают те, которые на своей родине распространены значительно шире, являются преимущественно горными типами, нередко заходящими в зону даже теплоумеренного климата. Эти виды здесь, в основном, хорошо растут и развиваются и только немногие страдают от морозов.

В отношении зимостойкости восточноазиатские субтропические растения отличаются наибольшей выносливостью по сравнению с растениями других субтропических областей (Морозова, 1958), но и они повреждаются в особо суровые зимы, когда температура доходит до -9 , -10° . Что касается типично влажносубтропических видов, то они в наших условиях не имеют нормального развития и сильно подмерзают при температуре -3 , -4° .

Таким образом, климат Черноморского побережья Зап. Грузии заметно отличается от настоящих влажных субтропиков, в условиях которых произрастала определенная часть видов киммерийской флоры в прибрежных и предгорных полосах. И хотя не все из этих видов играли ландшафтную роль в растительном покрове, тем не менее, учитывая данные и палинологического анализа составляли около 30% всей флоры.

Существование в киммерийское время влажносубтропического климата подтверждается также отложениями железных руд, которые могли образовываться в условиях жаркого влажного климата субтропиков (Страхов, 1948).

О теплом и влажном климате говорит также большое разнообразие моллюсков и сильное увеличение их раковин (Колесников, 1940; Эберзин, 1940).

Суммируя все вышеприведенные данные, мы характеризуем климат киммерийского времени для определенной части низменной и отчасти предгорной полосы Зап. Грузии как влажносубтропический со средней температурой самого холодного месяца не менее $+8$, $+9^{\circ}$, абсолютным минимумом

до $-3, -4^{\circ}$ и количеством осадков 1500—2000 мм в год, с более или менее равномерным распределением их.

Подобный климат существовал, видимо, в течение всего киммерия, ибо переход от одного горизонта к другому, согласно Н. Д. Мчедlishvili (1963), был очень плавным и постепенным.

Однако, как показывает состав флористических комплексов, в киммерийское время господствующее положение занимали элементы влажнотеплоумеренного климата не только по разнообразию видового состава, но, что особенно важно, по их ландшафтообразующей роли.

Эти виды или их современные эквиваленты в настоящее время, в основном, произрастают в Ц. Китае (в районах к северу от реки Янцзы до Шандунского полуострова и реки Хуанхе) и в средней Японии на востоке, в районах южных Аппалачей и отчасти в береговых низменностях Сев. Америки, в Колхидской и Гирканской провинциях и прилегающих к ним районах Сев. Ирана и Турции.

Сохранение этого элемента в указанных флористических областях обусловлено их сходными климатическими условиями.

Известный климатолог А. И. Воейков (1948) в пределах $30-40^{\circ}$ с. ш. по количеству осадков и их распределению считал близкими только районы юго-западной части Закавказья, южный берег Каспия до горной цепи Эльбруса, нижнюю и среднюю Японию, область реки Янцзы в Китае и южные штаты Сев. Америки.

Подавляющее большинство влажнотеплоумеренного элемента киммерийской флоры сконцентрировано в горных районах Китая, имеющих влажный климат муссонного типа. Тем не менее, эта зона отличается контрастностью как по термическим условиям, так и по влажности. Температуры здесь колеблются в больших пределах и для самого холодного месяца иногда равны от $+6$ до -10° , абсолютный минимум нередко достигает до $-18, -20^{\circ}$. Осадки составляют 800—1300 мм в год. Такие же климатические условия имеются примерно и в районах Средней Японии, но с мень-

шим колебанием минимальных температур и значительно большим количеством осадков (до 2300—2500 мм).

Растения восточноазиатской флоры отличаются достаточной термофильностью и влаголюбивостью, но некоторые выдерживают здесь и более суровую температуру порядка -20° и довольствуются меньшими осадками —800—900 мм.

Группа североамериканских видов свойственна Аппалачским предгорьям (*Acer*, *Quercus*, *Juglans* и др.), леса которых, согласно Игнатьеву (1965), по общим родам и сочетаниям листопадных и вечнозеленых видов напоминают леса южных склонов Черноморского побережья Кавказа. Они хорошо представлены также по низменным заболоченным участкам (*Liquidambar*, *Nyssa* и др.), создавая классические болотные леса в Сев. Америке. Все эти теплоумеренные виды нередко заходят на юг в зону субтропических лесов.

В этих районах среднемесячная температура января от $+5,7$ до $-4, -5^{\circ}$; средний минимум этого же месяца до $-6,7^{\circ}$, абсолютный минимум — до -14° , местами, -15° . Осадки равны 1000—1350 мм в год.

И, наконец, виды средиземноморской области, которые свойственны в основном ее восточным районам. Они — характерные компоненты нижних и средних лесных поясов, некоторые (*Alnus*, *Pterocarya*, *Quercus*) являются основными лесообразующими породами. Произрастая обычно на влажных местообитаниях ареала, отдельные виды нередко встречаются в условиях более засушливого климата, где они образуют соответствующие ассоциации. Эти теплолюбивые растения обнаруживают также достаточно высокую холодостойкость. В естественных условиях многие из них выдерживают морозы до $-18, -20^{\circ}$ и более.

Климат в пределах указанного ареала характеризуется следующими показателями. Среднегодовая температура $+14, +16^{\circ}$, среднемесячная января — от $+6,2$ до -3° , абсолютный минимум до $-10, -13^{\circ}$, местами $-18, -20^{\circ}$. Количество осадков значительно варьирует и составляет 800—2500 мм в год. В период особо интенсивных холодных вторжений минимальные температуры могут опускаться даже в Колхидской низменности до -18° .

Приведенные данные по показателям влажнотеплоумеренного климата, особенно по максимальной среднемесячной температуре января $+5^{\circ}$ обычно включают в субтропический тип климата. Однако, выше мы уже видели, что эти изотермы больше соответствуют северным границам субтропиков, по существу уже теплоумеренным климатом, когда наблюдается заметное изменение в лесной растительности и преобладающее положение занимают листопадные растения. Растительность этого типа приближается к субтропической, но отличается от нее, как и от теплоумеренной более высоких широт, где климат приближается уже к умеренному типу.

Поэтому при восстановлении климата в районе распространения киммерийской флоры в рамках рассматриваемого элемента, мы будем ближе к истине, если возьмем средние показатели климата, характерные для основной части его ареала.

Таким образом, в киммерийское время на значительной территории Зап. Грузии от нижних до горных лесных поясов мы предполагаем существование климата со следующими показателями. Средняя температура самого холодного месяца не ниже $+6$, -4° , абсолютный минимум до -7° , редко -10° ; количество осадков в пределах 1000—1500 мм в год.

Но помимо этих господствующих гидрофильных лесов в киммерийской флоре Зап. Грузии отмечено наличие гемиксерофильного элемента. И хотя, этот элемент был представлен весьма бедно (9% всей флоры) и, судя по частоте встречаемости отпечатков листьев и пыльцевых зерен, виды его играли небольшую роль в сложении фитоценозов, тем не менее присутствие их интересно тем, что доказывает существование здесь типично средиземноморской кверцетальной флоры, в которую входили также обычные компоненты чапарелей североамериканского рефугнума.

Современные виды этого комплекса весьма требовательны к высоким температурам ($23-26^{\circ}$), но некоторые переносят и минимумы порядка -10 , -12° . Отличительной чертой является также существование их при небольших

количества осадков, они нормально произрастают в местах, где годовая сумма их составляет не более 500—600 мм.

Однако, развитие данного флористического комплекса в пределах влажнотропического и влажнотеплоумеренного климата не означает изменения, хотя бы временами этих условий в сторону ксерофитизации в киммерии в целом или отдельных его отрезках. Наличие этого элемента в прошлом хорошо объясняется на примерах распространения их видов — эквивалентов, а также сходных с ним флористических комплексов в настоящее время.

Нужно отметить, что развитие гемиксерофильной растительности вообще, в условиях влажного климата, в основном отмечено в прибрежных районах с более сухим климатом и преобладанием песчаных и известковых почв.

В южных частях Пиринейского и Балканского полуостровов, в Зап. Анатолии и др. виды дубов *Q. coccifera*, *Q. ilex* и *Q. robur* создают в нижнем лесном поясе этих стран настоящий средиземноморской маквис. Другие *Phillyrea media*, *Carpinus orientalis*, *Acer monspessulanum* являются характерными растениями ксерофитизированных лесов многих средиземноморских районов с влажным климатом. Даже в Зап. Грузии, в особенности в северной ее части, в Абхазии на отдельных участках побережья, на приморских обрывах и склонах хорошо представлены рощи из *Pinus pithyusa*, редколесья из *Arbutus andrachne*, заросли кустарников из *Cotinus coggygia*, *Paliurus spina-christi*, *Cistus tauricus*, *Erica arborea* и др. Интересно, что в Южной Грузии (в Аджарии) гемиксерофильные формации значительно ограничены, но в отдельных микрорайонах они имеются и там.

Эти примеры бесспорно подтверждают возможность произрастания гемиксерофильной растительности в условиях влажнотеплоумеренного и субтропического климата.

Отсюда понятно, что в киммерийское время в условиях такого же климата на прибрежных участках свободно могла развиваться гемиксерофильная флора, чередуясь, в зависимости от условий обитания с гигрофильной.

Последний экологический элемент в киммерийской флоре — это умеренный. В этой группе объединены таксоны как горных

поясов (*Acer*, *Corylus*, *Sorbus*, *Viburnum*, некоторые хвойные и др.), так и те, которые принимали также участие в низменных заболоченных и приречных лесах (*Alnus*, *Salix*, *Populus*).

Пояс распространения современных видов умеренного элемента характеризуется суровыми климатическими условиями. Средние температуры самого холодного месяца никогда не бывают меньше -8 , -10° . Абсолютный минимум может дойти до -25° , количество осадков 1500 мм в год.

Однако надо думать, что в этом умеренном поясе вплоть до предгорий при доминировании теплого и влажного климата термический режим скорее всего был сглажен, менее низкими зимними температурами.

Настоящие псевдоореофиты, тем не менее, в тот период произрастали только в высоких поясах гор, что доказывается также редкой встречаемостью их остатков в ископаемых флорах. Другие умеренные виды, которые отличались, видимо, несколько повышенными требованиями к термическим условиям, вполне могли образовывать отдельные ценозы в теплоумеренном климате на некоторых заболоченных и приречных участках низовых лесов. Подобные случаи нередки и наиболее характерны для некоторых областей Восточной Азии.

В заключение о травянистых водно-болотных растениях необходимо отметить, что они представлены в киммерийской флоре ничтожно малым числом видов и трудно сказать об их роли, как индикаторов климата.

Таким образом, рассмотренный материал дает основания отметить, что в течение киммерийского века в Зап. Грузии существовала ясно выраженная поясность климата, но климатические условия были более или менее стабильными. В отдельные отрезки времени они могли колебаться в ту или иную сторону, но заметных изменений, повлекших за собой такие же изменения флоры и растительности, в киммерии не наблюдается.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ КИММЕРИЙСКОГО ВЕКА

Большое разнообразие физико-географических условий вызвало создание весьма пестрого растительного покрова Зап. Грузии в киммерийское время.

Естественно, что растительные типы, аналогичные киммерийским, ныне не сохранились нигде из-за разобщения ареала некогда совместно произрастающих видов и приуроченности их к различным рефугиумам северного полушария. Но, с другой стороны, именно эти мощные убежища третичной флоры имеют ныне более или менее сходные с киммерийскими растительные ценозы, которые являются исходными для восстановления растительного покрова в течение киммерийского века на территории Зап. Грузии.

На основании ботанико-географического анализа киммерийской флоры и особенно ее основных экологических и географических элементов мы, следуя А. А. Колаковскому (1956) допускаем существование в то время нескольких растительных типов, которые были свойственны определенным поясам, начиная от прибрежной полосы до верхней границы леса: 1) низовые леса, 2) предгорные, 3) среднегорные и 4) верхнегорные леса.

Следует отметить, что эти пояса не были резко разграниченными. Особенно тесно были связаны низовые и предгорные леса, имеющие ряд общих формаций.

Низовые болотистые леса, видимо, были сложены, в основном, из *Liquidambar europaea*, *Taxodium* sp., *Platanus platanifolia*, *Glyptostrobus europaeus*, *Nyssa disseminata*. В этом фитоландшафте принимали также участие и в основном образовывали приречные леса *Quercus neriifolia*, *Alnus hoernesii*, *Carya serrifolia*, *Myrica lignitum*, *Pterocarya pterocarpa*, *Acer trilobatum*, виды рода *Populus* и др.

Современные эквиваленты вышеперечисленных ископаемых, например, в пределах ареала атлантической Сев. Америки (*Carya*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Taxodium*) участвуют помимо болотистых и во многих других ценозах, а некоторые из них являются даже лесообразующими. Интересно, что отдельные, типичные для болот виды (например, *Nyssa silvatica*) встреча-

ются, по указанию Браун (1950), в вариантах листопадного леса на более сухих почвах. Возможно, что виды болотисых и приречных лесов в киммерийское время также входили в состав различных лесных формаций. Однако характерные компоненты вышеприведенных лесов в тот период, судя по частоте встречаемости отпечатков листьев, а также пыльцы, были очень ограничены в распространении. Значительно была снижена также их ландшафтообразующая роль.

Вышерасположенные влажные склоны ущелий были, надо полагать, заняты вечнозеленой растительностью, в основном представленной лавровыми. В киммерийской флоре они встречаются чаще других, в том числе и некоторых листопадных видов. Особо выделялись *Cinnamomophyllum* и *Lauriphyllum*. Этот факт указывает на то, что лавровые в киммерийское время образовывали если не леса, то, по крайней мере, достаточно хорошо выраженные отдельные лесные формации, может быть менее богатые видами, чем более ранние флоры, но все еще характерные для среднего плейсцена.

Немалую роль играли в субтропическом вечнозеленом растительном покрове кастамопсисы, но какие из них могли быть ведущими, — сказать трудно. Другие виды этого экологического элемента, в том числе и листопадные, произрастали, по-видимому, в качестве примеси. Под пологом леса следует предположить существование папоротников субтропического и тропического типа с разнообразным видовым составом.

Возможно, что вечнозеленая растительность в киммерийское время имела сплошное распространение по всей Западной Грузии в пределах указанной полосы, но более вероятно наличие ее на отдельных благоприятных участках.

Растительность низовых лесов можно дополнить фитоценозами приморской полосы, образованными из однодольных и травянистых озерно-болотных растений. Однодольные, среди которых наибольший интерес представляют остатки из родов *Pandanus* и *Palmae*, обнаружены по пыльце в отложениях южных районов Западной Грузии. Виды этих родов отличаются большой термофильностью, в настоящее время являются оби-

тателями тропиков (*Pandanus*) или тропиков и субтропиков (*Palmae*). Вероятно, эти растения занимали отдельные «островки» в прибрежной полосе и, видимо только в южных районах.

Что касается трав, то они образовывали ценозы на озерах и болотах, в основном до начала болотистых лесов.

Предгорный пояс был представлен широколиственными мезофильными лесами с участием отдельных хвойных и гемиксерофитов, преимущественно кверцетального комплекса. Нам представляется, что этот пояс отличался наибольшей насыщенностью в видовом отношении, закономерно распределяющейся на территории в зависимости от экологических условий, связанных с рельефом местности.

Растительный покров на влажных местах слагался, вероятно, из *Fagus attenuata*, *Zelkova zelkovifolia*, *Eucommia ulmoides*, *Pentapanax simile*, видов рода *Acanthopanax* и *Magnolia*. Особо надо отметить род *Styrax*, видовое разнообразие которого придавало этим лесам особую оригинальность. По берегам рек и ручьев леса могли быть представлены из *Populus populina*, *P. balsamoides*, *Ulmus longifolia*, *Juglans zaisanica*, *J. cinerea*, *Salix alba*. В подлеске произрастали *Deutzia kimmerica*, *Hamamelis kristofoviczii*, *Schisandra grossheimii*, *Vitis silvestris*, виды рода *Ampelopsis*, *Sambucus ebulus*, *Buxus sempervirens* и др. Травянистый покров состоял из видов рода *Agalia* и различных видов папоротников и мхов.

Из хвойных растений существенным компонентом этих лесов могла быть *Cryptomeria japonica*, отпечатки хвои и пыльца которой в большом количестве встречаются в отложениях. Она в Японии и поныне распространена среди широколиственно-хвойных лесов и редко встречается в чисто хвойных ценозах. Эта растительность дополнялась древнейшими голосеменными— *Cathaya abchasica* и *Ginkgo occidentalis*, уходящими своими корнями в меловое время, которые в среднем плиоцене находились однако [на грани исчезновения.

Специфической особенностью для указанного пояса [является наличие гемиксерофильной растительности средиземноморского типа, развивающейся на более сухих участках. Квер-

детальные группировки, вероятно, были образованы из *Quercus sosnowskyi*, *Acer monspessulanum*, *Celtis* и др. [В подлеске *Carpinus* типа *orientalis*, *Phillyrea media*, *Viburnum pliocenicum*, *Pistacia*, представитель североамериканских чаппарелей *Seanothus ebuloides* и др. Характерно, что растительные остатки этого комплекса в отложениях киммерийского времени встречаются редко.

Возможно, что в киммерии существовали дубово-грабниновые леса из близкого к *Carpinus orientalis* вида. Подобные формации весьма характерны и ныне для Зап. Грузии, хотя образованы уже другими, более молодыми видами.

Интересно, что в районах р. Янцзы в Китае растительность, образованная на больших высотах, очень напоминает нашу гемиксерофильную. Она представлена другими видами родов *Celtis*, *Pistacia*, *Acer*, но также произрастает на почвах сухих и известняковых (Грубов, Феодоров, 1964).

Растительность этого типа в киммерийское время имела, вероятно, локальное распространение и отличалась от типичной гемиксерофильной растительности Восточного Средиземноморья, так как процесс ее формирования происходил в условиях влажного климата колхидского рефугиума.

Среднегорный пояс характеризовался, вероятно, развитием хвойно-широколиственных лесов, в которых, наряду с мезофильными элементами участвовали и ксерофитные, особенно из хвойных.

Из широколиственных пород в этом растительном покрове могли участвовать *Fagus attenuata*, *Carpinus grandis*, *Castanea atavia*, *Phellodendron amurense*. В подлеске — *Thelycrania sanguinea*, *Corylus avellana*, *Buxus sempervirens*, *Daphne* cf. *pontica*, *Viburnum* и др. Из лиан — виды рода *Actinidia*. По берегам рек произрастали *Ulmus carpinoides*, виды родов *Populus* и *Salix*.

Хвойные здесь были представлены, видимо, из *Cryptomeria japonica*, *Helia salicornoides*, *Thuja occidentalis*, *Tsuga europaea*, *Sequoia*, близкой к североамериканскому виду, и *Cedrus*, пыльца которого сходна с *C. deodara* и отчасти *C. atlantica*. Некоторые виды данного комплекса образовывали, вероят-

но, чистые насаждения или произрастали совместно с другими. В этом отношении не безынтересно отметить, что некоторые более или менее сходные с киммерийской флорой формации хвойных сейчас встречаются в Сев. Америке, а лиственных — в Китае.

Леса верхнего горного пояса были образованы, по-видимому, из хвойных растений с подлеском и примесью некоторых лиственных пород.

В киммерийское время хвойные были представлены весьма богато и принимали участие в различных типах растительного покрова. Леса же верхнего горного пояса, по данным палинологического анализа, образовывали в основном виды родов *Abies*, *Cedrus*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*.

В Зап. Грузии из близких к ним до настоящего времени сохранился только *Abies nordmanniana*, остальные произрастают в различных районах Евразии и Сев. Америки.

Заканчивая обзор растительности киммерийского века, нельзя не упомянуть об одном интересном травянистом растении — *Heracleosarum protoponticum*. Хотя эта находка пока единственная, но достоверность ее определения позволяет предположить существование в Зап. Грузии в то время типичного высокотравья, формации которых, по Колаковскому (1961), специфичны ныне для верхней лесной опушки в пределах колхидского рефугиума.

Не менее интересно присутствие во флоре киммерия пыльцы и орешка рода *Betula*, характерного компонента нынешней субальпийской растительности Зап. Грузии. Эти остатки относятся к секции *Albae*, представители которой (*B. subpubescens*) на Кавказе известны с олигоцена, а в наших палеофлорах достоверные находки приводятся с понта Кодора.

Возможно, что виды этого рода в указанных флорах принимали участие в субальпийской или были свойственны верхним пределам распространения лесной растительности.

Таким образом, растительный покров киммерийского века был весьма многообразным. Здесь отчетливо представлены почти все растительные типы, которые в соответствии с поя-

ностью занимали различные уровни от берега моря до верхнего лесного пояса.

В создании различных лесных формаций участвовали таксоны, в настоящее время вымершие или сохранившиеся в отдельных флористических областях земного шара. Из этих областей в растительном покрове Зап. Грузии основную роль играли виды с восточноазиатскими связями, образуя, главным образом, леса в горных поясах, в то время, как для низменных болотистых и приречных наиболее характерными являлись растения современной североамериканской флоры.

Растительный покров киммерийского века был представлен преимущественно влажнотеплоумеренными листопадными лесами. Субтропическая растительность, в том числе вечнозеленая, имела, вероятно, ограниченное распространение, многие виды которой уже тогда являлись реликтами ранее широко представленных субтропических лесов.

ФЛОРА КУЯЛЬНИЦКОГО ВЕКА

Отложения куюльницкого века изучены очень слабо ввиду незначительной распространенности их на территории Зап. Грузии и плохой сохранности растительных остатков в осадочных породах.

Из основных пунктов куюльницкой флоры Абхазии и Гурии наиболее широко исследованы последние.

В Абхазии, недалеко от Гали изучено (Эберзин, 1935; Мчедлишвили, 1954) одно местонахождение и по отпечаткам листьев определено всего лишь шесть родов растений.

Однодольные

Carex sp.

Phragmites sp.

Двудольные

Acer sp.

Betula sp.

Rosa sp.

Salix sp.

Эти сведения дополняются палинологическими данными И. И. Шатиловой (1974), которая исследовала Куюль-

Этот флористический состав является единственным, определение которого доведено до вида и базируется на листовом материале. Понятно, что он не только не может характеризовать флору куяльника в целом, но далеко не исчерпывает видового состава того района, откуда он известен.

Совершенно по другому выглядит флора куяльника после изучения ее путем палинологического анализа. И. И. Шатиловой (1967) удалось определить большое количество растений. Из нескольких пунктов Гурни она приводит:

Плауновые

Lycopodium sp.

Selaginella sp.

Папоротники

Anogramma sp.

Cyathea sp.

Osmunda sp.

Botrychium sp.

Cystopteris sp.

Pteris sp.

Cryptogramma sp.

Hymenophyllum sp.

Woodsia sp.

Голосеменные

Abies sp.

Picea sp.

Sequoia sp.

Cedrus sp.

Pinus sp.

Taxodium sp.

Cryptomeria sp.

Podocarpus sp.

Tsuga sp.

Значительно разнообразнее покрытосеменные. Из однодольных приводится только *Typha* sp. Основной же состав подает на двудольные:

Acer sp.

Celtis sp.

Geraniaceae gen. sp.

Alnus sp.

Cinnamomum sp. (1)

Hedera sp.

Betula sp.

Compositae gen. sp.

Ilex sp.

Carpinus sp.

Cornus sp.

Juglans sp.

Carya sp.

Corylus sp.

Laurus sp.

Caryophyllaceae gen.

Dipsacaceae gen. sp.

Liquidambar sp.

sp.

Elaeagnus sp.

Lonicera sp.

Castanea sp.

Euonymus sp.

Magnolia sp.

Chenopodiaceae gen.

Fagus sp.

Nyssa sp.

sp.

Fraxinus sp.

Onagraceae gen. sp.

<i>Ostrya</i> sp.	<i>Pterocarya</i> sp.	<i>Thalictrum</i> sp.
<i>Parrotia</i> sp.	<i>Quercus</i> sp.	<i>Tilia</i> sp.
<i>Platanus</i> sp.	<i>Rhus</i> sp.	<i>Ulmus</i> sp.
<i>Polygonaceae</i> gen. sp.	<i>Salix</i> sp.	<i>Zelkova</i> sp.

Как видно, эта флора состояла из большого числа древесно-кустарниковых и травянистых растений.

Из папоротников наибольшего развития достигли роды из семейства *Polypodiaceae*, что характерно, причем и для киммерийской флоры, но в отличие от последней в куюльнике слабо или совсем не представлены более древние семейства (*Cyat-haceae*, *Schizaeae*), связанные своим происхождением с тропиками и субтропиками.

Из голосеменных по спектру, в течение всего куюльника преобладали представители семейства *Pinaceae*, особенно, виды родов *Abies*, *Picea*, *Pinus* и *Tsuga*. Пыльца других — *Cedrus*, *Podocarpus*, *Taxodium*, *Sequoia*, которые во флоре киммерия играли немалую роль, отмечены в незначительном количестве. Совершенно отсутствуют такие интересные и древние хвойные, как *Cathaya*, *Ginkgo*, *Glyptostrobus* и др.

