

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ALUSTATUD 1893. a.

VIINIK № 81 ВЫПУСК

ОСНОВАНЫ в 1893 г.

БОТААНИКА-АЛАСЕД ТÕÕД
ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ

II

К. ЭЙХВАЛЬД

ПОДРОД ЕЖЕВИК *CYLACTIS* RAFIN.

ИССЛЕДОВАНИЕ ФИЛОГЕНЕЗА ОДНОЙ БОРЕАЛЬНОЙ
РАСТИТЕЛЬНОЙ ГРУППЫ

(МОНОГРАФИЯ)



ТАРТУ 1959

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
VIHK 81 ВЫПУСК

БОТААНИКА-ALASED TÕÖD
ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ

II

К. ЭЙХВАЛЬД

ПОДРОД ЕЖЕВИК *CYLASTIS* RAFIN.

ИССЛЕДОВАНИЕ ФИЛОГЕНЕЗА ОДНОЙ БОРЕАЛЬНОЙ
РАСТИТЕЛЬНОЙ ГРУППЫ

(МОНОГРАФИЯ)

ТАРТУ 1959

Редакционная коллегия:

П. Аллес, О. Михайлов, А. Перк, Х. Трасс (отв. редактор), А. Вага
А. Правдин и Э. Ууспыльд (секретари)

ОТ РЕДАКТОРА

Уже свыше 35 лет работает на ботаническом поприще старший научный сотрудник кафедры систематики растений и геоботаники Карл Юханович Эйхвальд. Его перу принадлежит почти 100 научных работ из областей фитогеографии, систематики растений, флористики. Являясь крупнейшим знатоком флоры Эстонии, К. Ю. Эйхвальд написал множество трудов, освещающих разные вопросы становления, состава и практического использования флоры Эстонии и ее отдельных видов.

С 1932 г. К. Ю. Эйхвальд изучает поленики Эстонии. Из небольшого вначале исследования реликтового растения в Эстонии — поленики арктической, к настоящему времени выросла монография — «Подрод ежевик *Cylactis Rafin.* Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы.» В этой обширной работе К. Ю. Эйхвальдом проработан огромный оригинальный фактический и литературный материал, резюмированы взгляды автора в области исторической географии растений, адаптивной экологии, ареологии и флорогенетики. Эта монография была автором представлена и как диссертация. После успешной защиты 28-го января 1959 г. Ученый Совет ТГУ, учитывая большие научные достоинства монографии К. Ю. Эйхвальда, решил, что автор заслуживает присуждения ему учёной степени доктора биологических наук, что и было утверждено Высшей атестационной комиссией.

Предлагаемый труд доктора биологических наук К. Ю. Эйхвальда является несомненно ценным вкладом в литературу по географии растений Советского Союза.

Х. Х. Трасс

Заведующий кафедрой систематики растений
и геоботаники ТГУ

ОТ АВТОРА

Настоящее исследование создавалось в течение сравнительно долгого времени.

Первым толчком к его написанию послужила начатая автором в 1932 г. работа по выяснению, с одной стороны, реликтовых, с другой стороны, характерных для занесенного растения черт поленики арктической или северной, произрастающей в Эстонии.

Первоначальный круг проблем расширился, когда при дальнейшем исследовании поленики возникла необходимость сравнительного изучения других близких видов и, наконец, всего многовидового рода ежевик, включающего в себя целый ряд подродов.

После продолжительного перерыва в работе исследование было завершено в 1946—1949 гг. Оно подверглось обсуждению на кафедре систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета в марте 1950 г. и затем было представлено проректору по научной работе ТГУ

Ввиду указанного многолетнего перерыва в рукопись пришлось внести ряд дополнений и исправлений, учитывая данные новейшей литературы.¹ Наибольшие изменения были при этом произведены в части, посвященной жизненным формам, вследствие чего разделы IX и X работы являются по существу новыми.

Главнейшая трудность при написании этого монографического исследования заключалась в отсутствии некоторых, важных с точки зрения данной работы экзотических видов, не только в гербариях Эстонской ССР но и в ботаническом центре Советского Союза — Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, где автор имел возможность работать в декабре 1947 г. Но трудности этого рода являются обычными, и автор надеется, что ему удалось их преодолеть.

¹ До конца 1957 года; более поздние исследования не могли быть использованы.

Введение

Почти сто лет тому назад (1859) вышел в свет труд, принадлежащий перу малоизвестного тогда английского естествоиспытателя и ознаменовавший начало новой эпохи в истории учения о развитии органической жизни на земле. Этот естествоиспытатель был один из величайших биологов всех времен — Чарлз Роберт Д а р в и н, а упомянутый труд — «Происхождение видов путем естественного отбора».

Как известно, в классическом наследии Дарвина этот труд явился основополагающим в понимании различно толковавшейся до того времени эволюции органического мира. На духовном наследии Дарвина, дополняя и развивая его далее, основывается творчество великих биологов И. В. М и ч у р и н а, К. А. Т и м и р я з е в а и многих других передовых ученых Советского Союза и зарубежных стран.

Эволюционное учение Дарвина легло в основу мировоззрения всех прогрессивных исследователей современности; оно стало неисчерпаемым источником новых и все более расширяющихся проблем и направлений в изучении развития органического мира.

Автор надеется, что и его исследование, посвященное эволюции одного из родов покрытосеменных, явится скромным вкладом в великое дело дальнейшего развития учения Дарвина.

Установленный в 1735 г. Л и н н е е м род ежевика — *Rubus* — широко распространен во многих частях земного шара. Он отсутствует в Арктике и Антарктике, в аридных пустынях и полупустынях и не имеет сколько-нибудь значительного распространения или вовсе отсутствует в степях и прериях. Однако разного жизненного склада виды ежевик мы находим в горных поясах тропических стран, в субтропиках, а также в бореальных и субарктических странах.

Часть видов, относящихся к этому роду, имеет экономическое значение, в отношении же других можно надеяться, что они приобретут его в будущем. Многие виды ежевик и малин имеют съедобные плоды и поэтому культивируются — в Европе главным образом малины, в Северной Америке ежевики, плоды которых используются в производстве варений и консервов.

Культурные виды ежевик и малин в большой мере селективированы. Так создавалось много гибридогенных культурных сортов; хотя их число уже достаточно велико, оно могло бы еще возрасти путем использования новых, пригодных для культивирования видов. В более теплых странах встречается значительное количество видов ежевик, имеющих съедобные плоды, но виды эти пока еще мало известны. Многие из них в культуре и селекционной работе могли бы оказаться перспективными.

В дикорастущей флоре Старого Света встречается малина обыкновенная, имеющая небольшие, ароматные и богатые сахаром плоды; сорта малины занимают одно из важнейших мест среди садоводческих культур.

Из видов спонтанной флоры экономическое значение имеет также морошка приземистая.

Ежевики (в широком смысле, включая малины) представляют собой древний растительный род, вопросы генезиса которого недостаточно ясны ввиду малого количества палеоботанического материала из неогена, не говоря уже о палеогене. Однако различие жизненных форм ежевик указывает на то, что филогенетически наряду с молодыми типами в настоящее время представлены также древние типы, происхождение которых относится к далеким временам третичного периода.