Покрытосеменные в куюльнике были доминирующими. Тот же спорово-пыльцевой спектр указывает на то, что среди этой группы выделяются роды: *Alnus*, *Carya*, *Fagus*, *Quercus*, *Pterocarya*, которые в отдельные отрезки куюльницкого века составляли почти половину всей флоры. Остальные участвовали во флоре по-разному, но наиболее термофильные породы, которых здесь чрезвычайно мало, имели наименьшее распространение.

В флористическом комплексе куюльника, судя по современным представителям, присутствовали виды в основном трех рефугиально-географических элементов: восточноазиатского, североамериканского и восточномедиземноморского.

С восточноазиатской областью имеют родственные связи влаголюбивые термофильные элементы куюльницкой флоры, в том числе и виды рода *Sinpatotium*. Однако этот элемент здесь большого значения для флоры уже не имел. Важно отметить, что в куюльнике, как и в киммерии, преобладали растения влажнотеплоумеренного климата, большинство

которых связано также с Восточной Азией. Немалую роль играли и виды средиземноморского и отчасти североамериканского рефугиумов. Тем не менее, в этом флористическом комплексе не наблюдается уже того обилия видов, которое было в киммерийской флоре. Значительно сокращено и число родов.

Элементы умеренных лесных флор так же как и палеарктических и голарктических не имели, видимо, большого распространения; они отмечены в очень малом количестве. Однако представляет интерес тот факт, что некоторые из них, как например, *Abies*, *Betula*, *Alnus* и др. в отдельные зоны куяльника (зоны установлены Шатиловой, 1967) отличались большим процентом содержания пыльцы.

И, наконец, о представителях гемиксерофильной флоры. Виды этой группы, как и в киммерии, были немногочисленными и имели, вероятно, локальное распространение, на что указывают также немногочисленные находки пыльцы, хотя в куяльнике в процентном соотношении от всей древесно-кустарниковой флоры их несомненно больше (около 20%).

Подводя итоги всему сказанному, можно отметить следующее.

Флора куяльницкого века значительно беднее киммерийского не только видами влажносубтропической флоры, которых здесь единицы, но и влажнотеплоумеренными, которые представляли ядро флоры. При этом замечается выпадение немалого количества родов (не говоря уже о видах), имеющих нередко в ранних флорах богатый видовой состав. Наблюдается заметное уменьшение также числа вечнозеленых пород.

Такое обеднение флористического состава обычно рассматривают как результат изменения климатических условий в сторону их ухудшения. Однако это явление было связано, видимо, не с одним климатическим показателем, а с комплексом физико-географических условий.

Характерной чертой куяльницкой флоры является также сохранение преобладающего числа видов и родов восточноазиатского рефугиума при некотором снижении североамериканского и увеличении восточносредиземноморского

по сравнению с киммерийской флорой. Кроме того, куяльницкая флора отличается и более значительным участием в ней в отдельные отрезки времени умеренных пород верхнего лесного пояса. Это наводит на мысль о заметном увеличении площади их распространения, скорее всего за счет проникновения в более нижние горные ступени.

В этой флоре отмечается почти абсолютное доминирование листопадных теплоумеренных пород и совершенно незначительное участие вечнозеленых лиственных. Этот процесс смены, постепенно происходящий задолго до куяльника, совершился в силу указанных выше причин именно в этом отрезке геологического времени.

Важно отметить, что примерно к этому же периоду относится значительное изменение флористического состава в Зап. Европе, на Русской равнине и в соседних с Зап. Грузией областях.

Однако весьма возможно, что мы имели бы несколько иную, менее резко выраженную картину, если куяльницкая флора была бы изучена более полно. Как уже видели выше, ископаемый материал, который дает представление о ней относится только к одному району, между тем как другие мало или совершенно не исследованы.

Несмотря на такой характер флоры, ее значительное обеднение по сравнению с ранними, она все еще достаточно многообразна, содержит большое число видов различного систематического положения и экологии, что указывает на существование в то время разнообразных условий климата и растительного покрова.

ПАЛЕОКЛИМАТ КУЯЛЬНИЦКОГО ВЕКА

Показатели климатического режима, устанавливаемые для куяльницкого века, будут относиться, главным образом, к районам Гурии, где лучше других мест сохранились отложения и полнее исследована флора этого времени.

Анализ флоры куяльника показывает, что влажносубтропический климат, свойственный для ранних флор, по крайней мере в нижних поясах, в то время почти полностью

уступает место климату типа влажнотеплоумеренного. Эти же данные говорят и о том, что климат куяльника не был однородным, в течение века претерпевал изменения, более ясно вырисовывалась, вероятно его сезонность.

Следует отметить, что влажнотеплоумеренный климат куяльника не являлся аналогом киммерийского, который по флористическому комплексу больше приближался к субтропическому. В куяльнике же он имел свое типичное выражение с соответствующим флористическим составом. Что касается вечнозеленых растений, главным образом из рода *Sinpatotium*, то они хотя и отличались большей выносливостью, чем более термофильные киммерийские виды, но все же обитали, вероятно, на наиболее теплых и влажных склонах ущелий.

Современные представители куяльницкой флоры влажнотеплоумеренного климата ныне занимают те же флористические области, что и виды киммерийской флоры (восточные области Вост. Азии, Сев. Америки и Средиземноморья), но некоторые роды и виды ее отличаются меньшей требовательностью к температуре, вследствие чего растительность этого типа приближается уже к умеренной.

Суммируя различные климатические показатели в пределах ареалов рассматриваемого элемента флоры, мы характеризуем влажнотеплоумеренный климат куяльницкого века следующим образом. Среднемесячные температуры января не ниже $+5$, -5° , абсолютный минимум до -8 , -9° , осадки 1000—1500 мм в год, которые распределялись, вероятно, неравномерно.

В пределах отмеченной климатической зоны развивалась также гемиксерофильная теплолюбивая флора, представители которой хотя составляют около 20% всей флоры, но по количеству таксонов их даже меньше, чем в киммерийской флоре и к тому же, судя по спектру пыльцевого анализа, они занимали весьма подчиненное положение. Эти данные подчеркивают малообоснованность предположений некоторых авторов об аридизации или континентальности климата в куяльнике, которые базируются на увеличении

(пусть даже значительном) растительных остатков в ископаемом состоянии единичных гемиксерофильных видов.

Данный флористический комплекс более подробно уже рассмотрен нами, здесь отметим только, что развитие его в условиях любого климата, в том числе и влажнотеплоумеренного происходит на соответствующих стациях сильно освещенных и сухих склонов с карбонатными почвами.

Горные пояса характеризовались умеренным климатом, который также отличался неравномерностью и по сравнению с киммерийским был более холодным. Подтверждением тому служит значительное увеличение содержания пыльцы растений умеренной флоры, особенно хвойных (*Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*) менее требовательных к температурам, чем это наблюдалось в киммерии из тех же местонахождений.

Климат умеренного типа в настоящее время отличается наличием довольно низких температур. Например, в поясе распространения подобной флоры средние минимальные температуры января равны -8 , -10° , а абсолютный минимум — до -30° , осадки достигают 1300—1500 мм в год.

Таким образом, климатические условия куяльницкого века заметно отличались от киммерийских. В это время происходит снижение температуры, некоторое уменьшение количества осадков и неравномерное их распределение, а также почти выпадение одного из характерных климатов палеофлор Зап. Грузии — влажносубтропического. Все это способствовало не только обеднению флоры, но и разнохарактерному развитию отдельных ее элементов.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ КУЯЛЬНИЦКОГО ВЕКА

Восстановление растительного покрова куяльницкого века, как и последующего Гурийского, более сложная задача, чем киммерийского века, т. к. палинологические данные дают нам сведения, в основном, о родовом составе растений, что весьма приближенно может отражать действительную картину фитоценозов.

В куяльнике нами выделяются те же лесные пояса, которые были отмечены в киммерии, но в связи с обеднением

флоры, растительный покров в это время был уже, видимо, менее разнообразным и богатым по видовому составу.

Пояс низовых лесов состоял, вероятно, из различных растительных формаций и наиболее увлажненные места занимали *Nyssa*, *Taxodium*, *Liquidambar*, *Carya*. В долинах рек и по берегам ручьев были леса из *Alnus*, *Pterocarya*, *Myrica*, *Diospyros*, *Periploca* и др.

В пределах указанного пояса ближе к предгорьям предполагаем существование вечнозеленых термофильных растений из видов рода *Cinnamomum* и *Magnolia*, которые образовывали отдельные группировки или, что более вероятно, произрастали в подлеске широколиственных лесов, занимая наиболее теплые и влажные местообитания. Они являлись реликтами той вечнозеленой растительности, которая в киммерии еще достаточно полно была представлена.

Травянистую растительность составляли наиболее термофильные папоротники, которые однако большого ценотического значения уже не имели.

Предгорные леса были сложены, вероятно, из широколиственных мезофильных и гемиксерофильных растений. Из первой группы в них участвовали *Castanea*, *Parrotia*, *Carpinus*, *Juglans*, *Zelkova*.

Гемиксерофильные формации, которые также были развиты в поясе низовых лесов, образовывали *Quercus* cf. *pubescens*, *Celtis*, *Laurus*, *Rhamnus*, *Rhus*. По берегам рек могли произрастать *Alnus glutinosa*, *Fraxinus*, *Elaeagnus* и др. В эти леса вероятно, входили и некоторые хвойные — *Cryptomeria* и *Podocarpus*.

В травяном покрове участвовали разнообразные папоротники.

Средний горный пояс состоял из широколиственных и хвойных лесов. Из мезофильных широколиственных пород основными, по-видимому, были *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Castanea*, *Acer*, *Tilia*; в подлеске произрастали *Euponymus*, *Plex*, *Corylus*, возможно и *Prunus*.

Хвойные были представлены из *Sequoia*, *Cedrus*, *Tsuga*, а также *Picea*, *Pinus* и др., которые являлись основными лесообразователями верхнего горного пояса.

Следует отметить, что хвойные леса верхнего лесного пояса в куюльнике не претерпевали изменений, по крайней мере в родовом отношении. Более того, по сравнению с киммерийским периодом наблюдается значительное увеличение процентного содержания пыльцы всех компонентов, что свидетельствует о расширении ареала и проникновении их в более нижние горные ступени.

Такой же характер распространения носит и береза. Остатки этого рода, отмеченные в киммерии весьма в небольшом количестве, в отдельные периоды куюльника составляли довольно большой (25) процент.

Таким образом, растительный покров куюльницкого века по сравнению с киммерийским, претерпел заметное изменение. Из былой субтропической растительности остались только единичные представители флоры. Основными лесообразователями были листопадные растения теплоумеренного климата, но значительно обедненным составом. Леса умеренно-холодного климата, главным образом хвойные, получили большее распространение.

ФЛОРА ГУРИЙСКОГО ВЕКА

Флора гурийского века (не принимая во внимание отдельные случайные находки, которые не только не изображены, но в большей части даже не описаны) исследована исключительно методом палинологического анализа.

И. И. Шатилова (1967) приводит следующие компоненты флоры.

Плауновые

Lycopodium sp.

Selaginella sp.

Папоротники

Anogramma sp.

Cystopteris sp.

Polypodium serratum

Botrychium sp.

Hymenophyllum sp.

(W.) *Futo fossilis*

Cryptogramma sp.

Ophyoglossum sp.

Polypodium sp.

Cyathea sp.

Osmunda sp.

Pteris sp.

Woodsia sp.

Голосеменные

<i>Abies cilicaeformis</i> N. Mch.	<i>Pinus</i> sp.
<i>A. nordmanniana</i> (Stev.) Spach.	<i>Podocarpus</i> sp.
<i>Cedrus</i> sp.	<i>Sequoia</i> sp.
<i>Cryptomeria</i> sp.	<i>Taxodium</i> sp.
<i>Helia</i> sp.	<i>Taxus</i> sp.
<i>Ephedra</i> sp.	<i>Tsuga</i> sp.
<i>Picea</i> sp.	

Основной состав — покрытосеменные. Из однодольных отмечена только *Turpha* sp. Двудольные представлены довольно большим числом таксонов:

<i>Acer</i> sp.	Dipsacaceae gen. sp.	<i>Magnolia</i> sp.
<i>Alnus</i> sp.	<i>Elaeagnus</i> sp.	Nymphaeaceae gen.sp.
<i>Artemisia</i> sp. (1)	<i>Euonymus</i> sp.	<i>Nyssa</i> sp.
<i>Betula</i> sp.	<i>Fagus orientalis</i> Li-	<i>Ostrya</i> sp.
<i>Carya cordiformis</i>	psky fossilis	<i>Platanus</i> sp.
(Wangh.) K. Koch.	<i>Fraxinus</i> sp.	<i>Pterocarya</i> sp.
Caryophyllaceae gen.	Geraneaceae gen. sp.	<i>Quercus</i> sp.
sp.	<i>Hedera</i> sp.	Ranunculaceae gen.
<i>Castanea</i> sp.	<i>Ilex</i> sp.	sp.
<i>Celtis</i> sp.	<i>Juglans cinerea</i> L.	<i>Rhus</i> sp.
Chenopodiaceae gen.	fossilis	<i>Salix</i> sp.
sp.	<i>J. nigra</i> L. fossilis	<i>Tilia caucasica</i> Rupr.
<i>Cinnamomum</i> sp.	<i>Juglans</i> sp.	fossilis
<i>Cornus</i> sp.	<i>Laurus</i> sp.	<i>Ulmus campestris</i> L.
<i>Corylus</i> sp.	<i>Liquidambar</i> sp.	fossilis
Cruciferae gen. sp.	<i>Lonicera</i> sp.	<i>Zelkova</i> sp.

Этим, вероятно, далеко неполным составом, исчерпываются сведения о флоре Гурийского века.

Как видно, папоротники по числу родов и систематическому составу соответствуют кувальницкой флоре. Здесь преобладали представители тех же родов из сем. Polypodiaceae, в незначительном количестве встречалась пыльца *Syathea*, а другие, как и в кувальнике, отсутствовали совершенно.

Голосеменные также состояли из родов куяльницкой флоры. В Гурии к ним добавляются только *Helia* и *Taxus*, отсутствие которых в куяльнике можно считать случайным явлением. Важно отметить, что голосеменные в гурийском веке по процентному содержанию пыльцы не уступают куяльницким. В Гурии наблюдается уменьшение количества пыльцы вообще, а у некоторых родов (*Abies*, *Picea*, *Pinus*) довольно значительное.

Покрытосеменные составляли основу флоры. В ней господствовали древесно-кустарниковые растения, но не мало было и травянистых форм. По травянистым растениям гурийская флора выглядит богаче куяльницкой. Помимо 9 общих, в Гурии отмечено дополнительно 6 семейств, что говорит о довольно интенсивном распространении травянистых растений.

Из древесно-кустарниковых лиственных обе указанные флоры также чрезвычайно сходны. В Гурии отсутствуют только три рода куяльницкой флоры: *Myrica*, *Parrotia*, *Thalictrum*, но некоторые из них, как например *Parrotia*, отмечены в последующих верхнеплиоценовых флорах и поэтому вполне допустимо их наличие в гурийской флоре. При этом интересно, что некоторые из этих родов по количеству содержания пыльцы, как показывает спектр, почти не отличаются друг от друга. У большинства оно колеблется в незначительных пределах и только у немногих гурийских (*Fagus*, *Quercus*) наблюдается увеличение.

Судя по распространению современных представителей гурийской флоры, отмечается участие в ней, так же как и в куяльницкой в основном растений восточноазиатского, североамериканского и восточномедиземноморского флористических районов. В распределении компонентов флоры наблюдается, естественно, та же закономерность, что и в куяльнике. Преобладают во флоре таксоны рефугиума первой, немного меньше — третьей и еще меньше — второй областей.

В гурийской флоре продолжается господство элемента влажнотеплоумеренных лесных флор. При этом, как в куяльнике,

здесь также трудно выделить породы доминирующие. В этом комплексе преобладающее положение занимают листопадные растения, а из вечнозеленых наибольший интерес представляют *Cinnamomum* и *Magnolia*, более не встречающиеся в последующих флорах.

Представители умеренных флор в гурийском веке, пожалуй, занимали меньшие площади, чем в куяльнике, на что указывает значительное снижение количества пыльцы некоторых пород, уже отмеченных выше.

Небольшое распространение имели растения гемиксерофильного комплекса, что характерно также для предыдущих флор. Содержание пыльцы отдельных компонентов едва доходит до двух процентов.

Таким образом, в результате анализа флоры гурийского века и сопоставления ее с куяльницкой, мы наблюдаем редкое для двух ископаемых флор явление — поразительное сходство их между собой. Они сходны не только по количеству родов, но, что особенно важно, по их систематическому составу. Если не принимать во внимание число травянистых растений, которых в Гурии немного больше, и некоторые (2—3) рода древесно-кустарниковых, отсутствующих во флоре Гурии, или наоборот, в куяльницкой, то все остальные абсолютно тождественны.

К сожалению, мы лишены возможности выяснить изменения видового состава растений (что не могло не иметь места) и, следовательно, полнее показать процесс развития флоры в гурийском веке. Из данного же состава ясно видно, что флоры как Гурии, так и куяльника содержали почти одинаковые комплексы и развивались в таких же одинаковых условиях, и отсутствие или наличие указанных выше некоторых таксонов во флорах не является признаком каких-нибудь ощутимых изменений их состава.

ПАЛЕОКЛИМАТ ГУРИЙСКОГО ВЕКА

Флора гурийского века, как уже отмечалось, почти тождественна с куяльницкой. Поэтому мы вправе предполагать в Гурии также два типа климата: влажнотеплоумеренный — в нижних поясах и умеренный — в верхних.

Современные представители гурийской флоры, приурочены к тем же флористическим областям, что в куяльницкой, и, надо думать, что они имеют примерно сходное с ними распространение.

Следовательно, состав флоры и нынешнее распространение ее элементов не дает повода допустить изменения климатических условий в ту или другую сторону. Единственное что можно сказать, исходя из ее анализа, — это то, что в Гурии, возможно, климат был более равномерным, чем в куяльнице в течение всего века.

Поэтому влажнотеплоумеренный климат гурийского века мы рассматриваем почти в пределах климатических показателей куяльницкого времени.

В условиях теплоумеренного климата были развиты основные лесные массивы листопадных растений, в которых ядро составляли представители мезофильной флоры.

Умеренный климат был распространен в горных поясах. В гурийском веке замечается некоторое колебание температуры в отдельные периоды, но, как видно из данных по флоре, это не было так отчетливо выражено, как в куяльнице, ввиду чего для Гурии мы хотя и допускаем показатели климатических условий куяльника, но предполагаем более равномерный ход климатического режима.

Таким образом, климатические условия гурийского века ничем в сущности не отличались от куяльницка. Во всяком случае, существующий ископаемый материал на данном этапе исследования не дает оснований для допущения каких-либо отличительных признаков, за исключением некоторых указанных выше колебаний температуры, выраженных в большей степени в куяльнице, чем в гурийском веке.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ГУРИЙСКОГО ВЕКА

Систематический состав флоры гурийского века по сравнению с куяльницким изменился весьма незначительно. Процентное содержание пыльцы большинства растений этих флор колеблется тоже в малых пределах. Поэтому растительный покров гурийского века в целом не должен был за-

метно отличаться от куяльницкого, хотя отдельные растительные формации выглядели, вероятно, несколько по-другому.

Растительный покров гурийского времени рассматривается в пределах уже принятой нами схемы лесных поясов.

Низовые леса были образованы теми же формациями, что и в куяльнике.

Весьма примечательно удивительное постоянство компонентов болотистых лесов, которые, можно сказать, совершенно не изменились с киммерийского времени и почти тем же составом характерны ныне для атлантической части Сев. Америки.

На более отдаленных от указанного фитоландшафта произрастали, вероятно, последние остатки вечнозеленой термофильной растительности *Cinnamomum* и *Magnolia*, которые в гурийском веке, судя по пыльцевому спектру, вряд ли образовывали самостоятельные формации. Они, надо полагать, входили как примесь в состав других листопадных лесов.

Растительность предгорного пояса была представлена большим видовым составом. Леса здесь были сложены из различных листопадных широколиственных пород с незначительным участием некоторых хвойных.

Мезофильные лесные формации имели, видимо, в своем составе *Fagus*, *Castanea*, *Carpinus*, *Juglans* и др. Следует отметить, что некоторые из этих видов, особенно *Carpinus* отличаются большим содержанием пыльцы в отложениях, что, возможно, указывает на увеличенные доли участия их в растительном покрове.

Гемиксерофильные формации были образованы из *Quercus*, *Celtis*, *Ostrya*, *Laurus*, *Rhus* и др. Растительность этого типа в течение всего среднего и верхнего плиоцена имела небольшое распространение, но в гурийском веке, в отличие от других наблюдается заметное увеличение пыльцы дуба по сравнению с остальными компонентами, что, возможно, говорит об его доминировании в древостое.

Долины рек и их берега были заняты растительностью из *Alnus*, *Fraxinus*, *Elaeagnus* и др.

Леса предгорного пояса дополнялись некоторыми хвойными, как *Cryptomeria* и *Podocarpus*. Но если первая из них еще принимала более или менее заметное участие в ценозах, то второй, находясь уже на грани исчезновения, был представлен в ничтожном количестве.

В растительном покрове в низовых и предгорных лесов довольно значительно были развиты травянистые растения, в том числе и папоротники. Помимо образования ими покрова в наиболее светлых широколиственных лесах, большое их разнообразие наводит на мысль о существовании хотя бы на небольших участках также безлесных пространств, особенно среди скально-лесных компонентов, где они развивались наиболее полно.

В среднем горном поясе были распространены широколиственно-хвойные леса, состоящие из мезофильных пород. Из лиственных древесно-кустарниковых растений в них могли участвовать *Fagus*, *Castanea*, *Carpinus*, *Acer*, *Tilia* и др. с хорошо развитым подлеском из *Corylus*, *Euonymus*, *Lonicera*, *Plex*, среди которых *Plex* был распространен, видимо, значительно шире других.

Из хвойных в эти леса входили *Cedrus*, *Tsuga*, *Sequoia*, *Helia*, *Taxus*, из которых пыльца первых двух отмечена в большом количестве.

Верхний лесной пояс был образован, вероятно, хвойными: *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga* и др. с небольшой примесью лиственных древесных пород, а в подлеске — кустарниковых. В гурийском веке наблюдается некоторое уменьшение пыльцы пород, образующих леса этого пояса, что быть может связано с уменьшением площади их распространения. Тем не менее, не подлежит сомнению, что в верхнегорном поясе они и в то время создавали большие лесные массивы.

Из приведенного анализа видно, что растительный покров гурийского века, образованный сходными с куюльником компонентами, заметных изменений не претерпевал. В Гурии замечается увеличение доли участия в нем некоторых широколиственных, в большей части мезофильных растений, что,

возможно, означает начало образования монодоминантности, в силу чего отдельные лесные формации имели несколько иной облик, чем это было в кюальнике.

ФЛОРА ЧАУДИНСКОГО ВЕКА

Прежде чем перейти к анализу флоры, следует отметить, что в этой главе мы допускаем возможность объединения вместе верхнеплиоценовых флор Абхазии и чаудинских Гурии, как флоры, имеющие между собой исключительно большое сходство. Эти данные позволяют рассматривать подобно Андрусова (1889), Габуния (1962) и др. исследователей, чаудинский горизонт в рамках верхнего плиоцена.

После киммерийской флоры наиболее полно в Зап. Грузии изучены чаудинские. В результате исследований отпечатков листьев, плодов, пыльцы и спор растений, в настоящее время известно более ста компонентов флоры.

В Абхазии по данным А. А. Колаковского (1952) и Н. К. Ратиани (1959) эта флора имела следующий состав.