В настоящей работе автор рассматривает проблемы происхождения и эволюции рода ежевика, решая эти проблемы на фоне и в рамках общего развития флор третичного и антропогенного (четвертичного) периода. Анализ имеющихся фактических данных делает возможным совершенно определенный синтез в отношении антропогенного периода, из которого имеются палеонтологические материалы, причем дошедшая до нас более молодая, производная флора ежевик имеет, по сравнению с древними типами, настолько отличные, специфические черты, что происходившие в роде ежевика морфогенетические процессы представляются в общих чертах выясненными.

Для понимания филогенеза жизненных форм ежевик мы исходим из древних типов этого рода, произрастающих и в настоящее время в близтропических областях юго-восточной Азии и островов Малайзии. Хотя они фактически и являются весьма древними, близтропические шиповато-полулазящие ежевики все же не представляют собой изначальных типов рода. И они являются уже секундарно-производными типами, восходящими к изначальным древовидным типам пантропической флоры палеогена, от которых в нашем распоряжении нет никакого палеоботанического материала.

Современные ежевики древнего типа стали образовываться на основе изначальных древовидных тропических типов в ту эпоху, когда происходила элиминация господствовавшей в эоцене пантропической флоры в связи с исчезновением тропического средиземного моря Тетис, так как с исчезновением Тетиса пантропиче-

ская флора лишилась своего главного фактора — тропического тепла этого моря. Таким образом, сохранившиеся до нашего времени древние типы ежевик возникли позднее, в миоцене, а в гористых областях даже в олигоцене.

Хотя в третичном периоде, особенно в его более поздней части — неогене, имели место большие орогенетические процессы, коренным образом изменившие прежнюю конфигурацию океанов и материков и сопровождавшиеся переломными изменениями в растительном покрове (исчезновение древних флор и их замена новыми), революционный перелом в смене флор происходил не столько в течение всего неогена, сколько в его последнем отрезке — плиоцене, когда уже началось доледниковое похолодание.

Крупнейшее переформирование флор было обусловлено ледниковым периодом — плейстоценом. Для всей органической жизни, включая и человека, этот период имел чрезвычайное значение. Совершенно очевидно, что прогрессирующий ледниковый щит должен был полностью уничтожить всю растительную и животную жизнь, оказавшуюся не в состоянии отступить перед надвигающимся льдом.

Однако результаты многих исследований убеждают нас в том, что в непосредственной близости ледникового щита, в перигляциальных областях, быстро стали возникать и развиваться новые формы органической жизни, приспособлявшиеся к происшедшим переломным изменениям. Процессы развития этих новых форм в геохронологическом времяисчислении протекали быстро, и поэтому они по справедливости называются бурными, в противоположность длительной эволюции стабилизовавшихся форм органической жизни более древних эпох.

Так же динамически совершалось развитие новой жизни в освобождавшихся ото льда областях, в интергляциалах и по окончании ледникового времени.

Таким образом, ледниковое время не только уничтожило всю растительную жизнь на огромных территориях, но и стимулировало возникновение новой растительной и животной жизни, обуславливая этим новые направления и пути эволюции органического мира.

Переломные процессы ледникового периода мы могли бы сравнить с революционными переворотами в жизни человеческого общества; однако с общебиологической точки зрения эти процессы были обширнее, так как они уничтожали и создавали заново все формы бореальной органической жизни, филогенетическим наследием которой является современный растительный и животный мир Голарктики. Более того: переломные изменения плейстоцена в некоторой степени стимулировали и обуславливали некоторую перестройку органической жизни и в тех областях, которые мы называем субтропическими.

Таким образом, современная бореальная флора содержит в себе черты, возникшие в переломных условиях плейстоцена

и характерные для всей бореальной флоры, а также частично и для субтропической флоры и растительности.

Связанные с плейстоценом процессы возобновления флоры протекали бурно, так как они были обусловлены законом ускорения эволюционного темпа. Мы знаем, как длительны были предыдущие геологические периоды, как медленно развивались тогда процессы возобновления органической жизни. Продолжительность мелового периода считают равной 60 миллионам лет, а продолжительность третичного периода — 59 миллионам лет; из этого продолжительность неогена — 27 миллионов лет, в том числе миоцен около 16 и плиоцен около 11 миллионов лет. Сопоставляя эти геохронологические периоды с антропогеновым (четвертичным) периодом, длительность которого считается равной лишь одному миллиону лет, мы видим, как быстро протекало возобновление органической жизни в позднейшее время. В течение этого одного миллиона лет была воссоздана вся органическая жизнь бореальных областей; в этот период возникла новая бореальная флора и фауна, возник человек.

В настоящей работе указывается, что древние, хотя и не начальные типы ежевик бореального склада произрастали и произрастают поныне в юго-восточной Азии или, точнее, в близтропическом Китае и на островах Малайзии. И не случайно на те же области указывают данные антропогенеза.

Палеонтологические находки антропоидов, предшественников гоминидов, были сделаны фактически в разных местах тропических и близтропических стран.

В свое время на острове Ява были найдены остатки более развитого антропоида плиоцена — питекантропа. Но с появлением гоминидов, обладавших высшей нервной деятельностью, началась новая эпоха антропогенеза, к которой восходят сделанные в Китае и Индо-Китае находки костей древнейшего гоминида — синантропа, т. е. того первобытного человека, который воплощает, по-видимому, монофилетическое происхождение человеческого рода и который уже имел примитивные охотничьи и другие принадлежности, а также пользовался огнем.

Таким образом, имеются веские доказательства в пользу того, что колыбель человечества находится на юго-востоке Азии. Но это общеизвестный факт, и в настоящей работе мы останавливаемся на нем лишь для того, чтобы указать на диалектические связи, глубоко и всесторонне охватывающие все филогенетические процессы органической жизни.

В работе доказывається, что очаг древних типов рода *Rubus* находится в юго-восточной Азии и Малайзии и что происходящие от них ежевики бореального склада значительно моложе древних типов; однако имеющие ту же жизненную форму ныне реликтовые группы ежевик возникли также в вертикально более высоких поясах горных областей южного Китая в глубокой древности, уже в начальных фазах антропогенового периода.

Жизнь отдельного индивида коротка. Однако неисчислимые генерации индивида создают в онтогенезе новые качества для того, чтобы жизнь могла продолжаться и совершенствоваться в филогенезе. Путем естественного отбора образовались замечательные формы органической жизни — человек, животные, растения. Так в условиях борьбы за существование дошли до нашего времени филогенетически молодые группы бореальных ежевик, исследованию которых и посвящена в основном настоящая работа.

Вопрос о влиянии жизненных условий плейстоцена на тогдашнюю, а следовательно и на современную флору, охватывает целый круг весьма сложных проблем. Исследование этих проблем повело к выходу из печати ряда более или менее обширных научных трудов как в Советском Союзе, так и за рубежом.