Папоротники

Dryopteris oreopteris (Ehrh.) Maxon. fossilis (1)

Голосеменные

Thuja cf. occidentalis L. (1) *Tsuga europaea* (Menz.) Szafer (1)

Покрытосеменные

<i>Acer pseudomonspessulanum</i> Ung.	<i>Buxus sempervirens fossilis</i> Engelm.
<i>A. polymorphum-pliocenicum</i> Sap.	<i>Carpinus betulus</i> L. fossilis
<i>A. pseudoplatanus fossilis</i> Kol.	<i>C. orientalis</i> Mill. fossilis
<i>Alnus barbata</i> CAMey fossilis	<i>Castanea pliosativa</i> Kol.
<i>Arbutus andrachne</i> L. fossilis	<i>Corylus avellana</i> L. fossilis
<i>A. unedo</i> L. fossilis	<i>Cotinus coggygria fossilis</i> Kol.
	<i>Fagus orientalis</i> Lipsky fossilis

<i>Hedera colchica</i> C. Koch. fossilis	<i>Quercus cerris</i> fossilis Kol.
<i>Hypericum inodorum</i> Willd. fossilis	<i>Q. mediterranea</i> Ung. (1)
<i>Ilex colchica</i> Pojark. fossilis	<i>Q. pseudorobur</i> Kov. (1)
<i>Laurus nobilis</i> L. fossilis	<i>Rhododendron luteum</i> Sweet fossilis (1)
<i>Lonicera caprifolium</i> L. fossilis	<i>Rh. ponticum</i> L. fossilis (1)
<i>Mallotus cf. apelta</i> Muell. (1)	<i>Rhus coriaria</i> L. fossilis
<i>Periploca graeca</i> L. fossilis	<i>Salix daphnoides</i> Vill. fossilis
<i>Populus alba</i> L. fossilis	<i>S. micans</i> And. fossilis (1)
<i>P. balsamoides</i> Goepp.	<i>S. triandra</i> L. fossilis (1)
<i>Pterocarya pterocarpa</i> (Mchx.) Kntz. fossilis	<i>Styrax aff. officinalis</i> L.
<i>Pyracantha coccinea</i> Roem. fos- silis	<i>Ulmus campestris</i> L. fossilis

Флора Абхазии уже значительно приближается к современной Зап. Грузии, но в ней еще немало видов, отсутствующих в последней, или вымерших совершенно. Преобладает во флоре влажнотеплоумеренный элемент, но довольно многообразен состав и гемиксерофильных растений. Господствуют листопадные виды, однако число вечнозеленых пород также немало.

Среди приведенного состава почти нет родов за исключением *Mallotus*, не отмеченных во всех флорах Зап. Грузии, но интересно, что если одни из них сохранили видовое разнообразие (*Populus*, *Quercus*, *Salix* и др.), то другие (*Styrax* и др.) его потеряли и в верхнем плиоцене представлены чаще по одному виду.

Наиболее подробно изучена чаудинская флора Гурии. В результате обработки материала по мхам А. Л. и П. И. Абрамовыми (1959, 1964) по листовым отпечаткам и карпологическим остаткам Э. Н. Кара-Мурзой (1941) и в основном К. И. Чочиевой (1965) в этой флоре установлены следующие компоненты.

Мхи

<i>Anomodon attenuatus</i> (Schreb.) Hüb.	<i>A. longifolius</i> (Schleich.) Hartm. <i>A. rugelii</i> (C. Müll.) Kessl.
--	---

<i>A. viticulosus</i> (Hedv.) Hook.	<i>Homalothecium sericeum</i>
<i>Clasmatodon parvulus</i> (Hampe)	(Hedw.) Er. et Sch.
Sull.	<i>Isothecium myosuroides</i> (Brid.)
<i>Ctenidium molluscum</i> (Hedw.)	Brid.
Mitt.	<i>I. myurum</i> (Brid.) Brid.
<i>Epipterigium tozeri</i> (Grav.)	<i>Neckera complanata</i> (Hedw.)
Lindb.	Hüb.
<i>Eucladium verticillatum</i> (Smith.)	<i>N. crispa</i> Hedw.
Er. et Sch.	<i>Pleuropus euchloron</i> (Bruch.)
<i>Eurhynchium pulchellum</i>	Broth.
(Hedw.) Dix.	<i>Thamnum alopecurum</i> (Hedw.)
<i>E. zeterstedtii</i> Strm.	Br.
<i>Homalothecium philippeanum</i>	<i>Thuidium cf. philibertii</i> Limpr.
(Spruce) Br.	

Моховая флора, по данным А. Л. и И. И. Абрамовых, представляет собой обедненную киммерийскую и также является характерной для лесных формаций.

Голосеменные

<i>Abies nordmanniana</i> (Stev.)	<i>Picea cf. orientalis</i> (L.) Link.
Spach. fossilis	<i>Tsuga europaea</i> (Menz.) Szafer
<i>Cupressus</i> sp.	<i>T. cf. canadensis</i> Murr. (1)
<i>Metasequoia</i> sp.	

Покрытосеменные

Однодольные

<i>Dulichium spathaceum</i> Pers.	<i>D. vespiforme</i> Reid
fossilis	<i>Phragmites oeningensis</i> Heer

Двудольные

<i>Acer subcampestre</i> Goepf.	<i>A. pseudoplatanus fossilis</i> Kol.
<i>A. pseudomonspessulanum</i> Ung.	<i>Aesculus hippocastanoides</i> Il-
<i>A. polymorphum-pliocenicum</i>	jinsk.
Sap.	

Плауновые

Lycopodium sp.

Selaginella sp.

Папоротники

Botrychium sp.

Osmunda sp.

Pteris sp.

Ophyoglossum sp.

Polypodium sp.

Голосеменные

Abies sp.

Picea sp.

Taxodium sp.

Cedrus sp.

Pinus sp.

Taxus sp.

Cryptomeria sp.

Podocarpus sp.

Tsuga sp.

Покрытосеменные

Acer sp.

Euonymus sp.

Nyssa sp.

Alnus sp.

Fagus sp.

Ostrya sp.

Betula sp.

Fraxinus sp.

Populus sp.

Buxus sp.

Hedera sp.

Pterocarya sp.

Carpinus sp.

Ilex sp.

Quercus sp.

Castanea sp.

Juglans sp.

Rhus sp.

Carya sp.

Laurus sp.

Salix sp.

Celtis sp.

Liquidambar sp.

Ulmus sp.

Cornus sp.

Lonicera sp.

Zelkova sp.

Corylus sp.

Morus sp. (1)

Обращает на себя внимание увеличение в чауде процентного содержания пыльцы хвойных верхнего горного пояса по сравнению с гурийским веком, приближаясь по этому показателю к куяльницкому времени. Отмечено также большое увеличение количества пыльцы *Alnus*, *Fagus*, *Pterocarya*, но уменьшение во много раз *Carya*, *Quercus*, *Ulmus*, *Zelkova*, не говоря уже о *Cedrus*, *Liquidambar*, *Podocarpus*, пыльцевые зерна которых встречаются единично.

Как видно из приведенных данных чаудинская флора Зап. Грузии по составу древесно-кустарниковых растений, несмотря на значительное обеднение (всего 75 видов) по сравнению, например, со средним плиоценом, все еще была до-

статочно богата и разнообразна, содержала большое количество таксонов различного систематического состава и экологической природы, в том числе представителей древних флор, что придавало этой флоре своеобразный облик.

Вместе с тем этот состав говорит и о том, что в верхнем плиоцене значительно сократилось участие наиболее термофильных элементов, почти исчезли остатки субтропической флоры.

В чауде наряду с представителями миоценовых и ранних флор присутствует много более молодых видов (*Abies nordmanniana*, *Carpinus betulus*, *C. orientalis*, *Fagus orientalis*, *Hedera colchica*, *H. helix*, *Ilex colchica* и др.), дифференциация и выделение от предков которых, как уже видели при их характеристике, произошло в основном, в среднем плиоцене. В дальнейшем они заметно расширяют свой ареал и в верхнем плиоцене некоторые из них уже доминируют в фитоценозах. Однако, позже в конце плиоцена и в плейстоцене, за исключением немногих видов, наблюдается значительное сокращение площади распространения и сохранение их только в колхидском рефугиуме и в сходных с ним по климатическим условиям прилегающих регионах.

В чаудинской флоре преобладают виды, которые ныне составляют основу современной флоры Зап. Грузии, но в целом она представляет синтез видов, имеющих связи с различными областями северного полушария, из которых как и в предыдущих флорах, основными являются районы Вост. Азии, Сев. Америки и Средиземноморья.

Элемент восточноазиатского рефугиума во всех рассмотренных нами флорах занимало преобладающее положение. В верхнем плиоцене видов и родов, ныне непосредственно обитающих в этой области, сравнительно мало, но ввиду того, что большинство растений указанной флоры в виде своих ближайших предков имеет теснейшую связь с Восточной Азией (*Castanea*, *Alnus*, *Fagus*, *Vixus*, *Hedera*, *Pterocarya*, *Morus*, *Diospyros*, *Zelkova* и др.), мы вправе говорить о доминировании этого элемента в верхнем плиоцене, составляющего около 36% всей флоры.

Довольно многочисленны также виды нынешней восточносредиземноморской флористической области. Они после восточноазиатской составляют самый большой процент (26), что не имело места в более ранних флорах Зап. Грузии. Меньше всех представлен североамериканский элемент (12%), но и раньше он не отличался обильностью, хотя содержал большое количество видов. Сравнительно повысилась роль голарктического и палеарктического элемента (16%), по сравнению с предыдущими флорами.

По своей экологической природе виды чаудинской флоры также довольно различны. Влажнотеплоумеренный элемент занимает господствующее положение (более 35 видов), виды гемиксерофильной флоры меньше (около 20 видов), но по сравнению с предыдущими флорами их роль значительно возрастает. Несколько повышено участие умеренного элемента (17 видов), большинство из которых является палеарктическими и голарктическими.

Таким образом, чаудинская флора Зап. Грузии представляет собой сильно обедненный дериват ниже- и среднеплиоценовых флор, но как по систематическому составу, так и генетической связи она обнаруживает большую преемственность с флорами куяльницкого и гурийского веков. Изменения в составе флоры по сравнению с последними заключается, в основном, в уменьшении роли папоротников и других травянистых растений и увеличении гемиксерофильных видов, а также в отсутствии некоторых родов (5), среди которых выделяются *Cinnamomum*, *Mugica*, *Platanus*, вымершие к этому времени, видимо совершенно.

Приведенное небольшое изменение флоры с куяльника до чауды объясняется геоморфологической обстановкой Зап. Грузии, по которой, согласно Д. В. Церетели (1966), куяльницкий век в общих чертах мало отличался от последующих периодов.

Все это говорит о том, что после куяльницкого века обеднение флор шло постепенно и выражалось в смене более древних видов современными, в вымирании наиболее термофильных представителей и увеличении теплоумеренных и умеренных.

До сих пор мы не сравнивали наши флоры с другими, так как достоверно синхронных флор с кюальницкой и гурьской неизвестно, а единичные среднеплиоценовые или изучены не по листовым отпечаткам, или крайне малочисленны по количеству видов (10—12) и сопоставить их с киммерийской флорой не имело смысла.

Что касается верхнего плиоцена, то подобные флоры приводятся из многих стран. На территории Союза эти флоры довольно сильно обеднены, состоят преимущественно из травянистых растений, а в более южных районах выявлено пока что очень ограниченное число древесных видов и поэтому воздерживаемся от их сравнению с нашей флорой. Из Зап. Европы верхним плиоценом датированы флоры Болгарии, Румынии, Франции, Германии, Италии и Польши. Мы здесь приведем только несколько флор, которые изучены подробнее и опустим другие (например, французские), состав которых едва доходит до 10 видов.

Из всех вышеуказанных флор наиболее близко к нашей стоит флора лозенец в Болгарии, которую одни авторы считают верхним плиоценом, другие нижним плейстоценом. 20 из 32 видов являются общими для этих флор. Причем важно отметить, что сходство обнаруживается почти по всем основным лесообразующим породам. Особо нужно отметить близость ее с флорой верхнего плиоцена Абхазии по ксерофильному элементу, где к тому же *Quercus cerris* принадлежала ведущая роль. Но вместе с тем эта флора имеет ряд отличительных признаков, среди которых первостепенное значение имеет отсутствие в ней вечнозеленых видов, кроме одного *Oreodaphne*, наличие которого тоже сомнительно. В составе флоры, как отмечает Китанов (1956), уже совершенно нет восточноазиатского элемента, весьма ограничен и североамериканский (4 вида).

По количеству сходных таксонов затем идет флора Виллергаузена из Германии. Она из 50 с лишним видов имеет 12 общих с флорой Зап. Грузии. Однако, считать их близкими нельзя, так как флора Германии по своему основному составу носит умеренный характер почти с полным доминированием листопадных видов.

Казалось бы флора Румынии не должна была далеко стоять также от западногрузинской. Но, как показывает ее состав (флора Борзек), между ними есть незначительное сходство. Это вызвано, вероятно, неодновременностью этих флор, что доказывается наличием в Борзек множества древних видов, отмеченных в Зап. Грузии в более ранних флорах.

Такой же характер носит несинхронная, видимо с нашей, флора Франкфурта-на Майне из Германии, которая имеет мало общего с ней, благодаря наличию нескольких видов древнего, даже палеогенового периода.

Очень интересна флора Мизерна I, II, из Польши (Szafer, 1954), которая содержит немного общих видов с нашей флорой, но обращает на себя внимание наличие таких теплоумеренных растений, как *Acanthopanax*, *Actinidia*, *Phellodendron*, которые в Зап. Грузии позже киммерия не приводятся, хотя для их существования до верхнего плиоцена у нас были более благоприятные условия, чем в Польше. Это говорит о все еще слабой изученности более молодых флор Зап. Грузии.

Итак, сопоставление верхнеплиоценовых флор Зап. Европы с одновозрастными Зап. Грузии показало, что все они больше отличаются, чем сходны с последней. Эти флоры представлены в более обедненном составе в отношении содержания влажнотеплоумеренных видов, вечнозеленых компонентов, в потере или значительном уменьшении родственных связей с Вост. Азией и Сев. Америкой и преобладании элементов европейского.

Изменение флор после среднего плиоцена в этих странах было значительно сильнее выражено, чем в Зап. Грузии. В последующие периоды развитие их заключалось, как у нас, в обеднении состава древними, наиболее термофильными элементами, но этот процесс в Европе шел, как отмечают и другие исследователи флоры Зап. Грузии, быстрее и закончился почти полным их исчезновением раньше — к верхнему плиоцену, а в Зап. Грузии гораздо позже, примерно, в верхнем плейстоцене.

Флора чаудинского века по сравнению с куюльницкой и гурийской изменилась незначительно. Поэтому, видимо, не было каких-либо заметных изменений и в климате. Из числа отсутствующих родов наиболее термофильным является *Cinnamomum*, вымирание которого едва ли можно связать с понижением температуры, так как в чауде еще были виды, не менее требовательные к высоким температурам. Тем не менее, общий состав флоры, в котором, в основном представлены современные колхидские растения, значительное сокращение степени участия в ней многих видов более древних флор и совершенное вымирание некоторых говорит о существовании в то время климата несколько холоднее, чем в предыдущие периоды, но еще достаточно теплого и влажного, способствовавшего произрастанию определенного количества термофильных растений.

Исходя из этих данных, а также из условий распространения влажнотеплоумеренных видов в пределах нынешнего ареала нам представляется, что климатические условия чауды низменных и предгорных районов должны были соответствовать, примерно, современным Зап. Грузии. Средняя температура самого холодного месяца до $+4-7^{\circ}$, самого теплого $+23, +24^{\circ}$, средний из абсолютных минимумов — до -10° и возможно больше; количество осадков 1600—2300 мм в год.

Однако весьма возможно, что в чаудинском веке уже существовало региональное различие климатических условий, особенно влажности воздуха между северным и южным районами Зап. Грузии, что подтверждается наличием более богатого кверцетального комплекса в верхнем плиоцене Абхазии, чем в чауде Гурии.

Как и в ранних флорах, в пределах распространения вышеуказанного типа климата предполагается существование гемиксерофильной флоры, чередующейся, как и сейчас на южных склонах с влажнотеплоумеренной, но получившей в отдельные засушливые периоды большее развитие.

Умеренный климат верхних горных поясов в то время был, видимо, также немного холоднее, по сравнению с предыдущими периодами, на что указывает увеличение процентного соотношения пыли характерных пород горного пояса. Этот климат мы характеризуем среднемесячной температурой января до -10° , абсолютным минимумом до -30° , осадками — 1200—1600 мм в год.

Таким образом, климатические условия чаудинского века отличались от климатов куюльника и гурни только незначительным снижением среднемесячной температуры самого холодного месяца и некоторым увеличением годовых осадков, но ввиду неравномерности их распределения существовали и сухие сезоны года.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ЧАУДИНСКОГО ВЕКА

Фитоландшафты чаудинского века тем и отличаются от остальных, ранее рассмотренных периодов, что значительно приближаются к современным колхидским. В течение указанного времени растительность, как видно из анализа флоры была неоднородная, меняла свою структуру и облик в соответствии с условиями внешней среды.

Вертикальное распространение растительного покрова рассматривается в чаудинском веке в пределах тех же поясов, что и предыдущих периодов.

Низовые леса были представлены различными гигрофильными формациями. Растительный покров на заболоченных и избыточно увлажненных участках был образован, видимо из *Alnus barbata*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Taxodium*. Однако основной лесообразующей породой была ольха. Остальные, как показывает пыльцевой анализ ценотического значения не имели. Приречная растительность состояла из *Pterocarya pterocarya*, *Carya*, *Salix alba*.

В этом же поясе на ближних к предгорьям склонах росли *Mallotus cf. apelta*, *Styrax aff. officinalis*, которые, вероятно, самостоятельных ценозов не образовывали, а произрастали совместно с другими видами листопадных лесов. Обитателями водной среды были *Tetraodon*, *Euryale* и др.

Большие площади были заняты, видимо, дзельквой. Судя по обилию отпечатков во флоре Абхазии, она образовывала отдельные лесные массивы или преобладала в древостое в районе распространения вышеуказанных растений.

На некоторых сухих и сильно освещенных южных склонах прибрежной полосы развивались, надо полагать, отдельные формации кверцетальной растительности типа средиземноморского маквиса из *Arbutus andrachne*, *A. unedo*, *Cotinus coggygia*, *Laurus nobilis*, *Quercus mediterranea*, *Rhus coriaria*.

Предгорный пояс был образован лесами как мезофильного, так и ксерофильного типа. Формации мезофильной растительности состояли, видимо, из *Fagus orientalis*, *Castanea pliosativa*, *Carpinus betulus*, *Acer polymorphum-pliocenicum*, *Aesculus hippocastanoides*, по берегам рек и речным долинам произрастали *Juglans cinerea*, *Alnus glutinosa*, *Populus balsamoides*, *Fraxinus*, *Salix* и др.

Одной из характерных особенностей верхнего плиоцена Абхазии является наличие гемиксерофильных лесов с явным доминированием *Quercus cerris*, в которых участвовали *Acer pseudomonspessulanum*, *A. subcampestre*, *Celtis*, *Crataegus*, *Lonicera caprifolia*, *Ostrya carpinifolia*, *Rhododendron luteum*, *Pyracantha coccinea*, *Hypericum inodorum*, *Eupatorium cannabinum*, *Prunus* sp., на берегах и в поймах рек — *Periploca graeca*, *Rubus idaeus*, *Vitis silvestris* и др.

Развитие подобных лесов отмечалось и в ранних флорах, но в верхнем плиоцене они выражены резче, имеют несомненно более широкое распространение и охватывали довольно много видов со сходной экологической природой.

Нельзя не отметить и то, что эти гемиксерофильные лесные формации так же, как и отмеченный средиземноморский маквис, в своей типичной форме были характерны для более северных районов Зап. Грузии, между тем как в южных они имели не только более обедненный видовой состав, но значительно была снижена также их ландшафтообразующая роль.

В лесах предгорного пояса из хвойных могли участвовать *Cryptomeria* и *Podocarpus*, вероятно, в виде очень незначительной примеси.

В низменных и предгорных лесах травяной покров был, видимо, представлен богаче, чем это установлено палеоботаническими исследованиями, среди которых хорошо были развиты и папоротники, но уже более теплоумеренного климата.

В среднегорном поясе развивалась растительность из мезофильных листопадных и хвойных пород. В листопадных основные лесные массивы были, вероятно, образованы из *Fagus orientalis*. В них большое участие принимали *Castanea pliosativa*, *Carpinus betulus*, меньшее — *Acer pseudoplatanus*, *Tilia caucasica*, по берегам рек — *Populus tremula*, *Salix alba*.

Другим не менее характерным явлением чаудинского века нужно считать широкое распространение восточного бука, вероятно, по всей Зап. Грузии. Во всяком случае во флорах Абхазии и Гурии он в ископаемом состоянии этого периода отмечен в большом количестве. Значительно увеличено процентное содержание также пыльцы по сравнению с куяльником и гурийским веком. Есть основание предполагать в то время существование буковых лесов на больших территориях. Вместе с тем нужно отметить, что в чауде довольно многочисленны также отпечатки каштана, что до этого не было отмечено ни в одной флоре. Это указывает на его возросшую роль в фитоландшафтах, который быть может создавал, как и бук, чистые формации.

Хвойные растения в этом поясе имели тоже большое распространение. Здесь совместно с широколиственными могли произрастать *Cedrus*, *Sequoia*, *Taxus*, *Thuja*, *Metasequoia*.

Подлесок среднегорного пояса состоял, в основном, из вечнозеленых кустарников: *Buxus sempervirens*, *Ilex colchica*, *Euonymus*, *Hedera colchica*, *H. helix*, *Rhododendron* споро были и листопадные: *Corylus avellana*, *C. colurna*.

Верхнегорный пояс был занят хвойными лесами с примесью некоторых древесно-кустарниковых лиственных растений. По палинологическому анализу установлено значительное повышение количества пыльцы тех пород, которые образовывали эти леса: *Abies*, *Cedrus*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*.

Расширение ареала этих растений, отмеченное также в куяльнике, указывает на возможное проникновение их

как вниз, в пределах широколиственно-хвойных лесов, так и вверх, в субальпийский пояс.

Таким образом, растительный покров чаудинского века, несмотря на сходство с современными колхидскими, был все еще более разнообразен и богаче по видовому составу. Тем не менее, отмеченные особенности этого периода — более широкое распространение в нем некоторых лесообразующих пород (*Abies*, *Pinus*, *Alnus*, *Fagus*, *Castanea*, *Carpinus*) и увеличение доли участия гемиксерофильных растений наблюдаются и в современном растительном покрове Зап. Грузии. При этом первый комплекс видов, получил дальнейшее развитие, в настоящее время представлен доминантами лесов, а второй ныне выражен слабее, но закономерности распространения его в прошлом сохранились полностью.

ФЛОРА ПЛЕЙСТОЦЕНА

Для более правильного понимания общих закономерностей развития современной флоры необходимо привести хотя бы краткий анализ флор плейстоцена, тем более, что по ним имеются очень интересные данные для Зап. Грузии.

Плейстоценовые флоры изучены пока слабо, они известны только из нескольких пунктов Абхазии и Гурии, притом состав их выявлен далеко еще не полностью, но тем не менее, они отличаются большой оригинальностью, что ставит их в совершенно особое положение среди других синхронных флор Европы и Кавказа.

В отличие от предыдущих флор, плейстоценовые Зап. Грузии захоронены на разных гипсометрических уровнях, отражают флористический состав в основном низовых лесов, а также средне- и высокогорных до самых верхних пределов леса.

В результате изучения плейстоценовых флор Абхазии в разное время нами (Ратиани, 1960, 1964, 1967, 1970) было установлено более 30 видов древесно-кустарниковых растений.

Гумистинская флора

Голосеменные

Abies cephalonica Link. fossilis (1)

Покрытосеменные

Однодольные

Smilax excelsa fossilis Rat.

Двудольные

<i>Acer integerrimum</i> (Viv.) Mas- sal.	<i>Hedera colchica</i> C. Koch. fos- silis
<i>Alnus barbata</i> CAMEy fossilis	<i>Laurus nobilis</i> L. fossilis
<i>A. hoernesii</i> Stur	<i>Parrotia persica</i> CAMEy fossilis
<i>Buxus sempervirens</i> L. fos- silis	<i>Populus tremula</i> L. fossilis
<i>Carpinus betulus</i> L. fossilis	<i>Pyracantha coccinea</i> Roem. fos- silis
<i>Castanea pliosativa</i> Kol.	<i>Quercus hartwissiana</i> Stev. fos- silis
<i>Fagus orientalis</i> Lipsky fossilis	<i>Salix alba</i> L. fossilis

Флора Верхней Сванетии

Голосеменные

<i>Abies nordmanniana</i> (Stev.) Spach. fossilis	<i>Pinus sossnowskyi</i> Nakai fossilis
--	---

Покрытосеменные

<i>Acer trautvetteri</i> Medw. fos- silis	<i>Salix caprea</i> L. fossilis
<i>Betula litwinowii</i> Doluch. fos- silis	<i>Sorbus aucuparia</i> L. fossilis
<i>Fagus orientalis</i> Lipsky fossilis	<i>S. subfusca</i> (Ledeb.) Boiss. fossilis
<i>Ostrya carpinifolia</i> Scop. fossi- lis	<i>Ulmus campestris</i> L. fossilis

Флора Генцвиши

Покрытосеменные

Однодольные

Smilax excelsa fossilis Rat.

Двудольные

Acer pseudoplatanus fossilis Kol. *Quercus iberica* Stev. *fossilis*

Corylus avellana L. *fossilis*. *Viburnum* cf. *orientalis* Pall.

В гумистинской флоре отмечены преимущественно виды современной флоры. Зап. Грузии, но есть и другие, вымершие после среднего плейстоцена.