Настоящая работа, посвященная изучению рода ежевика, является дополнением к исследованиям, охватывающим проблемы истории и филогенеза флоры. По своему характеру она относится, в первую очередь, к области филогенетической географии растений; она связана естественным образом с другими близкими, а также и более отдаленными дисциплинами, каковы палеогеография и палеоклиматология, палеоботаника, систематика растений, экология и кариология. Особенно важное значение с точки зрения настоящей работы имеют проблемы генезиса флоры, связанные с плиоценом и плейстоценом.

Основным объектом исследования работы является входящий в состав рода ежевика подвид бореального склада *Cylactis* и его два вида: поленика арктическая, *Rubus arcticus* L., и поленика бесстебельная, *Rubus acaulis* Michx. Для выяснения филогенеза ежевик бореального склада эти виды имеют наиболее важное значение.

* * *

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

РОД *RUBUS* L.

I

РОД *RUBUS* L. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДРОДОВ

Род *Rubus*, ежевика, принадлежит к числу тех родов покрытосеменных растений, которым за последние три четверти века посвящена исключительно богатая литература. Возникли термины «ботография» и «рубология», под которыми понимается главным образом систематико-таксономическая, а также и прикладная литература о роде *Rubus*.

Из числа наиболее важных работ назовем, в первую очередь, ряд исследований систематического и отчасти монографического характера. Сюда относятся многочисленные труды Фокке (Focke, особенно 1871, 1881, 1910—1914 г.г.), затем работы Аррениуса (Arrhenius, 1840), Кунтце (Kuntze, 1879) и Судре (Sudre, 1908—1913).

В Советском Союзе новейшее систематическое исследование рода ежевик принадлежит перу видного советского систематика Юзепчука (1941).

В текущем столетии в Советском Союзе значительно возросло число исследований, посвященных экспериментальным, цитологическим и генетическим проблемам ежевик; равным образом стало появляться все большее количество селекционных работ прикладного характера. Из работающих в этом направлении советских ученых следует упомянуть Розанову (1938, 1940, 1941 и др.)

Наряду с важнейшими исследованиями систематического и специального характера в Старом и Новом Свете вышла в свет богатая, отчасти труднодоступная литература о роде ежевика, наиболее существенная часть которой приведена нами в перечне использованной литературы.

В числе изданных за первую четверть текущего века трудов о роде ежевика имеется обзорная работа Розановой (1927).

В списке использованной в этой работе литературы не названы вышедшие до 1916 г. труды агроботанического содержания; в этом, далеко не полном списке перечислены 439 ботанических, 213 прикладных ботанических и 50 фитопатологических исследований о роде ежевика.

В батографии пользуется в настоящее время общим признанием система, выработанная монографом рода *Rubus* Фокке, что вполне понятно, так как созданная им система является в общем удачной, вопреки резкой критике Кунтце (Kuntze, 1879). При построении своей системы рода ежевика Фокке обнаружил правильное понимание филогенеза видов; это сказывается, прежде всего, в примененном им методе филогенетических или родственных рядов (*series naturales*), который с некоторыми изменениями продолжает применяться в новейших работах, посвященных этому роду. Однако Фокке понимал вид в широком смысле, согласно концепции Линнея, вследствие чего в его системе (1914) число видов *Rubus* достигает лишь 432.

При более узком таксономическом разграничении, если учитывать в качестве видовых единиц и микровиды подрода *Eubatus*, общее число таксонов *Rubus* превышает 3000 (Keller и Gams, 1922—1923).

Ниже мы даем краткую характеристику подродов *Rubus* на основе системы Фокке, что необходимо для получения общего представления обо всем этом роде.

После выхода в свет фундаментальной работы Фокке (1910 — 1914) число описанных новых видов рода непрерывно возрастало, и некоторые пробелы, оставшиеся в системе Фокке, были заполнены другими исследователями. Часть подродов Фокке (*Dalibarda*, *Comaropsis*, *Dalibardastrum*, *Lampobatus*) филогенетически неоднородны. Используя, несмотря на это, классификацию подродов Фокке, мы должны подчеркнуть, что, хотя эта система и имеет в настоящее время в известной мере конвенциональное значение, она все же до сих пор остается лучшей филогенетической системой рода *Rubus*.

Виды, входящие в состав рода ежевика, распространены во всех странах света. Они встречаются в лесах и болотах бореальных, близотропических и субарктических зон, в горах от горного до ореального (субальпийского) пояса и в горах тропиков, начиная с пояса субтропического климата. Ежевики по своей природе гигрофиты и мезофиты, среди них встречаются как гелиофильные, так и более или менее теневыносливые виды; среди ежевик совершенно нет ксерофитов. Таким образом, в аридных областях земного шара имеются места, где ежевики отсутствуют, сюда относятся большие пространства Сахары, а также пустыни и полупустыни Средней Азии. Представители этого рода совершенно отсутствуют и в Средней Арктике; к северу от полярного круга встречаются лишь отдельные виды. Наоборот, видовой состав рода очень велик в центральном и южном Китае, в Малезии,

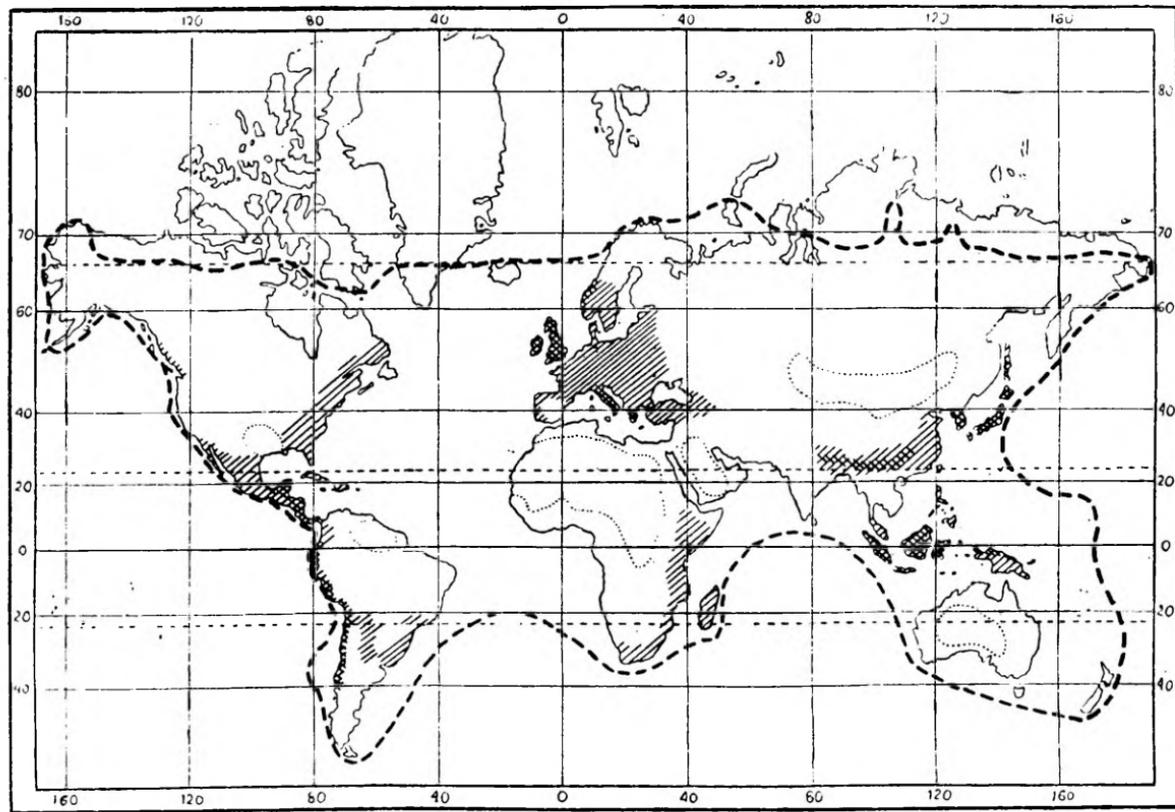


Рис. 1. Распространение рода *Rubus*. Мелким пунктиром обведены в основном аридные области, где представители рода отсутствуют. В областях со штриховкой в клетку ежевики встречаются очень часто, в областях с косой штриховкой — часто.

в Западной Европе и в Центральной Америке (см. ареал, рис. 1).

В общих чертах большинство подродов *Rubus* L. по строению плодов принадлежит к типу ежевик; их цветоложе мясистое, срослось с сборной многокостянкой и отпадает вместе с ней.

Подроды *Malachobatus*, *Anoplobatus* и *Idaeobatus* относятся, наоборот, по строению плодов главным образом к типу малины; их цветоложе сухое и окружающая его многокостянка при созревании отпадает. Однако такой характер плодов не всегда бывает ясно выражен: наблюдается целый ряд различий и переходных форм в строении цветоложа и степени его сочности. Костянки видов подрода *Lampobatus* не образуют, напр., сборного плода и отпадают, каждая в отдельности, как это мы видим и у нашей костяники каменистой. Таким образом, плоды рода *Rubus* имеют в систематике лишь относительное значение, и ими нельзя пользоваться в качестве определенного таксономического признака.

Ближайшее систематическое рассмотрение всего рода *Rubus* не входит в задачи настоящей работы. Однако для ориентировки и получения общего обзора мы приводим ниже таблицу определения подродов и их краткую характеристику с указанием наиболее характерных видов и областей их распространения.

ТАБЛИЦА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДРОДОВ ЕЖЕВИК

(по Фокке, 1910, дополненная)

- | | |
|--|-----------------------|
| 1. Цветы или соцветия развиваются на деревянистых стеблях | 2 |
| — Цветы развиваются на травянистых стеблях, корневая шейка и корневые части которых более или менее деревянистые | 11 |
| 2. Полукустарники. Стебли простертые | 3 |
| — Кустарники с восходящими и прицепляющимися или свисающими стеблями | 5 |
| 3. Голые полукустарники. Цветы развиваются из простертых надземных стеблей | |
| | 10. <i>Dalibarda</i> |
| — Шиповатые полукустарники | 4 |
| 4. Прилистники свободные | |
| | 9. <i>Chamaebatus</i> |
| — Прилистники срослись с листовым черешком | |
| | 8. <i>Comaropsis</i> |
| 5. Прилистники широкие, свободные или до половины срослись с листовым черешком | 6 |
| — Прилистники линейные или нитевидные, сросшиеся с листовым черешком | 8 |

6. Прилистники неотпадающие 7
 — Прилистники отпадающие. Шиповато-полулазящие или с простертыми стеблями
 1. *Malachobatus*
7. Без гибких щетинистых волосков. С железистыми волосками или без таких волосков
 2. *Orobatus*
- С многочисленными гибкими щетинистыми волосками
 3. *Dalibardastrum*
8. Гладкие, прямостоячие растения. Листья дланелопастные
 4. *Anoplobatus*
- Шиповатые растения 9
 9. Сборная сочная многокостянка обычно отпадает от сухого, внутри полого цветоложа. Прямостоячие или восходящие кустарниковые растения (исключение: травянистое *Rubus lutescens*)
 5. *Idaeobatus*
- Костянки отпадают одиночно или в виде сборной сочной многокостяники вместе с сочным цветоложем 10
 10. Соцветия с прутьевидными цветоножками. Вечнозеленые шиповато-полулазящие растения
 6. *Lampobatus*
- Соцветия иного рода, метельчатые или кистевидные
 7. *Eubatus*
11. Цветы обоеполые
 11. *Cylactis*
- Цветы однополые (на мужских и женских индивидах)
 12. *Chamaemorus*

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДРОДОВ

I-ый подрод *Malachobatus* (Фокке, 1874).

Один из крупнейших подродов рода *Rubus* L.; распадается на 7 секций (филогенетических рядов). По строению плодов подрод относится к типу малин, так как его сборная многокостянка при созревании отпадает, отделяясь от цветоложа. По Фокке этот подрод включал в себя всего 112 видов, из которых большая часть распространена в тропической и субтропической Азии,

в части Тихого океана до Зондских островов и на Мадагаскаре. Число видов в центральном Китае и в Гималаях также велико; один из них, *R. Hillii* F Muell., входит в состав бедной видами ежевик флоры Австралии, где он встречается в субтропических областях. Ареал ни одного из видов подрода *Malachobatus* не захватывает ни Европы, ни Америки. Достаточно большой по составу, если учитывать число известных до сих пор видов, подрод *Malachobatus* имеет сравнительно гомогенное распространение (см. ареал, рис. 2).

Характерно, что многие вечнозеленые виды подрода распространены в субтропических странах и в поясе субтропического климата гор экваториальных стран.

Виды подрода *Malachobatus* в большинстве снабжены шипами; некоторые из них имеют лежачие стебли, большинство — деревянистые, шиповато-полулазящие растения. У ежевик шипы нередко переходят в черешка листа на жилки его нижней стороны; у одного представителя подрода *Malachobatus*, у вида горных областей Японии, *R. Sieboldii* Blume, даже на жилках верхней стороны листа имеются цепляющиеся шипики.

Число видов с полуодеревенелыми, двухлетними турионами в этом подроде, по-видимому, невелико; к сожалению, этот характерный признак не всегда указывается в диагнозах. К подроду относится также единственная древовидная ежевика — имеющая весьма ограниченное распространение в центральном Китае *R. arbor* Lévl. et Van. Из более высоких, шиповато-полулазящих ежевик назовем распространенные в центральном Китае виды *R. Swinhoei* Hance и *R. Henryi* Hemsl. et Kuntze; высота последнего достигает около 6 м, и она имеет глубоко разрезные, дланевидные листья.