Наибольшее число видов составляют влажнотеплоумеренные лесные, меньше — умеренные, а гемиксерофильные представлены совершенно незначительно. Во флоре имеются только виды с родственными связями с Вост. Азией и Средиземноморьем, между тем как с флорой Сев. Америки эта связь полностью отсутствует.

Флора Верхней Сванетии интересна в том отношении, что представлена исключительно горными видами, а некоторые из них отмечены только в этом районе. Поэтому она отличается, как впрочем и гумистинская, от одновозрастных флор Европы и Кавказа.

Среди видов указанной флоры особо следует выделить березу Литвинова, сосну Сосновского и клен Траутфеттера, наличие которых во флоре, близкой к нижнеплейстоценовым, показывает, что в горах Зап. Грузии они должны были произрастать еще с верхнего плиоцена.

Что касается флоры сел. Генцвиши, то здесь наибольший интерес представляет преобладание отпечатков листьев грузинского дуба, отмеченного впервые, что отводит ей особое место среди других ископаемых флор плейстоцена.

Совершенно своеобразный состав флоры выявлен в плейстоцене Гурии. К. Н. Чочиевой (1968, 1970) установлено обилие отпечатков *Taxodiaceae* и *Cupressaceae* и отчасти *Pinaceae*,

а также такие редкие роды для флор и тем более плейстоценового периода, как *Eugya*, *Stuartia*, *Symplocos* наряду с обычными родами хвойных: *Abies*, *Cryptomeria*, *Metasequoia*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Tsuga*, покрытосеменных: *Aesculus*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Pterocarya*, *Ulmus* и травянистых растений *Carex*, *Lycopus* и др.

Следует отметить, что многие из перечисленных здесь родов, особенно листопадных растений, в палеофлорах Зап. Грузии отмечены не раз, но такие как *Eugya* и *Symplocos* после киммерийского времени вообще не приводились, а другие преимущественно хвойные, были известны, правда, по всему плиоцену, но главным образом по пыльце. Впервые для Зап. Грузии отмечены роды *Stuartia*, *Sequoiadendron*.

Значительно расширило наше представление о составе флоры плейстоцена Зап. Грузии палиноголические исследования И. И. Шатиловой (1974). В результате изучения различных разрезов четвертичных отложений Колхидской низменности, ею установлено более 60 родов и видов в основном двудольных растений, среди которых преобладают покрытосеменные.

Эти данные говорят о том, что ранние флоры Зап. Грузии, в особенности с кюяльника до плейстоцена изучены все еще слабо, ибо на вышеприведенных примерах больше, чем ясно, что многие роды и виды субтропического и отчасти тропического происхождения непрерывно должны были присутствовать у нас во флорах по плейстоцен включительно. Плейстоцен Грузии отличается также наличием обильных остатков таких родов, как *Chamaecyparis* и *Cupressus*, очень редко встречающихся в других флорах. В этой флоре, как в предыдущей по количеству родов преобладают растения влажнотеплоумеренного климата, но примечательно, что гемиксерофильные роды, несмотря на малое их число, представлены значительно обильнее по растительным остаткам.

Как видно, плейстоценовая флора Зап. Грузии, несмотря на далеко неполностью выявленный состав, выглядит все же довольно многообразной. Она была в основном флорой теплоумеренного типа, очень близкой к современной Зап. Грузии, но присутствие ряда растений субтропического кор-

ня придавало ей, по крайней мере, в южных районах своеобразный облик.

Весьма необычно для плейстоцена наличие в флористическом комплексе не только молодых, но и древних миоценовых видов, подавляющее большинство которых во многих странах высоких широт уже неизвестно позже среднего плиоцена и только в некоторых они доходят до верхнего плиоцена.

Не менее важно отметить, что эта флора сохранила те же закономерности систематического и экологического порядка, которые были присущи флорам Зап. Грузии в течение всего плиоцена. Ни в одной плейстоценовой флоре Европы и Кавказа не наблюдается, например, столь большое процентное содержание элементов восточноазиатского и североамериканского рефугиумов. Они обычно лишаются их в верхнем плиоцене. Не встречается также в других плейстоценовых флорах преобладание влажнотеплоумеренного элемента над умеренным и гемиксерофильным. Умеренный характер флоры в указанных областях наблюдается уже в верхнем плиоцене, а в некоторых еще раньше.

По видовому составу плейстоценовые флоры Зап. Грузии немного отличаются от верхнеплиоценовых. Если не принимать во внимание некоторые плиоценовые реликты современной флоры, отсутствие которых в плейстоцене, естественно, — явление временное, то вымерших растений не так уж много: 8 родов и 23 вида. При этом многие из них уже в позднем плиоцене имели очень ограниченное распространение, а в верхнем принимали во флоре совершенно незначительное участие. Грандиозные процессы плейстоцена — оледенение и горообразование — хотя и повлияли на флору, но не настолько, чтобы вызвать значительные изменения ее состава. Анализ плиоценовых и плейстоценовых флор Зап. Грузии показал нам, что начиная с куяльника, обеднение флоры шло постепенно за счет вымирания в основном, более древних видов, которое тянулось до среднего или до конца верхнего плейстоцена. После этого времени флора Зап. Грузии стала уже современной, без заметных естественных изменений.

Примечательно, что развитие флор некоторых районов Сев. Америки шло примерно так же. В докладе Б. Леопольд (VI конгресс международной ассоциации по изучению четвертичного периода, 1964) отмечалось, что обеднение береговой флоры США происходило медленно и исчезновение древних реликтов затягивалось до середины четвертичного периода.

В плейстоцене существенных перемен не наблюдается и во флорах других стран. Дело в том, что изменения флор в Зап. Европе и Союзе были гораздо более значительными, чем в Зап. Грузии или сходных с ней по климату областях, в течение всего плиоцена и к плейстоцену они пришли уже в очень обедненном виде, состав которых был почти современным.

П. И. Дорофеев (1964) на основании анализа третичной флоры СССР приходит к выводу, что ископаемые флоры разных эпох плейстоцена различаются слабо. Общая линия развития этих флор заключалась в уменьшении чуждых видов и увеличении современных и местных.

ПАЛЕОКЛИМАТ ПЛЕЙСТОЦЕНА

Восстановление климатических условий плейстоцена — сложная задача, несмотря на то, что по времени он очень близок к современному периоду. Оледенения и большие горообразовательные процессы на Кавказе вызвали значительные изменения физико-географических¹ условий в целом, в результате которых, в течение небольшого, в геологическом смысле, времени в плейстоцене климат менялся неоднократно: влажный и холодный в ледниковые периоды чередовался с сухим и теплым — в межледниковье.

Мы здесь не будем вдаваться в подробности всех этих явлений, тем более, что многие вопросы до сих пор являются еще дискуссионными, а отметим только наиболее существенные моменты, которые имели отношение к флоре и растительности Зап. Грузии.

Как известно, похолодание, начавшееся в конце плиоцена, значительно усилилось в плейстоцене в связи с наступив-

шим оледенением, отдельные периоды которого характеризовались большими понижениями температуры.

Однако о краткости оледенения и границах распространения ледников на Кавказе, в частности, в Зап. Грузии, нет единого мнения. Одни исследователи (Кузнецов, 1941) считают более правильным допущение двухкратного (довюрмского и вюрмского) оледенения, другие (А. Рейнгард, Л. Варданаянц, В. Ренгартен, цит. по Церетели, 1966) отмечают следы четырехкратного оледенения, а Д. В. Церетели (l. c.), детально изучивший плейстоцен Грузии, в западных частях нижнего склона Главного Кавказского хребта установил следы трех оледенений, а существование верхнеплиоценового гюнцского оледенения здесь так же, как и на М. Кавказе и в некоторых других местах Кавказа считает не доказанным.

Такое же разногласие и о границах распространения ледников вообще и по отдельным ущельям в частности. По данным Л. И. Марушвили (1956), ледники вюрма по южным склонам Главного Кавказского хребта нигде не опускались ниже 1500 м. Д. В. Церетели (l. c.) в зависимости от длины рек приводит различные уровни распространения ледников и самый низкий уровень (620 м) отмечает для бассейнов рек Кодори и Ингури. А. Рейнгард (1925) указывал на еще большее понижение границ ледников (360—400 м) по бассейну реки Кодори.

По-разному трактуется также вопрос о мощности оледенения. Н. В. Думитрашко (1949) считает, что наиболее мощными на Кавказе были оледенения верхнего плиоцена и вюрмского периода.

По Д. В. Церетели (l. c.) следы рисского и миндельского оледенения можно считать достоверными только в верховьях долин крупных рек: Кодори, Ингури, Риони, Мзымты. Что касается М. Кавказа, то, согласно его же данным, там имеются следы только последнего вюрмского оледенения, а вопрос о наличии ниже- и среднеплейстоценовых ледниковых периодов на южном нагорье Грузии остается открытым.

Более или менее единый взгляд существует о том, что ранние ледники из-за слабой расчлененности склонов Кавказского хребта не сползали далеко вниз и носили покровный

характер, а позднее вюрмские по уже углубленным долинам спускались на большое расстояние, и низкие отметки, приведенные выше (620 м), соответствуют именно этому периоду.

Несмотря на различные мнения о ледниковом периоде, общее положение этого явления хорошо согласуется с развитием флоры и растительности Зап. Грузии.

Мы уже говорили о том, что в Зап. Грузии во флорах до среднего плейстоцена включительно по сравнению с верхним плиоценом значительных изменений не наблюдается. До этого периода влияние оледенений было, видимо, незначительным, ввиду расположения ледников высоко в горах, а на юге Зап. Грузии этого влияния, судя по флоре, не было вообще или было еще меньше, чем на севере из-за отсутствия оледенения в нижнем и среднем плейстоцене или локального их распространения.

Другая картина наблюдается в вюрме, когда, согласно Д. В. Церетели (1. с.), на Кавказе намечается изменение физико-географических условий. Ледники вюрмского периода по мощности мало уступали ледникам рисской эпохи, и, судя по фауне и другим данным, имело место значительное ухудшение климата.

О суровости вюрмского периода с максимумом низкой температуры за все время плейстоцена говорят и другие исследователи. Гроссет (1962), например, отмечает, что похолодание этого периода распространилось довольно широко, доходя даже до тропических широт, где температура (например, в Колумбии) была ниже на 8—9° по сравнению с современной. Холодные климатические условия и депрессия растительности наблюдались в Японии, в Зап. Европе и других местах.

По Кеппену и Вегенеру (цит. по Тронову, 1966), в средних широтах Европы понижение летних температур равнялось примерно 8° (по Пенку около 4°), в тропиках температура понизилась на 4° по сравнению с современным периодом. Для восточного предгорья Альп М. Шварцбах (1955) среднюю летнюю температуру оценивает примерно +8,7°.

зимнюю —12,7°. Аналогичные данные приводят также Л. Берг (1947) и другие авторы.

По мнению В. З. Гулисашвили (1960), в период максимального оледенения температура на Кавказе была на 8—10° ниже современной, а по Малееву (1941), не менее 5—6°.

Подобное падение температуры могло иметь место и в Зап. Грузии в вюрме в связи со спусканием ледников гораздо ниже предшествовавших периодов и низким расположением вечных снегов. И действительно, в вюрмском периоде полностью исчезают наиболее теплолюбивые виды флор, снижение же поясов растительности вызывает перестройку растительного покрова, которое имело место и в ранних ледниковых периодах, но вероятно, в меньшей степени. Если при июльской изотерме 10° ныне верхняя граница древесной растительности на Кавказе проходит на 2300—2400 м, отмечает В. З. Гулисашвили (l. c.), то в то время эта изотерма проходила на 400—800 м, выше которой указанная растительность уже не развивалась.

О снижении поясности говорят и данные нижнеплейстоценовой флоры прибрежных районов Зап. Грузии, в которых обнаружено большое количество остатков растений верхнегорных лесов.

Что касается климатических условий межледниковых периодов, то их влияние на флору в сторону ее ксерофитизации было незначительным. Во всяком случае имеющийся в нашем распоряжении палеоботанический материал говорит о том, что засушливый климат, предполагаемый некоторыми авторами (Церетели, 1966 и др.) для Зап. Закавказья в Зап. Грузии был выражен слабо.

Таким образом, климатический режим в течение плейстоцена в Зап. Грузии изменялся не раз, похолодания сменялись потеплениями, но резких изменений климата, вызвавших большие перемены во флоре и растительности, по сравнению с куяльницким и частично верхним плиоценом не наблюдалось.

До середины плейстоцена в нижних поясах все еще был распространен теплоумеренный климат, который после этого времени остался, вероятно, на очень ограниченной территории

приморской полосы, а выше господствовал умеренный, а затем, холодный климат.

В пределах этого пояса возможно уменьшение влажности не происходило, но понижение температуры было довольно значительным, вероятно, на 6—8° ниже по сравнению с современной. Эти неблагоприятные условия растения, дошедшие до наших дней, перенесли по-разному, но в основном в глубинах ущелья, а некоторые, главным образом кустарники — под мощным снеговым покровом.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ПЛЕЙСТОЦЕНА

Неоднократные изменения климатических условий значительно нарушили растительные пояса в плейстоцене, вызвав их снижение в период оледенения или, наоборот, поднятие в межледниковьях. При этом происходило смещение растительности и создание таким образом достаточно сложных формаций.

В начале плейстоцена подобные явления, вероятно, были еще слабо выражены и распределение растительного покрова было ближе к таковым верхнего плиоцена. Позже, по мере усиления похолоданий, которые сказывались больше на северных районах Зап. Грузии, помимо вымирания некоторых верхнеплиоценовых видов происходит снижение растительных поясов.

Имеющийся палеоботанический материал позволяет только в общих чертах восстановить растительный покров Зап. Грузии до верхнего плейстоцена.

В нижнем поясе болотистые участки были заняты, видимо лесами из *Alnus barbata* и *A. hoernesii*; берега и долины рек — из *Pterocarya*, *Populus tremula*, *Salix alba* и др. На более теплых и влажных местах недалеко от указанных лесов произрастали *Eugenia*, *Stuartia*, *Symplocos*, растения субтропического и тропического климата, но представленные в плейстоцене, вероятно уже трансформированными видами, способными существовать в условиях влажнотеплоумеренного климата. Как показывают данные по флоре, эти растения вряд ли образовыва-

ли отдельные ценозы, они скорее обитали в листопадном лесу в качестве подлеска, придавая им субтропический облик.

Большие лесные массивы в этом же поясе недалеко от предгорий были созданы, вероятно, железным деревом. Обилие отпечатков листьев этой породы говорит об его господстве в фитоландшафтах указанного региона.

Отдельные формации создавали, видимо, кипарисовые. Большое количество растительных остатков говорит в пользу предположения об их распространении на значительных площадях. В этом поясе некоторое участие в растительном покрове принимала также *Cryptomeria japonica*.

На отдельных южных каменистых склонах развивалась значительно обедненная растительность типа маквиса с господством благородного лавра.

Предгорья были заняты различными лесами. Мезофильные формации состояли в основном из *Castanea pliosativa*, *Fagus orientalis*, *Carpinus*. Меньшее участие принимали *Aesculus*, *Quercus hartwissiana*, *Vuxus sempervirens* и др.

На сухих известняковых склонах хорошо были развиты, видимо, леса гемиксерофильного типа с абсолютным доминированием грузинского дуба.

В средне- и верхнегорном поясах господствовали буковые и хвойные леса. Нужно отметить, что в плейстоцене бук получает в Зап. Грузии широкое распространение. В отдельные периоды, соответствующие, видимо, оледенениям, он по некоторым участкам спускался довольно низко, что подтверждается огромным количеством его листовых отпечатков в среднем плейстоцене Абхазии, и принимал большое участие в фитоландшафтах не только предгорий, но и низменного пояса. В период же потепления бук, как увидим ниже, поднимался до верхней опушки леса и был господствующим в древостое. Помимо бука, в состав этих лесов входили *Acer integerrimum*, *Carpinus betulus* и другие листопадные растения.

Хвойные были еще довольно многообразными. Здесь хорошо были представлены виды пихт: *A. cephalonica* и *A. nordmanniana*, а также *Sequoia*, *Metasequoia*, *Tsuga*, *Pinus*. Однако эти леса так же, как и растительность верхней лесной опушки

в период оледенения спускалась немного ниже, о чем говорят находки уже их микроостатков в ископаемом состоянии.

В отдельные теплые периоды, соответствующие межледниковьям, происходил обратный процесс — поднятие лесных поясов выше и расселение отдельных видов, как показывает флора Сванетии, до высокогорий. В результате в растительном покрове наряду с видами типично верхних пределов леса, как *Acer trautvetteri*, *Betula litwinowii*, *Sorbus subfusca* и др. довольно широко участвовали растения предгорных и среднегорных лесов: *Ostrya carpinifolia* и *Ulmus campestris*. Намного расширили свой ареал и другие виды и в первую очередь восточный бук, который во флоре Сванетии был господствующей породой.

Сванетская флора указывает и на то, что растительность верхней лесной опушки на высоте 2000—2200 м существовала в весьма благоприятных условиях и это позволяет предполагать, что верхняя граница этой растительности проходила выше.

Примерно в таком виде представляется нам растительный покров Зап. Грузии до верхнего плейстоцена. Как видно, в нижнем и среднем плейстоцене растительные пояса уже достаточно были нарушены вследствие их неоднократного перемещения, но этот процесс, вероятно, не имел еще большого размаха и в основном происходил в пределах верхних и среднегорных поясов.

Последнее вюрмское оледенение внесло значительно большие изменения в растительном покрове. В это время не только совершенно вымирают многие виды, но и происходит смещение всех растительных поясов.

Больше всех обеднели низовые фито-ландшафты, выпали формации из железного дерева, кипарисовых и других растений, а на их место пришла растительность предгорий, которая, в свою очередь, была заменена растительностью средне- и отчасти верхнегорных поясов. Последние также претерпели изменения. Вымерли *Sequoia*, *Metasequoia*, *Sequoiadendron*, господствующее положение получают современные хвойные и первым долгом кавказская пихта. Они широко внедряются в

более нижние широколиственные леса, оставляя, видимо, полностью верхние горные пояса или сохранялись там отдельными языками. В это время сильнее проявлялся обмен форм вообще и взаимное проникновение элементов лиственных и темнохвойных лесов, происходит становление новых ассоциаций.

Таким образом — плейстоцен — это время не только заметных перемен, но и становления в конце периода современной флоры и растительности, в том числе окончательного формирования смешанных лесных формаций с доминированием двух пород: буково-пихтовых, дубово-грабовых и др. Они произрастали совместно в течение длительного периода в более сложных фитоценозах и только в плейстоцене могли получить конкретное выражение, когда устанавливаются основные закономерности современного размещения растительного покрова.

Итоги изучения флоры палеоклимата и растительного покрова Зап. Грузии со среднего плиоцена по плейстоцен включительно можно сформулировать в виде следующих основных положений:

1. Флора Зап. Грузии со среднего плиоцена прошла большой и сложный путь эволюции. В течение всего киммерийского века по богатству и разнообразию она была очень близка к предыдущим, более древним флорам, проявляя в развитии большую преемственность с ними. Тем не менее, отсутствие в ней ряда видов и родов в основном из вечнозеленых растений влажносубтропического климата, характерных для этих флор, указывает на обеднение ее состава. В дальнейшем флора претерпевает изменения более значительного масштаба. В конце киммерия в начале куяльника вымирает большое число таксонов и совершается процесс постепенной смены субтропических растений листопадными влажнотеплоумеренными, которые получают доминирование в фитоландшафтах.

В гурийском веке отмечается более или менее стабильное развитие флоры, она почти не отличается по составу от куяльницкой. Дальнейшие изменения тоже носят постепенный характер и выражаются в обеднении флоры более тер-

мофильными элементами, приближаясь уже в верхнем плиоцене к современной. Однако в этот период, как и в плейстоцене, еще присутствуют виды субтропического типа, которые в верхнем плейстоцене вымирают окончательно и флора приобретает современный характер.

2. В составе флоры Зап. Грузии, начиная со среднего плиоцена, преобладали растения влажнотеплоумеренного климата. Виды умеренно-холодные и субсерофильно-теплоумеренные, несмотря на возросшую их роль в отдельные периоды плиоцена, находились в подчиненном положении.

3. Покрытосеменные древесно-кустарниковые растения были доминирующими во флорах всех периодов, но большое значение имели и хвойные, которые отличались богатым видовым составом. Однако они пострадали больше покрытосеменных и в современной флоре после плейстоцена осталось незначительное количество видов.

4. Отмеченные выше изменения флоры были связаны с физико-географическими условиями и в первую очередь климатическими. Для киммерия еще характерно наличие субтропического климата, правда на более ограниченной территории. Имея ясно выраженную поясность, климат в течение всего века был более или менее стабильным. В куяльнике уже почти отсутствует влажносубтропический климат, уступая место влажнотеплоумеренному. Климат куяльника не был однородным, наблюдается сезонность в его режиме.

Гурийский век почти не отличается от куяльника за исключением того, что здесь, видимо, климат был более равномерным. В дальнейшем в климатическом режиме наблюдаются некоторые изменения. В верхнем плиоцене несколько снижается температура и увеличиваются осадки, но неравномерность их распределения благоприятствует образованию отдельных засушливых периодов. Большие перемены в климате происходят в плейстоцене, когда похолодания сменялись потеплениями, но резких изменений по сравнению с куяльником и отчасти верхним плиоценом не наблюдается.

5. В соответствии с изменениями флористического состава и климатических условий менялся и растительный покров. В киммерийском веке он был весьма пестрым. В то время существовали многочисленные типы растительного покрова, которые в основном были сложены из влажнотеплоумеренных листопадных растений. Субтропическая, в том числе вечнозеленая растительность имела ограниченное распространение. Основную роль в лесах горного пояса играли виды, имеющие связи с современной восточноазиатской флорой, а в низменных и болотистых — растения, близкие к североамериканской флоре. Наряду с ними отмечается наличие гемиксерофильной растительности на отдельных, наиболее сухих участках.

В кюальнике растительный покров становится менее разнообразным. Из былой субтропической растительности остались только единичные представители вечнозеленой флоры. Основными лесообразователями стали листопадные растения теплоумеренного климата, но со значительно обедненным составом. Расширили площадь распространения леса умеренно-холодного климата, и, главным образом, хвойные. Примерно то же самое было и в гурийском веке, за исключением может быть того, что в это время увеличивается доля участия широколиственных, в основном мезофильных растений.

Растительность верхнего плиоцена уже была сходна с современной, но все еще более разнообразная и богатая видами. Однако характерная особенность ее — увеличение удельного веса главных лесообразующих пород (бука, граба, каштана, ольхи, пихты и некоторых других) и некоторых гемиксерофильных растений является закономерной и для современного растительного покрова.

Последний период, когда растительность претерпела заметные изменения — это плейстоцен. Неоднократные перемещения поясов вызвали ее нарушение и создали условия для новых взаимоотношений видов различных зон. Однако в конце этого периода устанавливаются все современные типы и основные закономерности размещения растительного покрова Зап. Грузии.

ИСТОРИЧЕСКИЕ СВЯЗИ СОВРЕМЕННОЙ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ

Ботанико-географический анализ флоры и растительности Зап. Грузии прошлых геологических периодов показал, что они в течение огромного промежутка времени прошли чрезвычайно сложный путь эволюции и после неоднократных изменений состава и структуры в конце плейстоцена приобрели уже современный характер.

Однако, чтобы более ясно представить основные моменты становления и развития современной флоры и растительности, необходимо проследить за процессами, совершившимися в их развитии в течение исследуемого нами отрезка времени, то есть со среднего плиоцена до плейстоцена включительно. При этом для обобщения данных ископаемого и современного материала, нам кажется, наиболее целесообразным положить в основу дифференциацию их по экологическим признакам.

Поскольку реликты имеют решающее значение для восстановления основных этапов развития современной флоры и растительности, то при анализе материала они будут рассмотрены более подробно.

Флора с киммерийского века до наших дней, таким образом, разделяется на основные группы, а каждая из них — на подгруппы.

Экологические группы плиоценовой и современной флор

1. Влажносубтропические

а) Вечнозеленые

<i>Aniba longifolia</i>	<i>C. decheni</i>
<i>Aprocynophyllum kimmericum</i>	<i>C. elisabethae</i>
<i>Cassiopyllum berenices</i>	<i>Cinnamomophyllum buchii</i>
<i>Castanopsis ambigua</i>	<i>C. cinnamomeum</i>

C. marginatum
Eurya cf. japonica
Laurophyllum abchasica
L. duabense
L. primigenia
L. simile
Mallotus cf. apelta

Persea braunii
P. styracifolia
Rapanea caucasica
Stuartia emarginata
Tectocarya lusatica
Trichosantes fragilis

б) Листопадные

Cedrela sarmatica

Sterculia ramesiana

2. Влажнотеплоумеренные

а) Вечнозеленые

Cathaya abchasica
Cryptomeria japonica
Glyptostrobus europaeus
Helia salicornoides
Thuja occidentalis
Buxus colchica
*B. sempervirens fossilis**
B. sempervirens
Daphne colchica fossilis
D. colchica
Hedera colchica fossilis

Hedera colchica
H. helix fossilis
H. helix
Ilex colchica fossilis
I. colchica
Laurocerasus officinalis
Myrica lignitum
Rhododendron ponticum
Rh. unguernii
Rh. smirnovii.