Наряду с немногочисленными, имеющими сложные листья видами, каков обладающий также дланевидными листьями *Rubus lineatus* Reinw. (на острове Ява, в поясе 1800 — 3070 м), у подавляющего большинства видов, по сравнению с бореальными ежевиками, листья необычной формы. Так, у *R. sundaicus* Blume, растущего в горных лесах Зондских и Молукских островов и имеющего стебли длиной до 10 м, листья поразительно напоминают таковые березы.

Часто листья более или менее лопастные; таковы они обычно у представителей самой крупной, полиморфной секции *Moluccani* подрода *Malachobatus*. Листья видов этой группы сходны иногда с листьями мальвовых (*Malvaceae*), как это мы видим у горных видов острова Явы, *R. alceifolius* Poig. и *R. malvaceus* Focke, или у произрастающего в Японии *R. Buergeri* Miq. и других. Овальные листья с сердцевидным основанием имеет один из немногочисленных травянистых представителей группы *Moluccani*, распространенный в центральном Китае (Наньшань, Фенгцаопинг) *R. amphidasys* Focke, лишенное шипов, но покрытое красными щетинистыми и шерстистыми волосками растение.

Филогенетический ряд *Moluccani* в таксономическом отношении является весьма сложной субтропической полиморфной группой ежевик. Говоря о яванской флоре, Кордерс (Koorders, 1912) отмечает, что разграничение видов тамошней полиморфной группы *Moluccani* было до сих пор возможным лишь частично.

Отметим, что в подроде *Malachobatus* число травянистых видов бореального склада весьма ограничено. Однако часть их приспособилась к умеренному климату монтанных областей (горные леса Гималаев, Юньнана, Зондских островов), сохранив при этом обычную для тропического подрода жизненную форму нанофанерофита.

Подрод *Malachobatus* по Фокке (1910) в систематическом отношении близок к подродам *Chamaebatus* и *Orobatus*.

2-ой подрод *Orobatus* (Фокке, 1888)

До настоящего времени известны 17 видов, из которых только один, *R. Copelandii* Merrill, встречается на Филиппинах на высоте 2000 м; все другие являются видами Анд тропической Южной Америки, где они произрастают от горного до альпийского пояса (1200 — 4000 м). Это — частично одеревенелые растения с ползучими шиповатыми стеблями, частично же снабженные шипами кусты высотой до 3 м с цельными, по большей части продолговатыми или же с тройчатыми листьями; в некоторых случаях листья кожистые (*R. loxensis* Benth. в Эквадоре и Колумбии и др.) Цветы розовые или красные. Плоды обычно крупные, сравнительно безвкусные, иногда сухие (у *R. compactus* Benth. в Андах Эквадора на высоте около 3000 м). Об одном виде (встречающийся в Андах Эквадора, Перу и Боливии на высоте 1300 — 3000 м *R. roseus* Poir.) известно (Фокке, 1910), что его плоды осыпаются, отделяясь от цветоложа, и являются таким образом плодами типа малины. К сожалению, данные о плодах других видов той же группы недостаточны, вследствие чего невозможно установить, однороден ли подрод *Orobatus* в отношении строения его плодов. Известно, что некоторые виды имеют волосистые плоды (тот же *R. compactus*; произрастающий в Андах Эквадора и Перу на высоте 1500 — 2700 м *R. andicola* Focke; встречающийся в Андах от Эквадора до Боливии, на высоте около 3000 м *R. nubigenus* H. B. et Kth. и др.).

Подрод *Orobatus* является группой горных видов, имеющей в вегетативных частях много общих черт приспособляемости. Различия зависят, в первую очередь, от условий того вертикального пояса, в котором встречается данный вид. Всего выше, достигая альпийского пояса, произрастает в Андах *R. acanthophyllos* Focke, растение высотой 0,5 м, с лежачими стеблями, встречающееся на высоте 3300 — 4000 м. У этого вида шипы имеются и на жилках листа (см. ареал, рис. 2).

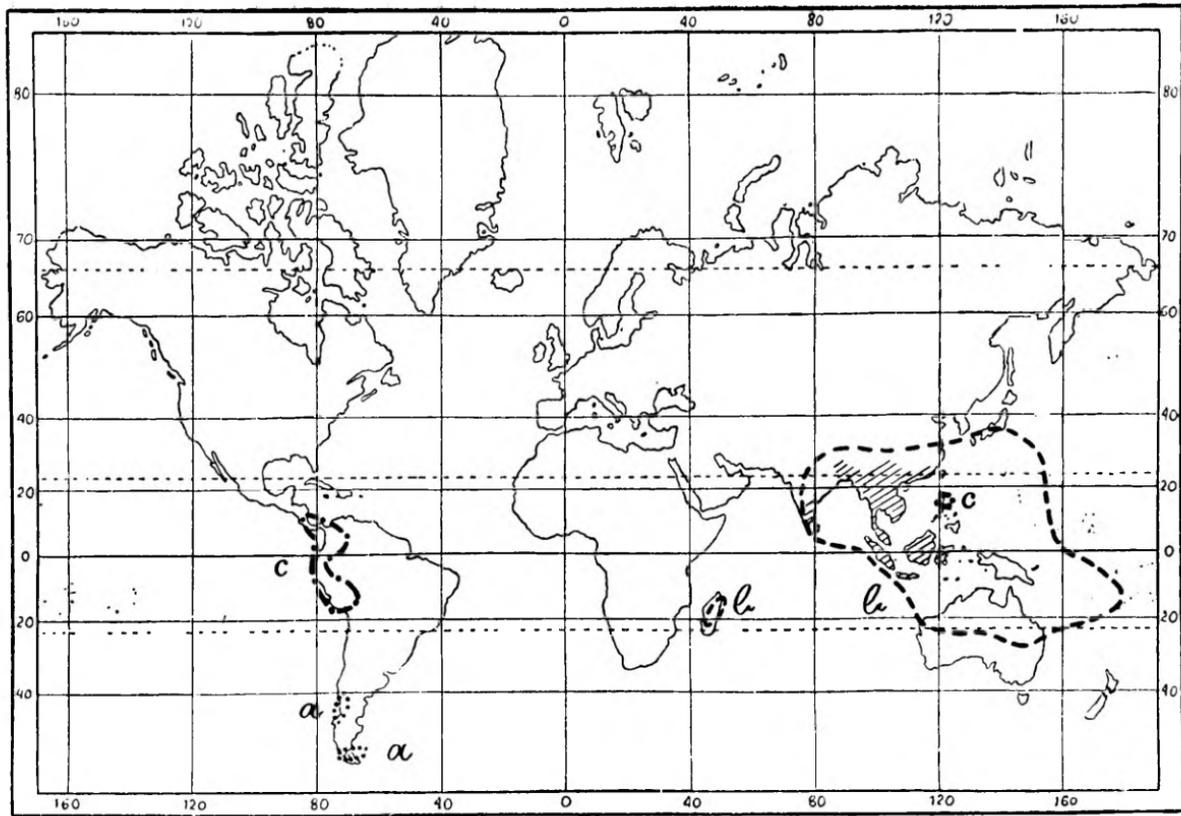


Рис. 2. Распространение подродов рода *Rubus*: *a* — подрод *Comaropsis*; *b* — подрод *Malachobatus*; в заштрихованных областях представители подрода обычны; *c* — подрод *Orobatus*.

3-ий подрод *Dalibardastrum* (Фокке, 1910)

По Фокке сюда относятся четыре вида кустовидных растений с лежачими стеблями, распространенные в горном и субальпийском поясах гор. Листья цельные или тройчатые; имеются шипы, отчасти их заменяют щетинистые волоски. Фокке (1910) подчеркивает, что относящиеся сюда виды [*R. nutans* Wallich, *R. Hookeri* Focke и *R. Treutleri* Hook. из Гималаев, а также *R. tricolor* Focke из Сычуаня (в Китае)] обладают признаками, которые в систематическом отношении ставят их в промежуточное положение между подродами *Chamaebatus*, *Orobatus* и *Malachobatus*. При систематической неясности общей чертой этих видов является их приспособленность к жизненным условиям горных областей на высоте 1200—3000 м. В системе жизненных форм Раункиэра они относятся к нанофанерофитам (см. ареал, рис. 3).

4-ый подрод *Anoplobatus* (Фокке, 1874)

Небольшой, состоящий из 6 видов, подрод, который Фокке (1911) считает близким к группе *Corchorifolii* подрода *Idaeobatus*. Совершенно гладкие, прямостоячие, кустовидные растения с широкими лопастными листьями, по жизненной форме нанофанерофиты Раункиэра. Двухлетние побеги (турионы) имеются, по-видимому, только у одного вида (*Rubus nutkanus*). Цветы большие, красные или белые, цветоложе сухое и плод типа малины. Два вида, *R. ribesioideus* Matsum. и *R. trifidus* Thunbg., относятся к флоре Японии, четыре распространены в прилегающих к Тихому океану частях Северной и Центральной Америки, и один, *R. nutkanus* Moç. var. *parviflorus* Nutt., произрастает в области Верхнего озера и Скалистых гор. В состав подрода входят: *R. odoratus* L., известный в качестве декоративного растения, дающий весьма вкусные плоды *R. deliciosus* Torr. и *R. trilobus* Moç. et Sesse. Ареал последнего простирается дальше всего на юг, в Гватемалу, где этот вид встречается в горных поясах, на высоте 2000—2800 м.

Поскольку виды подрода цветут крупными и отчасти яркими цветами, их культивируют в качестве декоративных растений, и они известны под названием декоративных малин (*R. nutkanus* и *R. odoratus*, причём последний вид выделен Ридбергом в новый род *Rubacer* под названием *Rubacer odoratum* (L.) Rydb.) (см. ареал, рис. 3).

5-ый подрод *Idaeobatus* (Фокке, 1874)

Следующий за *Malachobatus*, второй крупный подрод, в состав которого по Фокке (1913) входят 108 видов. Они делятся на 10 филогенетических рядов, из которых только три — *Peltati*, *Cor-*

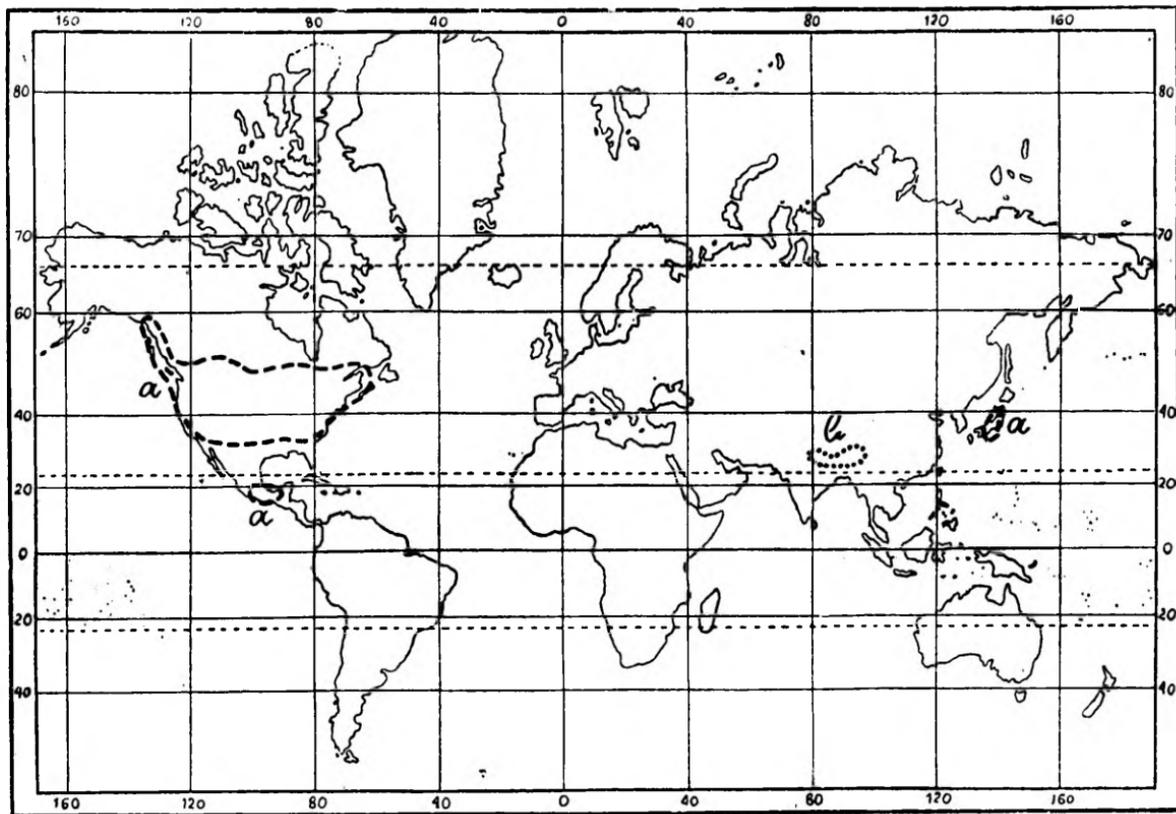


Рис. 3. Распространение подродов рода *Rubus*: *a* — подрод *Anoplobatus*; *b* — подрод *Dalibardastrum*.

chorifolii и частично *Leucanthi* — имеют простые листья, тогда как у других тройчатые и пятерные.

Группа *Leucanthi* мало известна; до сих пор описаны лишь 5 видов, имеющих кожистые и, очевидно, вечнозеленые листья.

В подроде *Idaeobatus* имеется только один вполне травянистый вид; это распространенный в высокогорных областях Юньнана и южного Сычуаня, субальпийский и альпийский *R. lutescens* Franch., маленькое растение с перистыми листьями, однолетними стеблями и желтоватыми цветами, имеющими около 3 см в диаметре; данные о плодах отсутствуют.