б) Листопадные

Ginkgo occidentalis
Acanthopanax kimmerica
A. mirabilis
Acer laetum
A. polymorphum-plicenicum
A. pseudoplatanus fossilis

A. pseudoplatanus
A. trilobatum
Actinidia arguta
A. faveolata
Aesculus hippocastanoides
Alnus angustifolia

* Виды современной флоры Зап. Грузии, известные в ископаемом состоянии.

- | | |
|----------------------------------|---------------------------------------|
| <i>Alnus barbata fossilis</i> | <i>Morus cf. alba</i> |
| <i>A. barbata</i> | <i>Nyssa disseminata</i> |
| <i>A. hoernesii</i> | <i>Parrotia pristina</i> |
| <i>A. subcordata</i> | <i>Periploca graeca fossilis</i> |
| <i>Ampelopsis europaea</i> | <i>P. graeca</i> |
| <i>A. ludwigii</i> | <i>Pentapanax simile</i> |
| <i>Aristolochia iberica</i> | <i>Phellodendron amurense</i> |
| <i>Bothrocaryum controversum</i> | <i>Pterocarya pterocarpa fossilis</i> |
| <i>Carpinus caucasica</i> | <i>P. pterocarpa</i> |
| <i>Carya aquatica</i> | <i>Quercus hartwissiana fossilis</i> |
| <i>C. cordiformis</i> | <i>Q. hartwissiana</i> |
| <i>C. serrifolia</i> | <i>Sambucus ebulus fossilis</i> |
| <i>Castanea atavica</i> | <i>S. ebulus</i> |
| <i>C. pliosativa</i> | <i>Schizandra grossheimii</i> |
| <i>C. sativa</i> | <i>Sinoenium cantalense</i> |
| <i>Deutzia kimmerica</i> | <i>Staphylea colchica</i> |
| <i>Diospyros lotus</i> | <i>S. pinata</i> |
| <i>Eucommia ulmoides</i> | <i>Styrax cf. obtusifolia</i> |
| <i>Fagus attenuata</i> | <i>S. cf. dasiocarpa</i> |
| <i>F. orientalis fossilis</i> | <i>S. eugeniae</i> |
| <i>F. orientalis</i> | <i>S. cf. japonica</i> |
| <i>Halesia crassa</i> | <i>S. palaeoserrulatus</i> |
| <i>Juglans cinerea</i> | <i>S. cf. officinalis</i> |
| <i>J. regia</i> | <i>Tilia caucasica fossilis</i> |
| <i>J. zaisanica</i> | <i>T. caucasica</i> |
| <i>Leitneria floridana</i> | <i>Ulmus longifolia</i> |
| <i>Liquidambar europaea</i> | <i>Vaccinium raridentatum</i> |
| <i>Magnolia cf. kobus</i> | <i>Viburnum tenuilobatum</i> |
| <i>M. georgica</i> | <i>Zelkova carpinifolia</i> |
| | <i>Z. zelkovifolia</i> |

3. Умеренно-холодные

а) Вечнозеленые

- | | |
|----------------------------------|--------------------------------|
| <i>Abies cephalonica</i> | <i>Picea orientalis</i> |
| <i>A. cf. firma</i> | <i>Taxus baccata</i> |
| <i>A. nordmanniana fossilis</i> | <i>Tsuga cf. canadensis</i> |
| <i>A. nordmanniana</i> | <i>T. europaea</i> |
| <i>Picea orientalis fossilis</i> | <i>Rhododendron caucasicum</i> |

Листопадные

<i>Acer trautvetteri fossilis</i>	<i>Populus balsamoides</i>
<i>A. trautvetteri</i>	<i>P. populina</i>
<i>Alnus glutinosa fossilis</i>	<i>P. tremula fossilis</i>
<i>A. glutinosa</i>	<i>P. tremula</i>
<i>Betula litwinowii fossilis</i>	<i>Quercus pontica</i>
<i>B. litwinowii</i>	<i>Salix alba fossilis</i>
<i>B. medwedewii</i>	<i>S. alba</i>
<i>B. megrelica</i>	<i>S. caprea fossilis</i>
<i>Carpinus betulus fossilis</i>	<i>S. caprea</i>
<i>C. betulus</i>	<i>S. cinerea fossilis</i>
<i>C. grandis</i>	<i>S. cinerea</i>
<i>Corylus avellana fossilis</i>	<i>S. triandra</i>
<i>C. avellana</i>	<i>S. varians</i>
<i>C. colchica fossilis</i>	<i>Sorbus aucuparia fossilis</i>
<i>C. colchica</i>	<i>S. aucuparia</i>
<i>Eupatorium cannabinum fossilis</i>	<i>S. subfusca fossilis</i>
<i>E. cannabinum</i>	<i>S. subfusca</i>
<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Thelycrania sanguinea fossilis</i>
<i>Myrica paleogale</i>	<i>Th. sanguinea</i>
<i>Platanus platanifolia</i>	<i>Viburnum lantana fossilis</i>
<i>Populus alba fossilis</i>	<i>V. lantana</i>
<i>P. alba</i>	

4. Гемиксерофильные теплоумеренные

а) Вечнозеленые

<i>Arbutus andrachne fossilis</i>	<i>Phillyrea media</i>
<i>A. andrachne</i>	<i>Pinus sosnowskyi fossilis</i>
<i>A. unedo</i>	<i>P. sosnowskyi</i>
<i>Cistus tauricus</i>	<i>P. pithyusa</i>
<i>Erica arborea</i>	<i>Pyracantha coccinea fossilis</i>
<i>Euonymus europaeus</i>	<i>P. coccinea</i>
<i>Laurus nobilis</i>	<i>Quercus mediterranea</i>
<i>Ligustrum vulgare</i>	<i>Viburnum plicenicum</i>

б) Листопадные

<i>Acer campestre</i>	<i>Quercus iberica</i>
<i>A. subcampestre</i>	<i>Q. cerris</i>
<i>A. pseudomonspessulanum</i>	<i>Q. pseudorobur</i>
<i>A. sosnowskyi</i>	<i>Q. sosnowskyi</i>
<i>Carpinus orientalis fossilis</i>	<i>Rhododendron luteum fossilis</i>
<i>C. orientalis</i>	<i>Rh. luteum</i>
<i>Ceanothus ebuloides</i>	<i>Rhus coriaria fossilis</i>
<i>Celtis australis</i>	<i>Rh. coriaria</i>
<i>Cotinus coggygria fossilis</i>	<i>Smilax excelsa fossilis</i>
<i>C. coggygria</i>	<i>S. excelsa</i>
<i>Lonicera caprifolium</i>	<i>Ulmus carpinoides</i>
<i>Mespilus germanica</i>	<i>U. campestris fossilis</i>
<i>Ostrya carpinifolia fossilis</i>	<i>U. campestris</i>
<i>O. carpinifolia</i>	<i>Vitis parasilvestris</i>
<i>Paliurus spina-christi</i>	<i>V. silvestris fossilis</i>
<i>Quercus iberica fossilis</i>	<i>V. silvestris</i>

Поскольку мы мало знаем об экологической природе ископаемых растений так же, как и некоторых современных, наша схема является приближенной, отражая лишь общие черты их экологии.

В приведенных группах объединены виды ископаемых флор со среднего плиоцена, определенные по макроостаткам, а также современные лесообразующие породы Зап. Грузии, независимо от их наличия в ископаемом состоянии.

Первая влажносубтропическая группа (15%) характерна преимущественно для киммерийской флоры. Ядро ее составляли представители из сем. *Laugaseae*, среди которых выделялись виды родов *Cinnamomophyllum* и *Laugophyllum* не только по обилию отпечатков, но и площади распространения. В течение третичного периода они были широко представлены как у нас, так и по всей Европе и до плиоцена наряду с другими, сходными по экологии видами создавали типично влажносубтропические вечнозеленые леса. С начала плиоцена роль этого элемента значительно сокращается и с конца среднего плиоцена, когда намечаются общие изменения в составе фло-

ры, происходит наибольшее обеднение именно этого комплекса. В последующие периоды продолжают существовать только немногие из его видов. Однако далеко еще не все ясно в процессе развития влажносубтропических растений в течение позднего плиоцена. Дело в том, что некоторые виды, совершенно отсутствуя во флоре в указанное время, вновь появляются в плейстоцене, что не только подтверждает их непрерывное существование в Зап. Грузии с плиоцена до плейстоцена включительно, но является основой для допущения подобного же развития некоторых других видов в молодых флорах, пока не обнаруженных. Тем не менее, приходится констатировать и тот факт, что после среднего плиоцена этот комплекс имел все же небольшой видовой состав, меньшую площадь распространения и степень участия в фитоценозах.

В плейстоцене растения влажносубтропического климата вымирают, как в Зап. Грузии, так и на территории Европы. Виды близкие к ним, ныне распространены в отдельных мощных рефугиумах третичной флоры, большей частью в Юго-Восточной Азии. Однако некоторые исследователи кавказской флоры все же считают несомненным существование в настоящее время в Колхиде и Талыше видов субтропического полтавского корня. В области Колхидской флоры наиболее характерным видом этого комплекса А. А. Гроссгейм (1948) приводит, например, *Dioscorea caucasica*. Е. Н. Вульф (1944) к числу субтропических реликтов относит также *Smilax excelsa*, *Ilex colchica*, *Rhododendron ponticum*, *Viburnum colchica*, *Hedera colchica* и др.

Это определение основано на глубокой древности указанных реликтов (с начала третичного периода) и их связи с современными, генетически близкими видами тропиков и субтропиков. С этой точки зрения к субтропическим реликтам следует отнести и *Pterocarya pterocarya*, которая не только древнее их, но по своему генезису и биологическим особенностям ближе стоит к растениям субтропического климата.

Но новейшие палеоботанические данные не позволяют считать указанные растения столь древними, как их принимали раньше. Мы на данном этапе не можем отметить возраст

всех этих видов (*Dioscorea caucasica* в ископаемом состоянии пока не известна у нас, а остатки *Rhododendron ponticum* весьма сомнительные. Находки *Dioscorea* вообще редки. На территории СССР виды ее описаны из миоцена Молдавии, а в Западной Европе — из Франции, ФРГ, Венгрии. Однако, они не имеют близкой связи с *D. caucasica* и сходны с ней только по некоторым морфологическим признакам, между тем как большую близость обнаруживают с видами этого рода из Вост. Азии), но подавляющее большинство — реликты верхнеплиоценового периода. Формирование и дальнейшее развитие их происходило в условиях не влажносубтропического, а теплоумеренного климата, почему все они являются позднейшими и сильно трансформированными дериватами субтропической флоры. Однако, нельзя не отметить, что трансформация носила, вероятно, неодинаковый характер, вследствие чего некоторые из отмеченных растений — *Smilax*, *Ilex*, *Pterocarya* и главным образом *Dioscorea* полнее сохранили биологические особенности субтропического климата, чем остальные, претерпевшие более глубокие изменения.

Таким образом, несмотря на то, что некоторые третичные реликты флоры Западной Грузии как био-экологически, так и географически имеют определенную связь с субтропической флорой, считать их типичными представителями этой флоры нет основания. Субтропические растения, как уже было сказано, широкое распространение имели в миоценовых и отчасти нижнеплиоценовых флорах, но вымерли в течение позднего плиоцена-плейстоцена.

Вторая влажнотеплоумеренная группа (41%) содержит наибольшее количество таксонов. В противоположность первой группе, здесь преобладающее положение занимают листопадные породы, а вечнозеленые составляют небольшой процент.

Среди вечнозеленых представлены виды как вымершие повсеместно, так и сохранившиеся в различных рефугиумах третичной флоры. Колхида в этом отношении значительно отличается от других. В ее флоре не только сохранилось большинство этих видов, но они имеют широкое распространение, придавая ей субтропический облик, чем она и отличается от других флор Кавказа и отчасти Европы.

Из анализа ископаемых флор видно, что обеднение их субтропическими и некоторыми теплоумеренными видами шло в Зап. Грузии в течение всего плиоцена и плейстоцена. Вымиранию подвержены в большей части вечнозеленые растения, из которых после верхнего плейстоцена в нашей флоре остались немногие. Среди них преобладают виды влажнотеплоумеренного климата. Это, безусловно, указывает на их большую приспособляемость как к влажным и холодным, так и теплым и сухим климатическим условиям. Но в сохранении этих мезофильных растений значительную роль сыграло, и то, что они произрастали под пологом леса и снеговым покровом, что предохраняло их от резких климатических колебаний.

Рассмотрение материала по вечнозеленым видам влажнотеплоумеренной группы показало, что среди них имеются виды, отмеченные на территории Зап. Грузии с миоценового периода. В то время, как и в первой половине плиоцена такие древние виды, как *Cryptomeria japonica*, *Glyptostrobus euro-raeus* и др. являлись существенными компонентами различных лесных формаций, в которых определенную роль играли и предки реликтов флоры Зап. Грузии. Но с конца плиоцена они заметно теряют свое значение. В ископаемых флорах преобладают уже реликты современной флоры, которые, лучше приспособившись к существующим условиям, получили возможность дальнейшего развития. Эти реликты (*Vixus*, *Daphne*, *Hedera*, *Plex*, *Laurocerasus*) по возрасту почти одинаковые. Оформление их видовых признаков, по данным палеоботаники, произошло в верхнем плиоцене. Что касается рода *Rhododendron*, то его история пока недостаточно ясна. Палеоботанические данные очень скудные и к тому же довольно сомнительные, и в настоящее время еще нет достоверно определенных макроостатков рододендрона в палеофлорах Зап. Грузии, вероятнее всего из-за плохой сохранности его листьев и плодов. Тем не менее, третичную реликтовость видов этого рода вряд ли можно оспаривать. В данном случае мы исходим из того факта, что лесные виды рододендрона, по крайней мере понтийский и унгерия, создают совместно с вышеуказанными кустарниками характерный тип подлеска в современных лесах Кол-

хиды. В этом нельзя не видеть отражение длительного совместного формирования данного кустарникового яруса, в котором рододендроны, судя по их современному состоянию, играли немалую роль. О древности рододендронов, в частности, понтийского, говорит и его дизъюнктивный ареал, который указывает на более широкое распространение вида в третичное время. Большая близость понтийского рододендрона с *Rh. baeticum* в Испании и Португалии позволяет допустить их общее происхождение, истоки которого также нужно искать в третичном периоде.

Интересно также наличие в миоцене Предкарпатья *Rhododendron borsecense* Pop., вида, описанного впервые из плиоцена Румынии и близкого к *Rh. ungerii*.

Вечнозеленые реликты флоры Зап. Грузии в ископаемом состоянии отмечены в основном на территории Зап. Грузии, за исключением *Laurocerasus officinalis*, известного также из плиоцена Франции и Болгарии. Но близкие к ним виды нередко приводятся в неогеновых флорах Евразии. Отдельные (*Vixus*, *Illex*) имели довольно широкое распространение.

В течение верхнего плиоцена эти растения, будучи сосредоточенными, видимо, в более высоких поясах, встречаются в ископаемых флорах довольно редко, в плейстоцене их значительно больше, а некоторые (*Vixus*, *Illex*) представлены даже обильно. В это время произошел, надо полагать, разрыв их ареала, отдельные участки которого в настоящее время сохранились лишь в некоторых областях средиземноморских стран.

Амплитуда вертикального распространения этих растений очень большая — у некоторых от уровня моря до верхней границы леса, что, по нашему мнению, тоже является результатом плейстоценового периода, когда происходило неоднократное смещение растительных поясов и приспособление отдельных видов к различным климатическим и географическим условиям. Однако следует отметить, что несмотря на их широкое распространение по вертикали, каждый вид имеет свой основной пояс, где благодаря оптимальным условиям достигает наибольшего развития. Характерно, что такой зоной почти для всех можно считать в основ-

ном среднелесную, где они в условиях достаточно влажного климата образуют даже мощный кустарниковый ярус, почти непроеходимые чистые или в смеси с другими кустарниками заросли.

Реликтовые вечнозеленые растения флоры Зап. Грузии в основном связаны с флорой Восточной Азии, где сосредоточено подавляющее большинство очень близких к ним видов. Однако эти связи древние, идут с глубины третичного периода и указывают на происхождение их предков от общих типов, широко распространенных в то время от Вост. Азии до атлантических берегов Зап. Европы. Не меньшую связь эти реликты в лице викарных видов обнаруживают с средиземноморской флористической областью, в пределах которой они обособлялись в отдельные виды после разрыва их ареала в конце третичного периода. Поэтому эта связь более молодого происхождения, вследствие чего и виды указанной области весьма близки друг к другу.

Влажнотеплоумеренная группа, как было уже отмечено, в основном представлена из листопадных видов, составляющих почти половину всей флоры. В среднем плейстоцене эта группа была представлена наиболее богато, многие ее виды были основными лесообразователями низменных и горных поясов или являлись существенными элементами флоры. Особо широкое распространение имели виды родов *Acer*, *Alnus*, *Carya*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Quercus*, *Styrax*, *Zelkova*. Некоторые из них отличались большим видовым разнообразием.

Влажнотеплоумеренные листопадные растения объединяют таксоны как вымершие на всем прежнем ареале, так и произрастающие ныне в различных убежищах третичной флоры. Среди последних выделяются страны Вост. Азии с наибольшим видовым разнообразием (26 видов) и средиземноморские, содержащие немного меньше видов (19), из которых наибольшее количество приходится на Колхиду, хотя она в отношении сохранения указанных растений оказалась все же недостаточно благоприятной, не удержав в составе своей флоры даже такие менее теплолюбивые растения, как *Actinidia*, *Ampelopsis*, *Parrotia* и некоторые другие. Более того, после влажносубтропической именно влажнотеплоумеренная группа претерпела

наибольшее изменение и в течение плиоцена-плейстоцена вымерло огромное число растений. Из 60 с лишним видов в составе современной флоры сохранилось только 13—14. Но произошло не только видовое объединение флоры, исчезают также многие роды (23), часть которых была раньше богато представлена. Среди них следует отметить растения современной североамериканской флоры, которые в прошлом широко были расселены, но после плейстоцена в Зап. Грузии вымирают окончательно.

Но растения этой группы различны не только эдафически. Они далеко не одинаковы и по возрасту. Большинство из них — неогеновые виды, но немало и палеогеновых (*Zelkova zelkovifolia*, *Acer trilobatum*, *Liquidambar europaea* и др.), история которых начинается с низов третичного периода. Последние в условиях Зап. Грузии доживают до верхнего плиоцена, но теряют после миоцена свою ландшафтную значимость.

Виды же неогеновые также не одинаковые по времени возникновения, вследствие чего наибольшее развитие и распространение получают в различные геологические периоды. Из них до нас доходят только виды позднего и верхнего плиоцена и отсутствуют более ранних периодов.

Таким образом, в современной флоре Зап. Грузии из влажнотеплоумеренной листопадной группы сохранились реликты только плиоцена.

К реликтам позднего плиоцена, как показывают данные, можно отнести *Castanea sativa*, *Fagus orientalis*, *Pterocarya pterocarpa*, *Zelkova carpiniifolia*.

Развитие этих видов в дальнейшем шло не одинаково. В третичное время все они имели более широкий ареал, чем ныне. С конца плиоцена заметно сокращается площадь распространения у всех видов и в плейстоцене происходит еще и вымирание их в пределах ареала в районах с засушливым климатом. Между тем, во влажных и теплых областях, в частности, в Зап. Грузии, отдельные, как например, бук увеличивают площадь обитания и становятся основными лесообразователями, другие, как каштан и липина, по-прежнему, малочисленны в отложениях, значительно уменьшается встре-

чаемость дзельквы. Если подобное развитие указанных трех видов в конце плиоцена — в плейстоцене более или менее соответствует современному их положению, то этого нельзя сказать о каштане, который ныне является одним из основных компонентов колхидского широколиственного леса. Малая встречаемость его остатков явно не отражает истинную картину развития вида в указанное время. Мало вероятно также, чтобы каштан мог приобрести подобное значение в растительном покрове после плейстоцена. Вероятнее всего, что он всегда играл важную роль в сложении горных лесов, но из-за плохой сохранности растительных остатков его обилие не обнаружено ни в одном периоде.

Формирование бука и каштана, как горных растений мягкого океанического климата происходило в третичном периоде. В течение этого времени во влажном и теплом климате развивались и другие виды (лапина, дзельква), приурочивая, однако, свой ареал к низменности. Хотя пока еще недостаточно ясно местообитание дзельквы в прошлом, мы все же считаем, что она была в основном растением низменного пояса, флора которого пострадала в течение плиоцена сильнее остальных, когда вымерло громадное число растений, а с плейстоцена отдельные ее виды подобно дзелькве сохранились только на небольших площадях. В плейстоцене же происходит нарушение фитоценозов в областях сохранения упомянутых выше видов и создание условий для новых взаимоотношений их с другими видами. Более отчетливо вырисовываются те типы растительного покрова, которые встречаются в настоящее время и которые являются конечным этапом длительного совместного существования этих пород в полудоминантных фитоценозах в третичном периоде.

Как уже отмечалось, из приведенного комплекса в современной флоре Зап. Грузии остались растения, имеющие связи с видами восточноазиатской и средиземноморской флоры и эти связи несут тот же характер, что у вечнозеленой группы.

В состав влажнотеплоумеренной листопадной группы объединено еще несколько видов, которые мы считаем реликтами

верхнего плиоцена, хотя для некоторых этот возраст может оказаться в дальнейшем недостаточно определенным. Здесь речь идет о *Carpinus caucasica*, *Tilia caucasica* и *Staphylea colchica*. Первый из них известен в ископаемом состоянии только по пыльце из двух местонахождений: гурийского века и плейстоцена Колхидской низменности. Все остальные остатки граба из Зап. Грузии в отложениях с плиоцена по плейстоцен включительно относят и *S. betulus*. Однако это определение не соответствует, видимо, реальности. Подтверждением произрастания *S. caucasica* в прошлом служит кроме пыльцевых данных, дизъюнктивность его ареала, образование множества форм в современной флоре. Большое разнообразие созданных им ценозов и типов леса тоже говорит об его древности, приблизительным возрастом которого мы признаем тот отрезок плиоцена, откуда во флоре Зап. Грузии сохранилось наибольшее количество реликтов.

Липа также редко приводится в ископаемых флорах и пока, кроме как по пыльцевому анализу она неизвестна. Видовое определение кавказская липа получает только с верхнего плиоцена и ввиду отсутствия такого в ранних флорах мы вправе допустить ее существование на Кавказе и, в частности, в Зап. Грузии с этого периода.

Остатки колхидской клекачки известны только по пыльце с понта Абхазии, но судя по каталогу ископаемых растений Кавказа (1973), она имеет низкую достоверность определения. По макроостаткам же данный вид совсем не встречается. Но учитывая ее наличие в лице близкого вида или даже предка *Staphylea protocolchica* в понте кодора, необходимо признать возможность произрастания *S. colchica* хотя бы с верхнего плиоцена.

Другие виды, входящие в эту же группу, — *Acer laetum*, *A. pseudoplatanus*, *Alnus barbata*, *Diospyros lotus*, *Periploca graeca*, и *Quercus hartwissiana* по данным палеоботаники — растения верхнего плиоцена.

Таким образом, все верхнеплиоценовые растения — молодые реликты флоры Зап. Грузии. Они в ископаемом состоянии, судя по количеству остатков, попадались редко, но все

же больше других были распространены, вероятно, ольха и дуб, но не меньшее развитие имели, надо полагать и граб, отчасти также и липа.

Из древесных пород с плейстоцена, то есть после вымирания видов — основных лесообразователей болотистых лесов, ольха стала на этих местообитаниях господствующей породой. Что касается дуба гартвиса, то он и раньше был, вероятно, приурочен к мезофильным участкам леса и хотя встречается в ископаемом состоянии немного чаще остальных, но не имел большого ценотического значения.

Заслуживает внимания то факт, что во влажных условиях Зап. Грузии гемиксерофильный *Quercus iberica* получил большее распространение и развитие, чем мезофильный *Quercus hartwissiana*. Причину данного явления надо искать, видимо, в природе этих видов. *Q. hartwissiana* — порода, вероятно, с меньшей приспособительной способностью, чем *Q. iberica*, экологически и морфологически наиболее пластичный вид, хотя влпоне возможно, что с начала становления и он был растением влажного климата. То положение, что *Q. iberica*, по А. Г. Долуханову (1955) имеет оптимум существования в более влажных условиях, но ввиду вытеснения его с этих мест более теневыносливыми породами и становится эдификатором сухих, освещенных склонов, не может не говорить в пользу приведенного предположения.

Данные по ископаемым флорам показывают, что в фитоландшафтах такое же небольшое участие, как и дуб гартвиса, принимали и остальные виды верхнего плиоцена. Нынешнее состояние этих видов, в том числе и становление некоторых даже эдификаторами отдельных типов леса нужно отнести, вероятно, к концу плейстоцена и голоцену.

Итак, краткий обзор влажнотеплоумеренных растений ископаемой и современной флор. Зап. Грузии показывает, что этот элемент в плиоцене был представлен богаче и разнообразнее, чем все остальные группы и дошел почти до плейстоцена, хотя в сильно обедненном виде. За это время вымерли не только многие вечнозеленые и листопадные растения, но не сохранился ни один вид из хвойных. После этого периода остались до наших дней лишь немногие, сре-

ди которых только отдельные (бук, граб, каштан) имеют ведущее положение в фитоценозах. Тем не менее, флора Зап. Грузии все же сохранила ряд интересных видов, из которых на первом плане стоят вечнозеленые растения, получившие здесь возможность дальнейшего, вполне успешного развития.

Мы уже говорили о том, что все реликты нашей флоры из влажнотеплоумеренной группы имеют древнюю связь с восточноазиатской и более молодую — со средиземноморской флорам. В последней выделяется восточное средиземноморье, в котором сохранилось наибольшее количество викарных видов, а также непосредственно и те, которые в Зап. Грузии имеют основной ареал. Из этого вытекает, что дизъюнкция ареалов видов указанного комплекса произошла недавно, надо полагать, примерно, в верхнем плиоцене, а раньше они были широко распространены по всему Средиземноморью. Поэтому мы разделяем мнение Малеева (1941) о том, что на территории Средиземноморья до конца плиоцена была распространена более или менее однородная лесная растительность, которая в виде реликтов сохранилась, в основном, в отдельных наиболее влажных районах Средиземноморья, в том числе и в Зап. Закавказье.

Третья группа объединяет виды умеренно-холодного климата (23%). Здесь так же, как и в предыдущей группе имеются вечнозеленые и листопадные растения, которые рассмотрим в отдельности.

Вечнозеленые растения, кроме лиственных пород, включают также хвойные. Эти хвойные, подобно влажнотеплоумеренным, претерпели у нас заметные изменения. Совершенно вымирают, например, тсуги — *T. europaea* и *T. cf. canadensis* и некоторые пихты — *A. cf. firma* и *A. serhalonica*. *A. cf. firma* древнее остальных пихт. Она упоминается у нас с миоцена, но в последующих флорах уже нигде нет и поэтому не известен процесс ее дальнейшего развития. Не менее древняя *A. serhalonica*. Сходные с ней виды приводятся с эоценом и понтаном и хотя до плейстоцена отсутствует во всех флорах, но плейстоценовые находки свидетельствуют о ее наличии на протяжении всего плиоцена. Несмотря на то, что *A. serhalonica* доходит до плейстоцена, то есть до того периода, когда в ископаемом сос-

тоянии значительно увеличиваются остатки горных и высокогорных растений, она редко встречается и притом в очень незначительном количестве. Вероятно, по сравнению с другими хвойными, этот вид имел очень ограниченное распространение.

Что касается тсуг, то *T. еигораеа* отмечена с олигоцена по плейстоцен, а *T. cf. canadensis*—вид близкий к современному *T. canadensis* считают молодым позднеплиоценовым потомком *T. еигореа* и ее наличие во флорах отмечено редко.

Следует отметить, что верхнеплиоценовые флоры Зап. Грузии были достаточно богаты видами рода *Tsuga*, получившими в то время наибольшее развитие и распространение, а в отдельные периоды были, видимо, преобладающими компонентами темнохвойных лесов.

Однако из всех видов хвойных умереннохолодной группы, произраставших в прошлом на территории Зап. Грузии, в ее современной флоре сохранились только *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* и *Taxus baccata*. Мы эти виды относим к реликтам верхнего плиоцена, хотя время возникновения, например *T. baccata* пока еще недостаточно ясно. *Taxus* до настоящего времени известен только в родовом определении по пыльце с одного местонахождения гурийского века, что затрудняет отнесение найденных остатков к *T. baccata*. Тем не менее, его существование с конца третичного периода вполне вероятно.

Для других видов хвойных верхнеплиоценовый возраст доказывается палеоботанически, но эти данные говорят и о том, что *Picea orientalis* должна быть моложе кавказской пихты. Обе эти породы в противоположность тиссу были значительно шире распространены, а в плейстоцене они еще больше расширили свой ареал, о чем свидетельствует обилие пыльцы и нередко также макроостатков в ископаемых флорах того периода.

Ископаемые остатки *Abies nordmanniana* приводятся только с Кавказа, между тем, как *Picea orientalis* отмечена далеко за его пределами. Она указывается П. И. Дорофеевым (1950) в отложениях на грани плиоцена-плейстоцена для юга Северного Урала. Независимо от того, относятся эти находки к данному или близкому виду, факт очень интересный, так как показывает значительно большее распространение на западе Евра-

зии видов секции *Omogisa*, из которых на этой территории, как и по всей Европе и на Кавказе, кроме *P. orientalis* сохранился только один вид — *P. omogisa*, с очень ограниченным ареалом в горах Югославии и Болгарии.

В плейстоцене как пихта, так и ель во многих районах вымирают, происходит сокращение и дизъюнкция ареалов и приуроченность их главным образом к убежищам третичной флоры. В ледниковом периоде, во время снижения поясов и смещения хвойных лесов с лиственными пихта и ель совместно с буком играли в этих лесах ведущую роль, на что указывает массовое присутствие их остатков в ископаемых флорах Зап. Грузии.

Ископаемое и современное распространение ели и пихты, так же как и близких к ним видов несомненно подтверждает их типично горное происхождение. В горных условиях они возникли и развивались в течение верхнетретичного времени и только в отдельные периоды плейстоцена спускались ниже — в зону лиственных лесов. В верхнетретичное время темнохвойные леса Зап. Грузии были представлены богаче по количеству видов, вместе с которыми наши породы создавали олиго, а возможно и полидоминантные леса. Именно к длительному нахождению этих видов в подобных лесных формациях относят (Долуханов, 1964) отсутствие у них собственного, достаточно выраженного флористического лица. Но позже, в плиоцене, когда ель и пихта заняли господствующее положение, создают уже свои ценозы, образуя, как чистые, так и смешанные насаждения. К этому времени следует отнести и «бореализацию» этих лесов, заключающуюся в распространении типично бореальных травянистых растений в их составе.

Современные ареалы кавказской пихты и восточной ели почти совпадают, они имеют большую амплитуду вертикального распространения, но оптимальными являются высоты 1000—2000 м над уровнем моря. При этом пихта, как мезофильная порода, лучше развивается в более влажных условиях, хотя в подобных же условиях в Гурии и Абхазии, как отмечает А. Г. Долуханов (l. c), ель часто доминирует над пихтой. Это указывает на мезофильную природу также

и ели, произрастание которой на более бедных каменистых почвах можно объяснить вытеснением ее пихтой с более мощных и богатых почв.

В верхнетретичное время на территории Зап. Грузии темнохвойные леса состояли из видов, сохранившихся ныне в трех рефугиумах — в Вост. Азии, Сев. Америке и Средиземноморье. В нашей флоре остались реликты с отдаленными связями с первой из них и более близкой с последним; совершенно отсутствуют виды, имеющие родство с флорой Сев. Америки.

Из лиственных растений в вечнозеленую группу умеренно-холодного климата входит только *Rhododendron caucasicum*. В отличие от других, рассмотренных нами видов этого комплекса, кавказский рододендрон в ископаемом состоянии не отмечен. Поэтому говорить о его развитии в прошлом чрезвычайно трудно. Здесь можно отметить лишь, что данные ряда исследователей кавказской флоры (Кузнецов, 1891; Вульф, 1944; Малеев, 1941; Гулисашвили, 1960) говорят больше в пользу лесного происхождения кавказского рододендрона в условиях теплого и влажного климата третичного времени и о плейстоценовой реликтивности вида в субальпах.

Листопадные растения группы умереннохолодного климата по сравнению с влажнотеплоумеренной группой малочисленны. Они значительно беднее не только по количеству родов, но и видов, разнообразие которых сосредоточено только в трех родах: *Corylus*, *Populus* и *Salix* и составляют половину всей этой листопадной флоры. Все они — лесные мезофиты, свойственные горным умеренным флорам. В отдельные периоды развития, они, как более пластичные экологически, значительно расширяют ареал на север, но во время похолодания многие из них оставляют высокие широты и неблагоприятные условия климата переносят в южных районах Евразии.

Почти все роды этой группы берут начало с мелового периода, лишь только некоторые известны пока с начала третичного времени. Многие из них, как *Betula*, *Populus*, *Salix* и др. отличались большим видовым разнообразием и чрезвычайно широким распространением во всем умеренном поясе северного полушария.

Наибольшее развитие и распространение получили как у нас, так и по всей Европе такие древние виды, как *Carpinus grandis*, *Populus balsamoides*, *P. populina*, *Salix varians* и другие, вымершие в конце плиоцена повсеместно, оставив лишь в немногих современных флорах своих потомков.

На Кавказе наличие представителей умеренной флоры указано в основном с неогена, но некоторые из них — *Betula*, *Populus* и др., — с конца палеогена. В Зап. Грузии самым древним периодом их появления является пока миоценовый. В дальнейшем замечается увеличение количества видов и в позднеплиоценовых флорах их уже достаточно много у таких родов, как *Betula*, *Corylus*, *Populus*, *Salix*. Как в начальных, так и в последующих флорах до верхнего плиоцена эти виды, за исключением некоторых, в том числе характерных для болотистых и приречных лесов, свойственны горным лесам и в ископаемом состоянии встречаются редко, большей частью по пыльце. Это одна из тех групп, которая претерпела наименьшие изменения в смысле видового состава. В верхнем плиоцене и в плейстоцене только немногие из них исчезают с территории Зап. Грузии, а большинство доходит до наших дней без изменения. Многие из них являются молодыми реликтами, но есть и древние, возникновение которых относится к началу плиоцена.

С этого периода известны *Corylus avellana*, *Populus tremula*, *Viburnum lantana*.

В течение плиоцена эти растения имели широкое распространение на Кавказе, но в Зап. Грузии, кроме пожалуй *P. tremula* в ископаемых флорах встречаются редко, вероятно, благодаря произрастанию их в лесах верхних ступеней, принимая участие в различных фитоценозах, но как и *P. tremula* в качестве примеси.

Несмотря на то, что они отличаются большой морозостойкостью, в плейстоцене их ареал с севера сокращается и в высоких широтах вновь продвигается, вероятно, лишь после плейстоцена.

Немного также реликтов позднего плиоцена. К числу таких мы относим *Alnus glutinosa*, *Salix cinerea*. Первая из них шире была распространена в Европе и отчасти на Кавказе, но

в Зап. Грузии она также как и ива отмечена единично, хотя этот вид ивы вообще имел в плиоцене ограниченный ареал. В плейстоцене ольха не нашла, видимо, благоприятных условий для дальнейшего развития и ныне, как и раньше, занимает весьма подчиненное положение, в то время, как ива, наоборот, расширяет площадь обитания и становится характерным элементом пойменных лесов.

Наиболее многочисленна группа реликтов верхнего плиоцена. Сюда мы объединяем 12 видов умеренно-холодного климата, в числе которых большинство высокогорных: *Acer trautvetteri*, *Betula litwinowii*, *B. medwedewii*, *B. megrelica*, *Corylus colchica*, *C. iberica* (= *C. colurna*), *Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *Salix alba*, *S. caprea*, *S. triandra*, *Sorbus aucuparia*, *S. subfusca*.

Следует отметить, что некоторые виды к этой группе относятся условно (*B. medwedewii*, *B. megrelica*, *F. excelsior*), так как в ископаемом состоянии они не известны. Однако, ввиду того, что в верхнеплиоценовых и нижнеплейстоценовых флорах имеются виды, близкие к ним, и учитывая также современное их распространение, не будет большой ошибкой допустить их верхнеплиоценовый возраст.

Из этого комплекса также различаются виды по возрасту. Судя по данным ископаемых флор, *Acer trautvetteri*, *Betula litwinowii*, *Salix alba*, *S. caprea* являются реликтами конца верхнего плиоцена.

Вообще нужно отметить, что растения высокогорий редко или совершенно не встречаются в равнинных отложениях, флоры которых исследуются обычно наиболее детально. Поэтому мы очень мало знаем о становлении и развитии этих видов и часто, ввиду отсутствия в ископаемом состоянии считаем их молодыми, нередко — пришельцами четвертичного периода. В высокогорных же ископаемых флорах эти виды присутствуют довольно часто и хотя такие флоры изучены недостаточно, но благодаря им стало известно о существовании в Зап. Грузии ряда высокогорных видов (*Acer*, *Betula*, *Sorbus*), доплейстоценовый возраст которых уже не вызывает сомнения.

Несмотря на то, что все приведенные виды — молодые, верхнеплиоценовые, некоторые очень близкими видами или их предками связаны с более древними флорами: у других эта связь раньше позднего плиоцена не наблюдается, а у остальных (*B. litwinowii*, *S. subfusca*) пока не известна вовсе.

Нам трудно судить о роли верхнеплиоценовых реликтов указанной группы в растительном покрове Зап. Грузии в прошлом, ибо действительная картина далеко еще не выявлена, особенно по отношению к высокогорным видам.

Среди листопадных растений умереннохолодного климата особняком стоит один из характерных компонентов высокогорной флоры Зап. Грузии—*Quercus pontica*. Под названием *Q. pontica plicata* он известен только из миоцена Ужгорода, хотя принадлежность отпечатка к данному виду сомнительна. Поэтому проследить возможный путь его развития и отметить значение в растительном покрове в прошлом не представляется возможным.

Древняя реликтовость понтийского дуба для Зап. Грузии ни у кого не вызывает сомнения. А. Г. Долуханов (1925) считает его представителем горной растительности муссонных областей. Однако время появления данного вида у нас пока неизвестно. Предполагают, что его предки, а возможно и он сам раньше произрастали в лесном поясе более нижних ступеней, что подтверждается некоторыми особенностями роста и развития этого вида. Но наличие его в субальпах и образование криволесий также считают явлением более древнего, дочетвертичного периода. Следовательно, понтийский дуб — третичный реликт, но к какому периоду его отнести, сказать нельзя.

Таким образом, картина анализа листопадных растений, входящих в группу умереннохолодного климата, в условиях Зап. Грузии показывает, что этот элемент имеет глубокую древность. Его представители палеогенового и начала неогенового периода характеризовались чрезвычайно широким ареалом по всей Европе и значительной части Азии и в Зап. Грузии имели также довольно большое распространение вплоть до среднего плиоцена. Виды же более позднего

возраста, в основном верхнеплиоценовые со значительно меньшим ареалом входили в состав горных и высокогорных флор и, несмотря на малую встречаемость их остатков, имели не меньшее значение в их сложении, чем теперь.

Вопросу происхождения высокогорной флоры Кавказа посвящено немало работ. Интерес усиливался тем, что здесь и особенно в Зап. Грузии в верхнем лесном поясе и субальпах, по свидетельству А. Г. Долуханова (1952), сосредоточено большое количество третичной мезофильной дендрофлоры, особенно характерны реликты, субтропическое происхождение которых наиболее вероятно. Среди них удельный вес вечнозеленых растений даже выше, чем на нижних ступенях лесного пояса.

П. И. Кузнецов (1909), а вслед за ним и Я. С. Медведев (1915) допускали доледниковое существование высокогорной растительности на Кавказе и, в частности, в Зап. Грузии, но отмечали ее ограничение пространственно по сравнению с современной и считали существенно иным ее характер.

В. П. Малеев придерживается мнения этих авторов и еще раз подчеркивает точку зрения Н. И. Кузнецова о том, что меньшая высота гор и более высокое положение поясов растительности не давали в третичное время простора для развития высокогорной растительности, тем не менее, многие виды в ее составе — древние (верхнетретичные). По количеству их высокогорья Зап. Грузии отличаются от многих других на Евразийском материке.

Мы не ставили целью обрисовать картину становления и развития высокогорной дендрофлоры Зап. Грузии. Здесь только отметим отдельные моменты этого процесса на основе палеоботанических данных.

Следы существования высокогорной флоры на территории Зап. Грузии замечаются еще с мэотиса. Береза—*B. raddeana* или близкая к ней форма отмечается с этого периода из Гурии. С начала плиоцена виды, близкие к ныне живущим субальпийским растениям попадают чаще. Это *Corylus protocolchica*, *Betula subpubescens*. Во флорах плиоцена наряду с древесными породами отмечено присутствие и травянистых, в частности, *Heracleocarpum protoponticum* в киммерии Абхазии, по-

томком которого *N. ponticum* ныне является характерным элементом субальпийского высокогорья и *Hexacliium gutiense* из чауды Гурии.

Приведенные данные не могут не свидетельствовать о существовании высокогорной флоры в Зап. Грузии, по крайней мере с низов плиоцена. Разумеется, эта флора в то время имела иной характер и не только была, вероятно, ограничена в распространении, но и состояла из древних видов.

В течение позднего плиоцена из-за отсутствия видового определения растительных остатков мы лишены возможности отметить состав высокогорной флоры. Но позже достаточно хорошо вырисовывается уже основное ядро этой флоры, представленной видами, ныне являющимися реликтами субальпийской дендрофлоры.

Таким образом, климатические условия верхней лесной опушки и выше издавна способствовали развитию как древесно-кустарниковых, так и травянистых растений, создававших особые растительные формации. С верхнего плиоцена высокогорная флора уже была очень близкой к современной, которая в дальнейшем значительно обогатилась новыми видами более холодного климата, большая часть из которых, как предполагают, выработалась из третичных видов нижележащих лесных поясов.

О сохранении видов в суровых условиях субальп частично уже говорили при рассмотрении кавказского рододендрона и отметили решающую роль снежного покрова. Но для флоры этого пояса, принимаемой А. Г. Долухановым (1952) за остатки горной растительности палеомуссонных областей, важное значение имеет также, по его же выражению, более слабая, по сравнению с лесом, межвидовая конкуренция за свет и большая влажность летнего сезона.

Сосредоточение на верхней границе леса и в субальпах мозофильной дендрофлоры муссонного климата, которая ныне характерна для восточных и юго-восточных берегов Азии и Сев. Америки, говорят по мнению А. Г. Долуханова, о развитии родственных растительных ландшафтов в некогда сходной климатической обстановке и именно поэтому формы, родственные нашим, ныне распространены в основ-

ном в горных странах муссонных областей северного полушария и, главным образом, в горах южной, юго-восточной и восточной Азии.

Последняя, и одна из интересных групп нашей флоры — субсерофильно-теплоумеренная (22%). Она, как и предыдущие, состоит из вечнозеленых и листопадных видов и по удельному весу вечнозеленого элемента приближается к влажнотеплоумеренной группе.

Придерживаясь намеченной нами схемы, вначале рассмотрим виды вечнозеленого комплекса. Сюда объединены как хвойные, так и лиственные породы, из которых только последние потеряли ряд видов и в современной флоре представлены довольно обедненным составом. Из вымерших растений наибольший интерес представляют *Laugus nobilis* и *Quercus mediterganea*.

Лавр благородный отмечен у нас с понтического века и в последующие периоды достоверные остатки его известны только в плейстоцене Абхазии. Причина отсутствия вида в течение громадного промежутка времени нам неизвестна, но обилие остатков в плейстоцене свидетельствует не только о наличии формаций с его доминированием в это время, но и о существовании данного вида во всех прошлых флорах.

Что касается *Q. mediterganea*, то он известен только в верхнем плиоцене Абхазии, то есть в то время, когда наблюдается увеличение субсерофильного элемента в Зап. Грузии, по сравнению с другими, более ранними периодами. Этот вид интересен в том отношении, что допускает возможность существования у нас средиземноморского маквиса или псевдомаквиса. Однако, эти, как и другие вымершие виды этого комплекса в условиях Зап. Грузии имели, вероятно, локальное распространение.

Вечнозеленые растения, которые являются ныне реликтами флоры Зап. Грузии, редко отмечены в ископаемом состоянии. Из известных в ископаемых флорах здесь присутствуют виды различного возраста.

Наиболее древний вид — это *Rugacantha coccinea*, произраставшая у нас, с нижнего плиоцена. Все остальные виды

относятся нами, по данным палеоботаники, к верхнему плиоцену.

Несмотря на то, что *Rugosantha* непрерывно произрастала в Зап. Грузии, ископаемые находки очень редки. Ареал ее в прошлом был приурочен к южным районам Европы и Кавказа, который с плейстоцена значительно расширяется.

Раньше, как и ныне, она, вероятно, была приурочена к отдельным, наиболее сухим и освещенным местообитаниям, участвовала в субсерофильных растительных ценозах, которые однако зонального значения не имели.

Верхнеплиоценовыми видами мы считаем *Arbutus andrachne* L., *Cistus tauricus* Presl., *Erica arborea* L., *Euonymus europaea* L., *Ligustrum vulgare* L. и сосен: *Pinus sosnowskyi* Nakai, *P. pithyusa* Stew. Из этих растений *Cistus* и *Erica*, как и *P. pithyusa* отнесены к этой группе условно. Вначале обобщим данные по указанным видам сосен.

Среди очень разнообразного состава хвойных, произраставших в Зап. Грузии в течение плиоцена, сосны не отличались богатством и заметным участием в растительном покрове. В основном они встречаются в миоценовых и нижнеплиоценовых флорах. Со среднего же плиоцена до верхнего у нас все сосны отмечены в основном по пыльце и определены, как и некоторые макроостатки только до рода. Поэтому нам неизвестно, какие именно виды сосен произрастали в Зап. Грузии за этот период и какое значение они имели в фитоландшафтах. Несмотря на это сосны — реликты нашей флоры, в особенности пицундская, представляют большой интерес.

Пицундская сосна — реликт третичного времени. На Кавказе описано немало видов палеогенового и неогенового периодов, имеющих связь с ней. Мы не будем подробно рассматривать все ископаемые виды, отметим только некоторые. Виды древних флор: *P. praepithyusa* Palib. из верхнего олигоцена Зап. Грузии (Палибин, 1932), *P. palibinii* Dorof. из миоцена Таманского полуострова (Дорофеев, 1955) и *P. europa* из нижнего плиоцена Абхазии (Палибин; 1938; Мchedlishvili, 1954; Колаковский, 1962), обнаруживая некоторую близость с

P. pithyusa, больше сходны с *P. halepensis* — вида, широко распространенного в современных флорах Средиземноморья.

Как видно, палеогеновые сосны находились между собой и с неогеновыми видами в близкой связи, а все они обнаруживают сходство с современными, но больше с *P. halepensis*, нежели с *P. pithyusa*. Это говорит о том, что в лице этих ископаемых видов и особенно *P. praepithyusa* и *P. palibinii* мы имеем древние предковые формы цикла *P. halepensis*.

Существует еще один вид сосны, описанный Палибиным (Palibin, 1906) из сармата Таманского полуострова как *P. sarmatica* Palib., который автор считал непосредственным предком пицундской сосны.

После понтического периода сосна, близкая к пицундской (*P. pithyusa* Strangw. fossilis Palib.), приводится только из акчагыла Вост. Грузии.

Современные сосны секции *Banksia*, куда входит и *P. pithyusa*, в систематическом отношении так же, как и экологически очень близки друг другу. Однако от них по некоторым морфологическим и анатомическим признакам все же отличается *P. halepensis* (А. Н. Колескников, 1963), разновидностями которого до недавнего времени (некоторые зарубежные авторы и сейчас) рассматривали все остальные восточносредиземноморские сосны секции *Banksia* — *P. pithyusa*, *P. eldarica* Medw., *P. brutia* Ten., *P. stankewiczii* Fom.

Приведенные данные позволяют считать *P. halepensis* более древним видом секции, чем другие, родственные ему сосны (в том числе и *P. pithyusa*), обособление которых произошло, вероятно, в верхнем плиоцене.

Какое участие принимала пицундская сосна во флоре и растительности в прошлом, пока неясно, но можно предполагать, что в третичное время ареал вида был немного шире, но приурочен к определенным участкам сухих горных склонов, откуда остатки не попадали к месту fossilизации, чем можно объяснить ее отсутствие в ископаемых флорах.

Что касается *P. sosnowskyi*, то вид этот в отложениях раньше конца плиоцена — начала плейстоцена не известен, а из этих флор приводится только с немногих высоко-

горных местонахождений Вост. и Зап. Грузии. Таким образом, доплейстоценовый возраст вида уже доказан. Но был ли он раньше этого времени, пока неизвестно, так как подобные виды в верхнетретичное время произрастали высоко в горах, а флоры того периода в этих местах изучены недостаточно. Поэтому на данном этапе картина развития этой сосны далека от полного выяснения. Судя же по указанным находкам, а также ее современному распространению и систематическому положению, она не должна быть древнее верхнего плиоцена, которая в отдельные периоды плейстоцена достигала, видимо, заметного распространения. Впоследствии она вытеснялась более мощными эдификаторами темнохвойных и лиственных лесов. Получился не только разрыв ареала, но и сосредоточение его на бедных каменистых почвах южных склонов.