Другие виды *Idaeobatus* в большинстве полуодревенелые, а также одревенелые растения с прямостоячими, лежащими или шиповато-полулазящими стеблями — турионами. Все более или менее шиповаты, у многих также шетинистые или стебельчатые железистые волоски. Цветы варьируют; сборный плод состоит из многих мясистых костянок, расположенных вокруг сухого, внутри полого цветоложа. Виды этого подрода имеют наиболее характерные плоды малины во всем роде *Rubus*. Плоды некоторых видов являются не мясистыми, а сухими.

Значительная часть видов встречается в субтропическом и умеренном климате Восточной Азии, нередко в горных областях (Гималаи, Китай, Япония). Меньшая часть видов распространена в горных областях Азиатского материка и островов, один вид (*R. Ferdinandii* Focke) в Британской Новой Гвинее, некоторые в Австралии (как, например, *R. rosaeifolius* Sm.). Немногие виды встречаются в тропических горных областях Южной Африки; родина отдельных видов — часть Северной Америки, обращенная к Тихому океану, с распространением до Центральной Америки (*R. glaucus* Benth.). Ареал одного из бореальных коллективных видов, *R. idaeus*, захватывает и Европу (см. раздел III).

Таким образом, *Idaeobatus* является широко распространенным подродем, представители которого встречаются во всех частях света.

Из характерных видов заслуживают внимания: *R. occidentalis* L., черноплодная малина восточной части Северной Америки; этот вид культивируется и был использован в сортоводстве для скрещивания; *R. phoenicolasius* Maxim. в Японии, весьма шиповатая ежевика со съедобными плодами; *R. illecebrosus* Focke, также в Японии; вышеназванный *R. glaucus* Benth. в Центральной Америке, культивируемый на своей родине.

Один из видов Центрального Китая (провинция Хубэй). *R. lasiostylus* Focke, был найден в отложениях Волжско-Камского плиоцена (Криштофович, 1941). *R. idaeus*, в свою очередь, был обнаружен в разных местах на территории Советского Союза в интергляциальных отложениях рисс-вюрм и миндель-рисс (см. ареал, рис. 4).

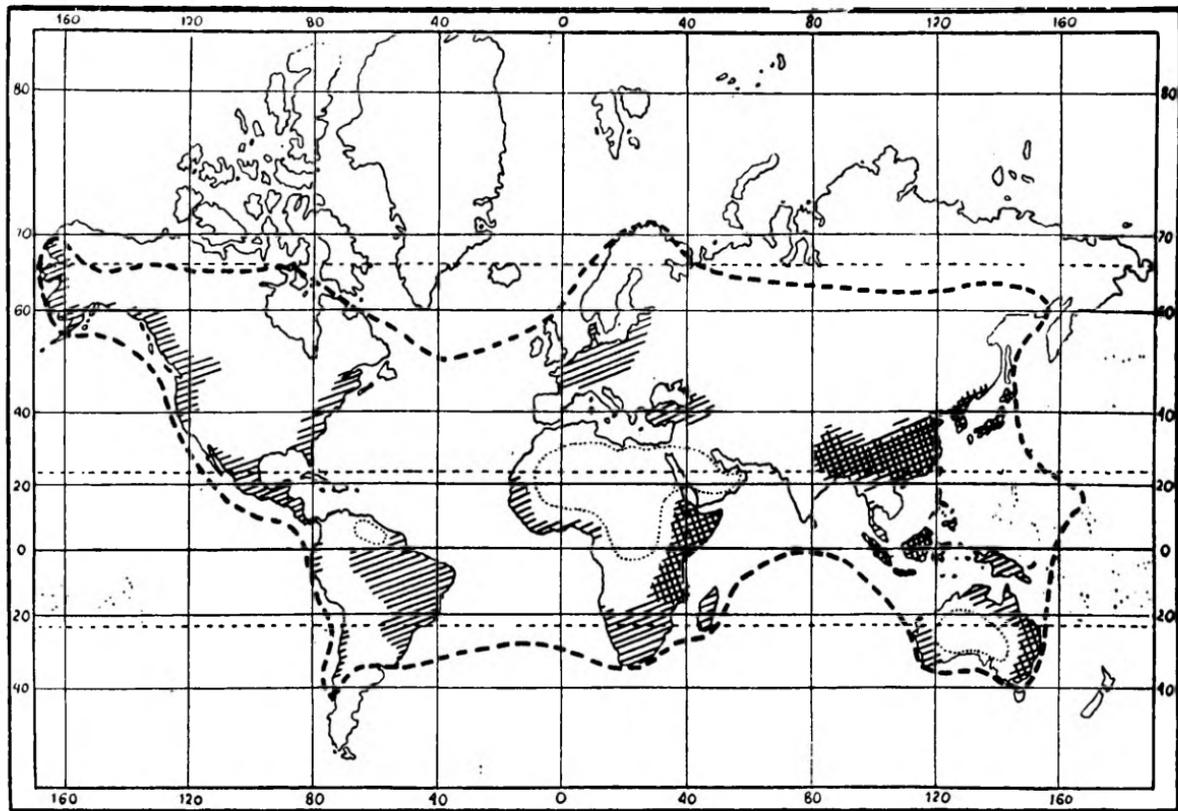


Рис. 4. Распространение подродов рода *Rubus*: подрод *Idacobatus*. В областях со штиховкой в клетку представители подрода встречаются очень часто, в областях с косой штриховкой — часто. Мелким пунктиром обведены в основном аридные пустыни и полупустыни, где представители подрода отсутствуют.

6-ой подрод *Lampobatus* (Фокке, 1888)

Вечнозеленые растения, весьма шиповатые, в большинстве высокие, шиповато-полулазящие, с кожистыми тройчатыми и пятерными листьями, верхушечный листочек которых имеет более длинный черешочек. Все виды деревянистые; созревшие костянки опадают, каждая в отдельности, от цветоноса. В системе жизненных форм Раункиера они относятся к числу микрофанерофитов.

Lampobatus имеет ближайшие родственные связи с подродом *Eubatus*, но в таксономическом отношении не является однородной группой. Фокке (1911) считает относящиеся сюда виды образовавшимися в плиоцене или миоцене типами ежевик; можно предполагать, что их отщепление от подрода *Eubatus* произошло в олигоцене или миоцене (см. схему, рис. 26).