Таким образом, палеоботанические данные очень скудны по отношению наших реликтовых сосен, почему их роль не ясна окончательно. Тем не менее нужно отметить, что раньше сосняки, вероятно, не имели в Зап. Грузии большого развития, хотя по сравнению современным были распространены значительно шире.

Из лиственных вечнозеленых реликтов в ископаемых флорах Зап. Грузии отмечены только *Arbutus andrachne* и роды *Ligustrum*, *Euonymus*, а *Cistus* и *Erica* не известны. Однако, исходя из нынешней приуроченности их к различным третичным фитоценозам, для которых они являются существенными компонентами, а также из характера современного распространения, приблизительным временем возникновения *Cistus* и *Erica* можно допустить верхний плиоцен. Здесь они произрастали, вероятно, как кустарники подлеска, не достигая того развития, которое наблюдается, например, на Канарских островах, где *E. arborea* представлена деревьями первой величины. Что касается *A. andrachne*, то с неогена Зап. Грузии произрастали виды, близкие к нему, а в верхнем плиоцене приводится уже он сам. Однако, в то время, как и позже вид был обитателем, вероятно, сухих мест и во влажном климате у нас не имел, подобно другим гемиксерофитам, широкого распространения и значительного участия в фитоценозах.

Самой большой группой после влажнотеплоумеренной является листопадная гемиксерофильная группа. Хотя она, как и предыдущие, дошла до нас в заметно обедненном виде, но по количеству таксонов, сохранившихся в современной флоре Зап. Грузии занимает одно из первых мест. Большая амплитуда приспособления гемиксерофитов обеспечила более полное их сохранение, но несмотря на это, некоторые виды этой группы вымирают у нас все же в период среднего плиоцена — верхнего плейстоцена.

Из вымерших растений наибольшего внимания заслуживают два вида рода *Quercus* — *Q. sosnowskyi* и *Q. cerris*. Оба они относятся к секции *Cerris* и являются гемиксерофитными ее представителями. *Q. sosnowskyi*, описанный (Колаковский, 1964) впервые из понта Кодора, был представлен в виде широко изменчивой популяции форм и создавал вместе с другими гемиксерофильными растениями типично средиземноморский ландшафт, в котором, судя по чрезвычайной обильности отпечатков, он, несомненно, играл роль эдификатора. Но интересно, что эта довольно характерная и распространенная порода в понте в восточной части Абхазии, в других синхронных флорах нигде в Зап. Грузии не отмечена, между тем, как достоверные остатки его приводятся из понта Румынии. Трудно сказать, какой был ареал вида в прошлом, но что во флорах Абхазии последующих периодов он значительно был сокращен, об этом говорят редкие его находки в среднем плиоцене. К этому времени *Q. sosnowskyi* теряет уже роль эдификатора, но отдельные ценозы, вероятно, он все же создавал с видами, наиболее близкими по экологической природе.

Другой вид дуба — *Q. cerris* был характерен уже для верхнего плиоцена. Он в меньшей мере, чем *Q. sosnowskyi*, но все же отличался формовым разнообразием. Многочисленные растительные остатки указывают на существование дубовых лесов с господством данного вида, в которых кустарниковый ярус создавали, вероятно, *Rhododendron luteum*, *Carpinus orientalis*, *Lonicera caprifolium*, *Acer pseudomonspessulanum* и др. Примерно такое же распространение имел австрийский дуб в Болгарии, а возможно и в других странах Европы, где он произрастал в течение плиоцена.

Остальные вымершие в Зап. Грузии виды (*Ulmus carpinoi-
des*, *Viburnum pliocenicum*, *Vitis parasilvestris* и др.) в основ-
ном встречались в среднем плиоцене, но чаще других *Ulmus
carpinoi-
des*.

Подавляющее большинство реликтов из листопадной
гемиксерофильной группы известно в ископаемом состоянии
у нас с различного периода, но в основном они верхнеплио-
ценовые.

Из указанного комплекса только *Cotinus coggygria* от-
мечен с понтического века. На Кавказе его наличие указано с
сармата, а сходные с ним виды известны в палеогеновых флорах
Европы. Несмотря на древность, он приводится из очень немно-
гих мест, составляющих небольшую часть его нынешнего
ареала. Редко встречается скумпия и в наших палеофлорах,
кроме понта приводится еще из верхнего плиоцена, хотя в каж-
дой из них единичным отпечатками. Тем не менее, надо предпо-
лагать, что она была раньше представлена шире и являлась
обычным членом кверцетальных фитоценозов.

Реликтом позднего плиоцена мы считаем *Carpinus orienta-
lis*, который с верхнего плиоцена был существенным элемен-
том дубовых лесов.

Остальные виды — реликты верхнего плиоцена. Сюда от-
носятся достоверно известные в ископаемом состоянии с [это-
го периода: *Acer campestre*, *Hypericum inodorum*, *Lonicera car-
pifolium*, *Rhus coriaria*, *Smilax excelsa*, *Ulmus foliacea*, *Vitis
silvestris*, а также не найденные у нас в ископаемых флорах, но
предположительно мы их причисляем к этой группе: *Celtis
australis* L., *Mespilus germanica* L., *Paliurus spina-christi* Mill.,
Quercus imeretina Stew. Наше предположение освоено на сле-
дующих фактах.

M. germanica приводится с акчагыла южной Кахетии и
постплиоцена минеральных вод, откуда с этого же времени опи-
сан *C. australis*, что указывает на их существование до этих
периодов. Нет ничего невероятного, что эти виды в Зап. Грузии
также попали в верхний плиоцен, то есть в период наиболь-
шего увеличения числа гемиксерофильных растений. Что каса-
ется *P. spina-christi*, то он также известен из близкого к нам

Ахалцихского района, но в более ранней, сарматской флоре. Хотя этот вид нигде больше не отмечен во флорах Кавказа, но и его произрастание здесь с верхнего плиоцена вполне допустимо.

Несколько по-другому обстоит дело с *Q. imeretina*. Он в ископаемом виде не обнаружен. Однако, В. П. Малеев (1941), например, не сомневался в четвертичной иммиграции этого вида в Зап. Закавказье, считая его трансформированным от *Q. gobur*, который на Кавказ попал также в четвертичное время.

Известно, что виды дубов имеретинского, грузинского и гартвиса близки между собой. Мы уже имели возможность отметить на основе палеоботанического материала приблизительное время выделения от *Q. pseudogobur* двух вышеотмеченных видов, что по мнению В. П. Малеева, также вполне реально. Возникновение же *Q. imeretina* более правильно отнести к этому же периоду, то есть к концу верхнего плиоцена.

Таким образом, гемиксерофильная теплоумеренная группа представлена видами как древними, так и более молодыми. В отличие от ранее рассмотренных групп здесь ярче выступает связь видов с современной средиземноморской флорой, элементы которой особо многочисленны в верхнем плиоцене. Эта гемиксерофильная флора в зависимости от экологических условий чередовалась, как и ныне с мезофильной, но, как отмечает А. А. Гроссгейм (1936), отличалась от типично средиземноморской и к тому же в пределах Колхиды, согласно Е. В. Вульффу (1944), не приобрела того доминирующего характера, который свойственен для большинства районов Средиземноморья. Именно поэтому некоторые формации маквиса и псевдомаквиса, более или менее распространенные в прошлом, не только не получили дальнейшего развития, но в современной флоре сохранились отдельными видами, не создающими, по мнению А. А. Гроссгейма (l. c.), особых ценозов. Это положение, а также фрагментарное распространение гемиксерофильной растительности вообще в наших условиях принимается некоторыми ботаниками (Малеев, 1940), как находящееся в стадии угасания и вытеснения. Это связывается авторами с большой влажностью климата и

вызванный им снижением высотных границ поясов, которые обусловили выпадение, например, пояса вечнозеленой растительности, создающего типичный маквис.

Все это, а также почти отсутствие средиземноморских эндемиков в нашей флоре, как и на Кавказе в целом, дало основание А. А. Гроссгейму (l. c.) говорить о небольшой значимости средиземноморской флоры для колхидской провинции, что хорошо согласуется с палеоботаническими данными.

Вот так представляются нам основные пути развития флоры и растительности Зап. Грузии с плиоцена до современного периода на данном этапе исследований.

Но флора Зап. Грузии не развивалась изолированно, самостоятельно, она испытывала влияние различных флористических областей.

Кавказ в меловом периоде, а может и раньше, был островом и представлял страну с горным рельефом с выраженной вертикальной поясностью климата и растительности. Это подтверждается, как отмечает А. А. Колаковский (рукопись), наличием в Зап. Грузии богатых юрских и меловых флор, представленных в резко различных фациях (горной и равнинной), установленных Сванидзе (1972). Следовательно, эволюция растений на Кавказе прослеживается с мезозойского периода. В это время, как и до конца палеогена, он имел широкие флористические связи в основном по субтропическим элементам, главным образом с южными участками суши, находившимися в самом Тетисе, и в меньшей мере — с северным, на которых развивалась в то время единая флора, распространенная на обширной территории от Юго-Вост. Азии до Сев. Америки. Влияние ангарской флористической области вряд ли имело место, так как в мезозое Ангариды были отделены водными бассейнами от Гондваны и Лавразии. Данные по нижнетретичным флорам Кавказа очень ограничены, тем не менее эоценовые ахалцихские и олигоценые Армении и Азербайджана, как отмечает Колаковский, подтверждают существование здесь влажносубтропического климата муссонного типа с такой же

субтропической флорой. Между тем, флоры этого периода Арктики были в основном тургайского облика.

Кавказ к концу палеогена был еще островом, но уже палеогеографические условия допускали возможность проникновения на его территорию видов умеренной голарктической флоры. Элементы ее здесь, а в Зап. Грузии особенно, не имели, как показал анализ ископаемого материала, большого развития и ограничивались немногочисленными видами низовых и болотистых лесов. Вся же остальная флора была связана с Юго-Восточной Азией, многие трансформированные виды которой в колхидском и гирканском рефугиумах сохранились лишь в качестве реликтов.

В свете этих данных Юго-Восточная Азия представляется нам основным центром, как расселения растений на Кавказе с мезозойского времени вплоть до миоцена, так и сохранения его третичной мезофильной флоры.

К концу неогена Кавказ превращается в полуостров с широкими южными континентальными связями, которые на востоке, однако, дальше Афганистана уже были прекращены, вследствие усыхания Тетиса.

Таким образом, в верхнетретичное время происходит полная изоляция Юго-Восточной Азии от Кавказа и Европы. Кавказ с этого периода испытывает влияние уже Средиземноморской области, более или менее однородная флора которой была широко представлена на ее территории вплоть до верхнего плиоцена.

Однако, в последующие периоды средиземноморская флора претерпела изменения — в конце плиоцена происходит обеднение ее, главным образом, влаголюбивыми видами.

Прослеживание этих процессов в Зап. Грузии и прилегающих к ней регионах показывает, что они в различных районах протекали по-разному.

На примере Восточного Закавказья мы видим, что флора апшеронского века значительно беднее приблизительно синхронных флор Зап. Грузии. Это выражается, в основном, в выпадении многих третичных мезофилов и господстве те-

миксерофильной растительности типично средиземноморского типа.

Примерно такая же картина наблюдается и в соседних районах Сев. Кавказа, в которых в конце палеогена флора носила субтропический характер. Впоследствии, если южные районы, как Краснодарский край, сохранили еще флору субтропического облика, то северные, как например, армавирские, уже значительно обеднены за счет вечнозеленых и мезофильных элементов и носят следы влияния аридного климата, и в среднем плиоцене (по данным флор Таманского полуострова) господствуют уже хвойные и широколиственные леса умеренного климата с наличием участков, по указанию Н. Д. Мchedlishvili (1963), степной растительности.

Что касается стран восточного Средиземноморья, то верхнеплиоценовые флоры Болгарии, Югославии и Италии были ближе к синхронным флорам Зап. Грузии. Но в дальнейшем вымирание термофильных элементов здесь шло быстрее, охватило большое количество таксонов и закончилось раньше, чем у нас и только юго-восточная часть Болгарии сохранила третичную флору более полно до наших дней.

Палеоботанические данные показывают, что смена третичной флоры современной в странах Вост. Средиземноморья заканчивается в конце плиоцена, в начале плейстоцена и только в Колхиде, в особенности же в Зап. Грузии, она длится до конца плейстоцена. При этом флоры в континентальных областях пострадали сильнее, чем в районах, подобных Зап. Грузии, с влажными условиями климата. Это хорошо отражено и на современной флоре и растительности этих стран.

Таким образом, флора Зап. Грузии представляет собой трансформированную часть той большой флоры, которая существовала в области Тетиса в первой половине третичного периода. В дальнейшем она развивалась параллельно с миксерофильной средиземноморской флорой, покрывавшей в конце указанного периода всю его территорию. В последующие периоды эта флора сохраняется в отдельных рефугиумах средиземноморских стран, но мезофильное ядро наиболее

полно, по сравнению с другими областями Вост. Средиземноморья, представлено в Зап. Грузии.

Из анализа рассмотренного материала по развитию флоры и растительности Зап. Грузии мы заключаем следующее.

В Зап. Грузии, как и на Кавказе в целом, эволюция флоры шла с мезозойского периода и до конца неогена имела тесную связь с субтропической мезофильной флорой Юго-Вост. Азии. С неогена, когда произошла изоляция Кавказа от Юго-Вост. Азии, его флора, как и флора Зап. Грузии развивается параллельно со средиземноморской гемиксерофильной флорой. Однако в течение всего третичного периода основное ядро флоры Зап. Грузии составляли мезофильные виды растений, которые также более полно сохранились здесь, чем в других флорах восточносредиземноморских стран.

Флора Зап. Грузии объединяет таксоны различных экологических групп, среди которых преобладающее положение занимают влажнотеплоумеренные виды, являющиеся эдификаторами основных фитоландшафтов, распространенных в настоящее время, как и в прошлом, значительно шире, чем все остальные. Из этого комплекса следует выделить восточный бук, как главную лесообразующую породу с верхнего плиоцена по настоящее время, а также его вечнозеленый подлесок, сопутствующий с того же периода.

Виды умереннохолодного климата, распространенные в плиоцене в более высоких горных поясах, в плейстоцене расширяют ареал, но большого развития не получают. Только хвойные развиваются лучше; в начале плейстоцена отмечается значительное участие *Abies nordmanniana*, *Sequoia*, *Tsuga* и др. в хвойных и хвойно-широколиственных лесах.

В группе умереннохолодного климата особое место занимают виды высокогорной дендрофлоры. Существование их в Зап. Грузии доказывается с мэотиса, а в верхнем плиоцене эта флора имела уже достаточное распространение и была близка, если не тождественна современной.

Растения аридного климата мало характерны для третичной флоры Зап. Грузии. Они в верхнем плиоцене имели

наибольшее распространение, создавая различные растительные формации средиземноморского типа. Однако в дальнейшем они заметно суживают свой ареал и только в сильно деградированном виде сохраняются в современной флоре.

Флора и растительность Зап. Грузии с верхнего плиоцена по составу и структуре были весьма близки современным, но окончательное их формирование происходило в плейстоцене. После этого периода они приобретают уже современный характер.

Заключение

Флора и растительность Зап. Грузии в течение верхнетретичного периода развивались в условиях благоприятного океанического муссонного климата, характеризовались специфическими чертами и отличались богатством и разнообразием.

Верхнемиоценовые и нижнеплиоценовые флоры по богатству и оригинальности не имеют равных среди синхронных флор Кавказа и Европы. Сарматские флоры в течение всего века содержали высокий процент видов влажносубтропического климата, среди которых в достаточной мере присутствовали и более древние и примитивные представители, имеющие немалое значение в сложении растительного покрова. Мэотические и понтические флоры развивались преемственно; они очень близки как между собой, так и с сарматскими, хотя по наличию древних субтропических видов уступают им. В этом отношении еще беднее выглядят флоры киммерийского века, несмотря на то, что они не менее богаты и оригинальны и содержат много общих с ними видов.

Флоры сармата-киммерия значительных изменений не претерпевали. Шло постепенное обеднение их в связи с вымиранием наиболее теплолюбивых субтропических и тропических видов. По мере продвижения вверх по геохронологической шкале постепенно усиливается дифференциация флоры, возрастает роль растений теплоумеренного и отчасти умеренного климата, которые с мэотиса становятся основными лесообразователями. В это же время увеличивается и содер-

жание гемиксерофильных видов, которые в понте выражены уже отчетливее.

В конце киммерия или в начале куяльника флора претерпела заметные изменения. Вымирает значительное число видов, происходит смена субтропических растений влажнотеплоумеренными листопадными, которые получают доминирование в фитоценозах. С гурийского века изменение флоры носит уже постепенный характер и заключается в обеднении ее состава наиболее термофильными элементами. В верхнем плиоцене вся дендрофлора, в том числе и высокогорная, становится очень близкой к современной. Однако, в течение этого периода, как и дальше в плейстоцене, флоры еще имели немало видов субтропического корня, которые окончательно вымирают к верхнему плейстоцену, и флора приобретает современный вид.

Несмотря на большие изменения флористического состава, с сармата до плейстоцена включительно, характерная черта флор не менялась. Она заключалась в ведущей роли в составе влажнотеплоумеренных видов, по крайней мере с мэотиса, между тем как виды гемиксерофильные и мезофильные умереннохолодного климата, несмотря на возросшую их роль, в отдельные периоды позднего и особенно верхнего плиоцена находились в подчиненном положении. Эта закономерность почти без изменений сохранилась и в современной флоре Зап. Грузии.

Покрытосеменные древесно-кустарниковые растения в составе флор были доминирующими во все периоды. Но значительное участие отмечено и голосеменных, которые имели не только богатый видовой состав, но и содержали очень редкие, древние и примитивные виды. Однако они пострадали сильнее покрытосеменных, и из большого видового разнообразия после плейстоцена остается незначительное количество их. Среди травянистых растений особо выделялись папоротники и мхи, представленные до позднего плиоцена многими видами, в том числе тропическими и субтропическими.

На протяжении огромного промежутка времени с сармата на плейстоцен менялись и климатические условия, с

которыми были, в основном, связаны изменения флоры и флористических комплексов. Они показывают, что при наличии выраженной поясности климат за это время менялся в сторону похолодания и увеличения сухости. Но в разное время эти изменения проявлялись по-разному. Отпечаток сухого климатического режима в более ранних флорах отчетливее выражен в понте и отчасти в киммерии, а в поздних — наиболее заметен в верхнем плиоцене. Влияние похолоданий резче выражено после киммерийского века, когда влажносубтропический климат уступает место влажно-теплоумеренному. В дальнейшем усиливается это влияние, и в плейстоцене происходят большие перемены в климатическом режиме, хотя резких изменений, по сравнению с куяльником и отчасти верхним плиоценом, уже не наблюдается.

Изменение состава флор и климатических условий непосредственно отражалось на растительном покрове. С верхнего миоцена до киммерийского века он был весьма разнообразным. От прибрежной полосы до верхней границы леса существовали различные его типы с очень богатым видовым составом. В начале преобладали субтропические элементы, доля участия которых в дальнейшем все уменьшалась. С мэотиса в растительном покрове доминирующими становятся влажнотеплоумеренные растения. Наряду с мезофильной появляются виды гемиксерофильной растительности. В понте они уже создают отдельные формации средиземноморского типа. Отчетливо вырисовывается также существование высокогорной растительности, отдельные представители которой отмечены еще с мэотиса.

После среднего плиоцена растительный покров становится менее разнообразным. Из субтропической растительности, которая в киммерии еще была представлена довольно богато, в куяльнике остались только единичные представители лавровых. Основную роль в фитоландшафтах стали играть виды теплоумеренного климата и то в значительно обедненном составе. В это время расширили площадь леса умереннохолодного климата, главным образом хвойные. Подобная же картина наблюдается и в гурий-

ском веке, только здесь большее участие в фитоценозах принимали широколиственные мезофильные растения.

Растительный покров верхнего плиоцена уже ближе к современному, но в нем еще участвует немало видов и даже родов, отсутствующих ныне в Зап. Грузии. В это время отмечается наилучшее развитие гемиксерофильной растительности по сравнению со всеми остальными периодами. Значительно увеличивается роль видов, являющихся эдификаторами современных лесов Зап. Грузии и, в первую очередь, восточного бука.

Наиболее сильные изменения в смысле перестройки своей структуры растительный покров испытывал в плейстоцене. Неоднократные перемещения поясов благоприятствовали смещению растительности и способствовали образованию новых взаимоотношений видов в биогеоценозах. В результате конкретное выражение получают современные лесные формации, ранее существовавшие, вероятно, в сложных фитоценозах. В конце этого периода устанавливаются уже все типы современного растительного покрова и основные закономерности их размещения.

Флора и растительность в пределах Зап. Грузии в течение изученного периода развивалась почти одинаково. Но все же замечаются некоторые отличия между южными и северными районами. По сравнению с севером, на юге богаче представлены влажносубтропическая, особенно вечнозеленая растительность и значительно меньше — гемиксерофильная. Эти отличия бесспорно, связаны с климатическими условиями и характеризуют южные районы, подобно современному периоду, как более теплые и влажные.

Флора Зап. Грузии составляет часть той большой флоры, которая существовала в первой половине третичного периода по берегам Тетиса, на обширной территории от Юго-Восточной Азии до Северной Америки. С верхнетретичного периода (после изоляции Кавказа) она развивалась параллельно со средиземноморской гемиксерофильной флорой.

В составе флоры Зап. Грузии в течение всего третичного периода преобладали виды, близко родственные видам современной восточноазиатской мезофильной флоры; средиземно-

морские и особенно североамериканские таксоны принимали меньшее участие.

В конце третичного периода происходят значительные изменения (обеднение и ксерофитизация) средиземноморской флоры, которые сильнее, чем в Зап. Грузии сказывались в других, особенно в континентальных областях Средиземноморья, по крайней мере в восточной его части. Во многих из них третичная флора сменяется к этому времени современной и только в некоторых (восточная часть Болгарии и, возможно, М. Азия и Талыш) этот процесс длится до нижнего плейстоцена. Зап. Грузия отличалась от них более долгим и полным сохранением элементов третичной флоры, главным образом ее мезофильного ядра, которое и в современной флоре представлено богаче, чем в других флорах Восточного Средиземноморья.

Закономерности развития флор в этих странах в последние геологические периоды сохранились и в настоящее время.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова А. Л., Абрамов И. И. 1959. Киммерийские мхи Дуаба Абхазии. Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. II, вып. 12.
- Абрамова А. Л., Абрамов И. И. 1964. О флоре чаудинского возраста на Кавказе. Бот. журн., т. 49, № 10.
- Андрусов Н. И. 1963. Избранные труды, т. II, М.
- Баранов В. И. 1950. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Уч. зап. Казанского гос. универс., т. 110, кн. 6.
- Берг Л. С. 1947. Климат и жизнь. Изд. 2. Географгиз, М.
- Бобров Е. Г. 1936. История и систематика рода *Corylus* L. Сов. бот. № 1.
- Борисов А. А. 1965. Палеоклиматы территории СССР. Изд. Ленинградского университета.
- Васильев И. В. 1951. Обзор берез Кавказа. Бот. журн., т. XXXVI, № 6.
- Васильченко И. Т. 1964. Современное состояние вопроса о происхождении винограда. Бот. журн., т. 49, № 4.
- Витвицкий Г. Н. 1953. Климат Северной Америки. М.
- Боронова И. Н. 1951. Мэотическая флора юга Украины. Автор. дисс.
- Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. История флор земного шара. АН СССР.
- Габуния А. К. 1962. О границе между четвертичным (антропогенным) и неогеновым периодами. Тр. комм. по изуч. четверт. периода, т. XX, АН СССР.
- Гожева Н. А. 1955. Монография рода *Castanea* Mill. Автор. дисс. Л.
- Гогичайшвили Л. К. 1962. История лесной растительности Гаре-Кахети в голоцене. Сообщ. АН СССР, т. XXIX, № 4.
- Гайворовский В. Г. 1964. Ископаемая древесина Зап. Кавказа. Автор. дисс.
- Горбунов М. Г. 1951. О возрасте третичной флоры у с. Киреевского на Оби. ДАН СССР, т. 77, № 1.
- Горбунов М. Г. 1956. Новые виды *Juglans* из третичных отложений Зап. Сибири. Бот. журн., т. XXVII, № 1.
- Гохтунни Н. Г. 1969. Материалы к сарматской флоре ущелья реки Раздан близ Еревана. Биол. журн. Армен. т. 22, № 10.
- Гроссгейм А. А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Баку.

- Гроссгейм А. А. 1948. Растительный покров Кавказа. Изд. МОИП. М.
- Гроссет Г. Э. 1962. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена. Бюлл. МОИП, отд. биол., 3.
- Грубов В. И., Федоров Ан. А. 1946. Флора и растительность. В кн.: Физическая география Китая. Изд. «Мысль», М.
- Грудзинская И. А. 1967. *Ulmaceae* и обоснование выделения *Celtidoidae* в самостоятельное семейство *Celtidaceae*. Бот. журн., т. 52, № 12.
- Гулсашвили В. З. 1960. Наследственные особенности субтропических древесных пород и их значение для вопроса происхождения субтропической древесной растительности. Сб. работ по геобот. бот. геогр. систем. растений и палеогеографии, т. 3.
- Гулсашвили В. З. 1967. Происхождение древесной растительности субтропического и умеренного климата и развитие наследственной особенности. Изд. «Мецниереба», Тбилиси.
- Долуханов А. Г. 1952. О природе реликтов субальпийской мезофильной дендрофлоры Кавказа. Тр. Тбил. ин-та леса, т. II.
- Долуханов А. Г. 1955. Типологический очерк горных лесов из грузинского и восточного дуба. Тр. Тбил. бот. ин-та, VII.
- Долуханов А. Г. 1964. Темнохвойные леса Грузии. Ин-т Ботан. АН СССР.
- Дорофеев П. И. 1950. Ископаемая ель *Picea orientalis* (L.) Link. на юге Сев. Урала. Бот. журн., т. 35, № 3.
- Дорофеев П. И. 1951. Меотични рослини з околиць Одеси. Бот. журн., т. VIII, № 3.
- Дорофеев П. И. 1955. Ископаемая шишка сосны из сарматских отложений Таманского п-ва. Тр. ВНИГРИ, III (6), Л.
- Дорофеев П. И. 1964. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований. Автореф. докт. дисс. Изд. Бот. ин-та АН СССР.
- Дорофеев П. И. 1965. О некоторых проблемах истории флоры. Бот. журн., т. 50, № 11.
- Думитрашко Н. В. 1949. О древнем оледенении М. Кавказа. Тр. ин-та геогр. АН СССР, т. 43, вып. 2.
- Зайчиков В. Т. 1964. Юго-Восточный Китай. В кн.: Физическая география Китая. Изд. «Мысль», М.
- Игнатьев Г. М. 1965. Северная Америка. Физическ. география, М.
- Ильинская И. А. 1953. Монография рода *Pterocarya* Kunth. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. I. Флора и систематика высших растений, вып. 10.
- Ильинская И. А. 1964. Тортонская флора Сwoшовице. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII.

- К а р а - М у р з а Э. Н. 1941. Растительные остатки чаудинских слоев юго-зап. Грузии. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, № 5.
- Каталог ископаемых растений. Кавказа, ч. I и II, изд. «Мецниереба», Тбилиси, 1973.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1952. Плиоценовая флора Сухуми. Тр. Сух. бот. сада, вып. VII.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1956. К истории флоры Колхидского рефугиума. Сб. акад. Сукачеву АН СССР.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1956. Плиоценовая флора Дуаба. Тр. Сух. бот. сада, вып. IX.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1960. К истории бука в Евразии. Тр. МОИП. III.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1962. Понтическая флора Пицунды. Тр. Сух. бот. сада, вып. XIV.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1964. Плиоценовая флора Кодора. Изд. АН ГССР, Сухуми.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1969. Представитель олигоценовой мастиксиевой флоры Европы в плиоцене Колхидского рефугиума. Сообщ. АН ГССР, т. 55, № 3.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1972-а. К истории третичных грабов. Сообщ. АН ГССР, т. 67, № 1.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1972-б. О номенклатуре и истории некоторых третичных буков Палеарктики. Сообщ. АН ГССР, т. 66, № 4.
- К о л а к о в с к и й А. А. 1972-в. Обзор ископаемых дубов СССР. Тр. Сух. бот. сада, вып. XVIII.
- К о л а к о в с к и й А. А., Р а т и а н и Н. К. 1967. Плиоценовая флора Малых Ширак. Тр. Сух. бот. сада, вып. XVI.
- К о л а к о в с к и й А. А., Р у х а д з е Л. П., Ш а к р ы л А. К. 1970. Мэотическая флора Кодора. Тр. Сух. бот. сада, вып. XVII.
- К о л а к о в с к и й А. А., Ш а к р ы л А. К. 1976. Сарматские флоры Абхазии. Тр. Сух. бот. сада, вып. XXII.
- К о л е с н и к о в В. П. 1963. Сосна пицундская и близкие к ней виды. Гослесбумиздат, Л.
- К р и с т о ф о в и ч А. Н. 1915. Американский серый орех из пресноводных отложений Якутской области. Тр. геол. комит. Новая серия, в. 124.
- К р и с т о ф о в и ч А. Н. 1938. Палеонтологическая история винограда. Бот. журн. т. 23, № 5—6.
- К р и с т о ф о в и ч А. Н. 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Матер. по ист. флоры и растит. СССР, т. 2.
- К р и с т о ф о в и ч А. Н. 1958. Происхождение флоры Ангарской суши. Матер. по ист. флоры и растит. СССР, вып. 3.
- К р и с т о ф о в и ч А. Н., Б а й к о в с к а я Т. Н. 1965. Сарматская флора Крынки. Тр. Бот. ин-та АН СССР, изд. «Наука».

- Кузнецов Н. И. 1909. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зарп. АКН, сер. VII, XXIV, № 1.
- Кузнецов С. С. 1941. Вопросы геоморфологии Закавказья. Геолог. СССР, т. X, ч. I, Закавказье.
- Кутузкина Е. Ф. 1964. Сарматская флора Армавира. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, вып. 5.
- Макарова З. И. 1957. К истории рода *Liquidambar* L. Бот. журн., т. 42, № 8.
- Малеев В. П. 1935. Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы *Robur*. Бот. журн., т. 20, № 2—3.
- Малеев В. П. 1936. Флора и растительность Абхазии. СОПС АН СССР, сер. Закавказ. Абхазия.
- Малеев В. П. 1940. Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи. Геоботан., IV.
- Малеев В. П. 1941. Третичные реликты во флоре Зап. Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. Матер. по истор. флоры и раст. СССР, т. I.
- Маргалитадзе Н. А. 1967. Развитие лесной растительности Тадзирской котловины в голоцене по данным спорово-пыльцевого анализа. Сообщ. АН ГССР, т. 47, № 1.
- Маруашвили Л. И. 1959. К вопросу о большой межледниковой эпохе плейстоцена. Бот. журн., т. 44, № 12.
- Медведев Я. С. 1915. Растительность Кавказа. Тр. Тифлисск. бот. сада, вып. XVII.
- Меницкий Ю. А. 1972. Дубы (*Guercus* L.) Юго-Зап. Азии. Новости сист. высших растений АН СССР, 10.
- Милановский Е. Е., Хайн В. С. 1963. Геологическое строение Кавказа. Очерки регион. геолог. СССР, вып. 8, МГУ.
- Морозова Г. А. 1958. Материалы по интродукции восточноазиатских растений в Батумском ботаническом саду. Изв. бот. сада, № 8.
- Мчедlishvili Н. Д. 1963. Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа. Тбилиси.
- Мчедlishvili П. А. 1949. О возрасте годердзской флоры в связи с нахождением пальм *Sabal Adans.* в киммерийских отложениях Зап. Грузии. ДАН СССР, т. XVIII, № 5.
- Мчедlishvili П. А. 1954. Новые данные о флоре жульницкого века Зап. Грузии. Тез. докл. I научн. сессии сектора палеобиологии.
- Мчедlishvili П. А. 1954. О находке шишки сосны *P. ithyusa* Strangw. в понтических отложениях Зап. Грузии. Сообщ. АН ГССР, т. XV, № 7.
- Мчедlishvili П. А., Цатурова Ж. В. 1967. К геологической истории эндемичных берез Кавказа. Сообщ. АН СССР, т. 48, № 1-

- Негру А. Г. 1969. О систематическом положении миоценовых остатков *Carpinus* L. в Молдавии. Бот. Журн., т. 54, № 5.
- Палибин И. В. 1914. Предварительный отчет об исследовании ископаемой флоры Годердзского перевала. Изв. Кавк. отд. русск. геогр. о-ва, т. XXII, № 3.
- Палибин И. В. 1932. Новые хвойные растения из неогеновых отложений Урала и Кавказа. Извест. Бот. сада АН СССР, т. XXX, в. 1—2.
- Палибин И. В. 1938. Ископаемые третичные сосны Зап. Закавказья. Сб., посв. памяти акад. А. В. Фомина. АН УССР.
- Палибин И. В. 1946. Палеонтология виноградной лозы. Ампелография СССР, 1.
- Панфилов Д. В. 1964. Юго-Запад. Китай. В кн.: Физическая география Китая. Изд. «Мысль», М.
- Пачоский И. К. 1912. Дикий херсонский виноград (*Vitis silvestris* Gmel.). Тр. Бюро по прикл. ботанике, СПб., т. V, вып. 7.
- Пояркова А. И. 1933. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer* L. Тр. БИН АН СССР. сер. 1, вып. 1.
- Пояркова А. И. 1949. Падубные *Aquifoliaceae* DC. Флора СССР, т. XIV, М.—Л.
- Пояркова А. И. 1951. Китайские виды плюща и их систематические и географические связи. Бот. матер. гербар. Бот. ин-та им. Комарова АН СССР, т. XIV.
- Пурцеладзе Х. Н., Цагарели Е. А. 1974. Мэотическая флора юго-западной Грузии. Изд. «Мецниереба», Тбилиси.
- Рамишвили И. Ш. 1966. Флора понтического века Абхазии и Мергелии по данным палинологического анализа. Автореф. дисс. Тбилиси.
- Рамишвили И. Ш. 1969. Понтическая флора Зап. Грузии по данным палинологического анализа. Тбилиси.
- Ратиани Н. К. 1959. Некоторые данные о плиоценовой флоре Сухуми. Тр. Сух. бот. сада, вып. XII.
- Ратиани Н. К. 1960. Плиоценовая флора Гумисты. Тр. Сух. бот. сада, вып. XIII.
- Ратиани Н. К. 1962. Грабы плиоценовой флоры Кодора. Тр. Сух. бот. сада, вып. XIV.
- Ратиани Н. К. 1964. Флора травертинов Верхней Сванетии. Тр. Сух. бот. сада, вып. XV.
- Ратиани Н. К. 1967. Некоторые данные о травертиновой флоре с Генцвиши. Сообщ. АН ГССР, т. 47, № 2.
- Ратиани Н. К. 1970. Новые данные о четвертичной флоре Гумисты. Тр. Сух. бот. сада, вып. XVII.
- Ратиани Н. К. 1972. Миоценовая флора с Джирхва. Тр. Сух. бот. сада, вып. XVIII.
- Ратиани Н. К., Соловьев Б. Л. 1966. О возрасте ископаемой флоры Гумисты. Сообщ. АН ГССР, т. 41, № 2.

- Рейнгард А. Л. 1925. Гляциально-морфологические наблюдения в долинах Кубани и Кодора летом 1924 г. Изв. геогр. об-ва, т. VII.
- Рухадзе Л. П. 1968. Сравнительно-морфологическое исследование семян некоторых ископаемых и современных европейских видов винограда. Автореф. диссерт.
- Самылина В. А. 1967. О заключительных этапах истории рода *Ginkgo* L. в Евразии. Бот. журн., т. 52, № 3.
- Свешникова И. Н. 1953. Находка рода *Cryptomeria* Don. в мезоитических отложениях Грузии. ДАН СССР, т. 112, № 2.
- Свешникова И. Н., Буданцев Л. Ю. 1969. Ископаемые флоры Арктики. Тр. БИН АН СССР, изд. «Наука».
- Смолянинова Л. 1929. Обзор литературы по роду *Corylus* L. Тр. по прикл. бот. и генет., т. XXI, вып. 5.
- Сосновский Д. И. 1949. Сем. виноградовые—*Vitaceae*, Флора СССР, т. 14.
- Страхов Н. М. 1948. Основы исторической геологии, т. 1—2, М.
- Тахтаджян А. Л. 1957. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. Бот. журн., т. 42, № 11.
- Тахтаджян А. Л. 1963. Неогеновая флора Годердзского перевала ч. I. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, вып. IV.
- Тронов М. В. 1966. Ледники и Кавказ. Л.
- Тумаджанов И. И. 1955. К постплиоценовой истории лесной растительности Сев. Кавказа. Тр. Тбил. бот. ин-та, т. XVII.
- Узнадзе М. Д. 1949. Описание флоры Годердзской свиты. Тр. ин-та геолог. АН ГССР, т. V.
- Узнадзе М. Д. 1953. Плиоценовая флора Зап. Грузии (Гурии). Тр. геолог. ин-та АН ГССР.
- Узнадзе М. Д. 1955. Сарматская флора Грузии. Тр. геолог. ин-та АН ГССР. Сер. геол. VIII.
- Узнадзе М. Д. 1965. Неогеновая флора Грузии. Изд. АН ГССР.
- Узнадзе М. Д. 1968. О возрасте годердзской флоры. Сообщ. АН ГССР, т. XXXI, № 2.
- Ульянов А. В. 1954. Геологическая история Западной Грузии в третичное время. М.
- Фаталиев Р. А. 1964. Верхнесарматская флора горы Катар в Междуречье Кур и Иори. Автореф. дисс. Л.
- Церетели Д. В. 1966. Плейстоценовые отложения Грузии. Тбилиси.
- Челидзе Л. Т. 1965. Флора туфогенных отложений Вале. Автор. дисс. Тбилиси.
- Челидзе Л. Т. 1967. Некоторые представители флоры Юго-Вост. Азии в сарматских отложениях Южной Грузии. Сообщ. АН ГССР, т. 48, № 3.
- Челидзе Л. Т. 1970. К вопросу о возрасте флоры Годердзской свиты. Сообщ. АН ГССР, т. 60, № 2.

- Чен Х. Ю., Куан К. Ж. 1958. Новый род Pinaceae-Cathaya Chun et Kuang, gen. nova из Южного и Зап. Китая. Бот. журн., т. 43, № 4.
- Черепанов С. К. 1954. Монография рода Ольха — *Alnus* L. Дисс. на канд. биол. наук.
- Черепанов С. К. 1957. Обзор видов родов *Zelkova* Spach и *Hemiptelea* Planchon. Бот. матер. гербария Бот. ин-та им. Комарова АН СССР, т. XVIII.
- Чочиева К. И. 1965. Флора и растительность чаудинского горизонта Гурии. Тбилиси.
- Чочиева К. И. 1968. Новые данные о позднеплиоценовой-постплиоценовой растительности Зап. Грузии. Сообщ. АН СССР, т. 52, № 1.
- Чочиева К. И. 1970. О находке остатков *Stuartia*, *Eurya* (Theaceae) и *Symplocos* (Symplocaceae) в четвертичных отложениях Зап. Грузии. Сообщ. АН СССР, т. 60, № 1.
- Шакрыл А. К. 1965. Эпидермис лавровых для диагностики современных и ископаемых видов. Тбилиси.
- Шатилова И. И. 1966. Этапы развития флоры и растительности Гурии от киммерия до чаудинского века. Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода, № 32.
- Шатилова И. И. 1967. Палинологическая характеристика куяльницких, гурийских и чаудинских отложений Гурии. «Мецниереба», Тбилиси.
- Шварева Н. Я. 1964. Род *Fagus* L. из нижнесарматских отложений горы Картумовой (г. Львов). Бот. журн., т. 49, № 4.
- Шварцбах М. 1955. Климаты прошлого. Введение в палеоклиматологию, М.
- Эберзин А. Г. 1933. О присутствии отложений киммерийского яруса в Аджарии. ДАН СССР, н. с., № 4.
- Andreanszky G. 1959. Die Flora der sarmatischen Stufe in Ungarn. Budapest.
- Berger W. 1953. Studies zur Systematik und Geschichte der Gattung *Carpinus*. Botan. Not. 1.
- Braun A. 1950. Deciduous forest of Eastern North America.
- Czeczotowa H. 1951. Srodkowo-miocenska flora Zalesiek kolo Wiszniowka. Acta Geol. Polon. Vol. II.
- Depape G. 1951. Quelques arbres exotiques cultives a Lille Repetition actuelle et histoire paleontologique. Bull. de la Soc. de Bonanique du N. de la France. IV.
- Dorf. E. 1942. Upper Cretaceous floras of the Rocky Mountain region. Carnegie Instit. Washington, publ. 508.
- Engelhardt H. 1870. Die Flora der Braunkohlenformation in Königreich Sachsen. Leipzig.
- Engelhardt H. 1925. Die alttertiäre Flora von Messel bei Darmstadt. Abhandl. Hessischen geol. Landersanst.

- E t t i n g s h a u s e n C. 1886. Beiträge zur Kenntnis der Tertiärflora Australiens.
- E t t i n g s h a u s e n C. 1887. Beiträge zur Kenntnis der Fossilen Flora Neuseelands.
- F l o r i n R. 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franzjoseph-Land hebst Erörterungen über vermehrte Cordaitales mesozoischen Alters. 1—2. Palaeontograph. Bd. 81—82. Abt. B.
- G a r d n e r J. 1883—1886. A monograph of the British Eocene Flora 2. Gymnospermae. Palaeontograph. Soc. London.
- G i v u l e s c u R. 1962. Die fossile Flora von Valea Neagra. Bezirk. Crisana, Rumänien. palaeontograph. Bd. CX. Abt. B.
- G i v u l e s c u R. 1969. Neue fossile Pflanzen in der Umgebung der Stadt Baia Mare (Rumänien). N. j. Geol. Palaeontograph. Mh.
- G o e p p e r t H. 1955. Die tertiäre Flora von Schosnitz. Görlitz.
- G r a n g e o n P. 1958. Contribution a l'etude de la paleontologie vegetale du massif du Corion. Man de la Soc. d'histoire nat. d'Auvergne, 6.
- H e e r O. 1868—1877. Flora fossilis Arctica. Die Fossile Flora der Polaränder. Zürich.
- J e n t n y s - S z a f e r o w a J. 1958. The Genus Carpinus in Europa in the paleobotanical Literature. Monogr. Botan., vol. VII.
- K i r c h h e i m e r F. 1941. Bemerkenswerte Funde der mastixioideen flora.
- K i r c h h e i m e r F. 1957. Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Halle.
- K n o b l o c h E. 1969. Tertiären floren von Mähren. Brno.
- K r ä u s e l R. 1919. Die pflanzen des schlesischen Tertiärs. Jahrb. Press. Geol. Landesants. XXXVIII.
- K r ä u s e l R. und W e y l a n d H. 1950. Kritische Untersuchungen zur kuticularanalyse Tertiärer Blätter, I. Palaeontograph. Bd. XCI, Abt. 1—4.
- L a m c t t e R. 1952. Catalogue of the Cenozoic Plants of North America, through 1950. Geol. Soc. Am. Mem. 51.
- L a u r e n t L. 1919. Les Liquidambar. Essai filiation des formes actuelles of the Sierra Nevada.
- M ä d l e r K. 1939. Die pliocäne Flora von Frankfurt am Main. Abh. der Sanskenberg. Naturforsch. Gesellsch. № 446.
- M i k i S. 1941. On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary period. Jap. Jourh. Bot. XI.
- N a t h o r s t A. 1883. Contribution a la flora fossile du Japan. Kg. Sv. Vet. Akad. Handl. XX, 2.
- N a g y E. 1958. A matraalji fészä-pannoniani kari Bornaköszén paly nologiai vizsagalata. Palynolog. Untersuch. gelagerten oberpannonischen Braunkohle. Jahrb. Ung. Geol. Abt. 47.
- P a n t i ć N. 1967. The Floras of the upper Tertiary and the Change of Climate in the Balkans. Klimaänderung. in Tertiär aus Palaeobot. Sicht. Abh. des Zentr. Geolog. Inst. Berlin.

- Pax F. 1900. Aceraceae. Pflancereich. I. H. IV. 45.
- Pax F. 1927. Buxaceae. Die Pflancenaereale. Bd. I. H. 7.
- Saporta G. et Marion A. 1876. Recherches zur les vegetaux fossil en de Maximieux. Arch. Mus. Hist. Nat. du Syon. V. I.
- Seward A. C. 1919. Fossil plants. V. IV. Cambridge.
- Schimper W. 1869—1874. Traite de Paleontologie vegetale. V. I, III. Paris.
- Stefanoff B. und D. Jordanoff. 1929. Beiträge zur Kenntnis des Pliocän flora der ebene von Sofia. Zeitschrift Bolgar. Geol. Gesellsch. Lief. II, H. 3.
- Stefanoff B. and D. Jordanoff, 1935. Studies upon the pliocene flora of the plaine of Sofia. Сб. на Българ. Акад. на Науките. Кн. XXIX.
- Stur D. 1867. Beiträge zur Kenntnis der Flora des Süswasserquarzen der Congerien und Cerithium-Schlichter im Wiener und ungarischen Becken. Jahrb. Geolog. Landesants., 17.
- Suzuki K. 1961. The important and characteristic Pliocene and Miocene Species of plants from the southern part of the Tohoku district, Japan Sci. Rep. Fac. Art. Sci. Fukusima Univ., no, 10.
- Szafer W. 1949. Studies of the Genus Tsuga Carr. in the Tertiary of Europa. Bull. Akad. Pol. de Sci. et Letter, Ser. B. Krakow.
- Szafer W. 1951. Rodzina Eucommiaceae Ntrzeciorzedzie europajskim. Kosmos. Ser. A. t. 66.
- Szafer W. 1954. Pliocenska flora okolis Czorsztyna i Jej Stosunek do Plejstocenn. Inst. Geolog. Pr. XI.
- Szafer W. 1961. Miocenska flora ze Starich Gliwic na Slaska. Inst. Geol. Pr. t. XXXIII.
- Tanai T. 1961. Neogene floras change in Japan. Jouarn. Foc. Sci. Hook. Univ. Ser. IV, 2.
- Tanai T. 1967. Miocene floras and climate in East Asia. Abh. Zentr. Geolog. Inst.
- Tanai T. 1970. The Oligocene floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan, Jouarn. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4.
- Tanai T. and Suzuki N. 1960. Miocene maples from South-Western. I. Hokkaido, Japan. Jouarn. Fac. Sci. Hokk. Ser. IV. X, 3.
- Tanai T. and Onoe T. 1961. A mio-pliocene flora from the Ningyo-Toge area on the border berween Tottori and Okayama prefectures, Japan Geolog. Survey Japan. 187.
- Tralau H. 1962. Die spättertiären Fagus-Arten Europas. Botaniska Notizer. V. 115, Fasc. 2.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Глава I. История изучения флор Зап. Грузии со среднего плиоцена до современного периода	7
Глава II. Краткий ботанико-географический анализ верхнемиоценовых и нижнеплиоценовых флор и растительности Зап. Грузии	12
Глава III. К истории развития основных видов растений средне- и верхнеплиоценовых флор Зап. Грузии	47
Глава IV. Ботанико-географический анализ средне-верхнеплиоценовых и плейстоценовых флор и растительности Зап. Грузии.	115
Флора киммерийского века	115
Палеоклимат киммерийского века	131
Растительный покров киммерийского века	139
Флора куяльницкого века	144
Палеоклимат куяльницкого века	149
Растительный покров куяльницкого века	151
Флора гурийского века	153
Палеоклимат гурийского века	156
Растительный покров гурийского века	157
Флора чаудинского века	160
Палеоклимат чаудинского века	169
Растительный покров чаудинского века	170
Флора плейстоцена	173
Палеоклимат плейстоцена	178
Растительный покров плейстоцена	182
Глава V. Исторические связи современной флоры и растительности Зап. Грузии	188
Заключение	222
Литература	227

Напечатано по постановлению Редакционно-издательского
совета Академии наук Грузинской ССР

ИБ 990

Редактор издательства Г. А. Джакели
Техредактор Н. Б. Бокерия
Художник В. Хмаладзе
Корректор Л. К. Абжандадзе

Сдано в набор 16.IV.79; Подписано к печати 21.IX.79; Формат
бумаги 60×90¹/₁₆; Бумага № 1; Печатных л. 15; Уч.-издат. л. 12.2;

УЭ 01234;

Тираж 1000;

Заказ 1410;

Цена 1 руб. 50 коп.

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Типография АН Груз. ССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

Ратиани Ной Константинович

**ПЛИОЦЕНОВЫЕ И ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ ФЛОРЫ
ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ И ИХ СВЯЗИ С
СОВРЕМЕННОЙ ФЛОРОЙ**

(на русском языке)

გამომცემლობა „მაცნიერება“ 1979 წელს
გამოსცემს შემდეგ წიგნებს:

1. ბოტანიკა მიძღვნილი ნ. კეცხოველისადმი). ქართულ ენაზე, ფასი 1 მან. 75 კაპ.
2. საქართველოს ფლორა, ტ. V. ქართულ ენაზე, ფასი 3 მან. 50 კაპ.
3. დ უ რ მ ი შ ი ძ ე, ო. ხ ა ჩ ი ძ ე. ყურძნის ქიმიური შედგენილობა, ქართულ ენაზე, ფასი 2 მან. 80 კაპ.

3336