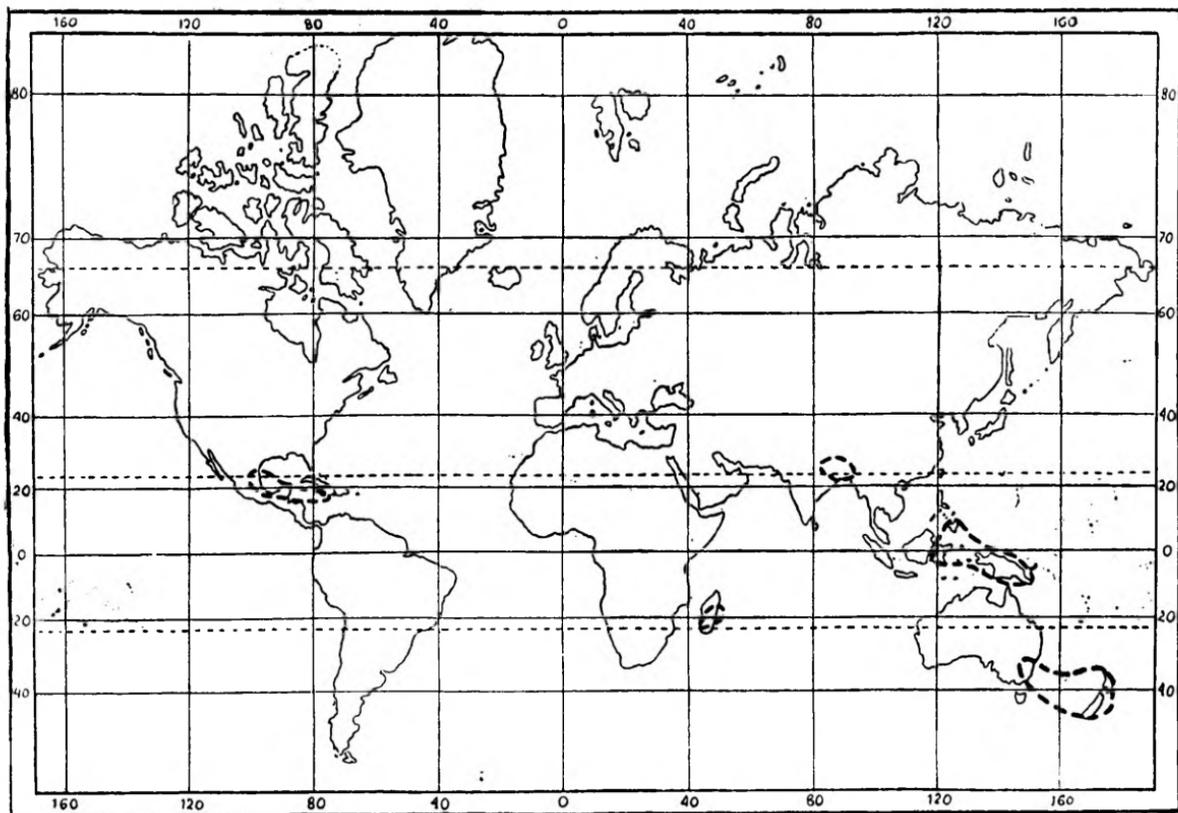
Наряду с систематической неоднородностью, виды характеризуются большим различием ареалов. По своему характеру *Lampobatus* — тропический подрод, виды которого обычно встречаются на высоте более 1000 м, т. е. не в тропической, а в субтропической среде.

Распространение 11 видов подрода следующее: *Rubus lucens* Focke — Гималаи, остров Целебес; *R. scandens* Liebm., *R. jagifolius* Cham. и *R. Schiedeanus* Steud. — Мексика; *R. alpinus* Macf. — Ямайка; *R. myrianthus* Baker — Мадагаскар; *R. parvus* J. Buchan. и *R. australis* Forst. — Новая Зеландия; *R. Moorei* F. Muell. — Австралия (Новый Южный Уэльс); *R. declinis* F. Muell. — Британская Новая Гвинея; *R. Clementis* Merrill — Филиппины (см. ареал, рис. 5)

7-ой подрод *Eubatus* (Фокке, 1874)

Eubatus является третьим крупным подродом, в состав которого по Фокке (1913) входят 130 видов, а также множество меньших таксономических единиц. Поскольку, однако, подрод *Eubatus*, точнее, распространенная в Европе часть его ряда *Moriiferi*, является исключительно полиморфным, число его описанных до настоящего времени меньших, чем вид, таксономических единиц (большая часть которых микровиды) значительно превышает две тысячи. В таксономическом отношении это весьма сложная группа рода *Rubus*, изучением которой занимались многие ботаники.

Виды подрода *Eubatus*, в большинстве с двухлетними, т. е. полуодеревенелыми стеблями, ползучие (в последнем случае на узлах стеблей образуются корни) или шиповато-полулазящие растения, т. е. почти всегда снабженные шипами. Листья тройчатые или пятерные (иногда и семерные); верхушечный листочек с длинным черешком. Мясистая сборная многокостянка при созревании отпадает вместе с таким же мясистым цветоносом;



5. Распространение подродов рода *Rubus*: подрод *Lampobatus*.

обычно черные или чернокрасные многокостянки являются наиболее характерными плодами типа ежевики во всем роде *Rubus*.

Представители этого подрода имеют сравнительно широкое распространение. Помимо Европы и западной Азии они встречаются и в северной Африке, в западной Индии, в Северной и Южной Америке. Некоторые виды Северной Америки также имеют тенденцию к полиморфности (см. ареал, рис. 6).

В Советской Эстонии встречаются два представителя этого подрода. Это ежевика сизая, *R. caesius* L., и ежевика неская, *R. nessensis* W. Hall.

8-ой подрод *Comaropsis* (Фокке, 1910)

Здесь относятся лишь два вида небольших растений с полуодревенелыми лежащими стеблями, на узлах которых образуются корни. Листья напоминают таковые подрода *Dalibarda*. Оба вида снабжены шипами. В вопросе о плодах имеется некоторая неясность. Фокке (1910) указывает, что виды этого подрода своими прилистниками и плодами напоминают подрод *Idaeobatus*, т. е. малины; ближайшее описание плода и цветоложа отсутствует, но известно, что плоды съедобны. Оба вида, *R. radicans* Cavan. (южная часть Чили) и *R. geoides* Sm. (южная Патагония, Фолклендские острова) в систематическом отношении сильно отличаются от южно-американской флоры рода *Rubus*. На то, что мы имеем здесь дело с реликтовыми эндемиками, указывают и ограниченные ареалы обоих видов. По своей жизненной форме они принадлежат к гемикриптофитам системы Раункиэра (см. ареал, рис. 2).

9-ый подрод *Chamaebatus* (Фокке, 1888)

Эта состоящая из 5 видов группа гемикриптофитов системы жизненных форм Раункиэра имеет ряд общих черт с подродом *Dalibarda*. Листья этих видов иногда поразительно сходны с листьями фиалок (например, у вида горных лесов Японии и Филиппин, *R. pectinellus* Maxim.). В большинстве травянистые растения с ползучими, образующими на узлах корни стеблями, с шиповатыми чашечками (тот же *R. pectinellus*; встречающийся в горных лесах Гималаев вид *R. calycinus* Wallich; произрастающий в горных областях западной части Северной Америки *R. nivalis* Dougl.). У одного вида полуодревенелый ползучий стебель (встречающийся в горных лесах Мексики *R. pumilus* Focke, с почковидными листьями, напоминающими листья будры плющевидной, *Glechoma hederacea*). Все виды снабжены шипами больших или меньших размеров. Один из видов (*R. pectinarius* Focke) — эндемик Центрального Китая (провинция Сычуань). Как мы видим, ареалы видов подрода весьма обособлены друг от друга, что указывает на элиминацию промежуточных филогенетических звеньев и на широкую распространенность подрода в более ранние геологические периоды.

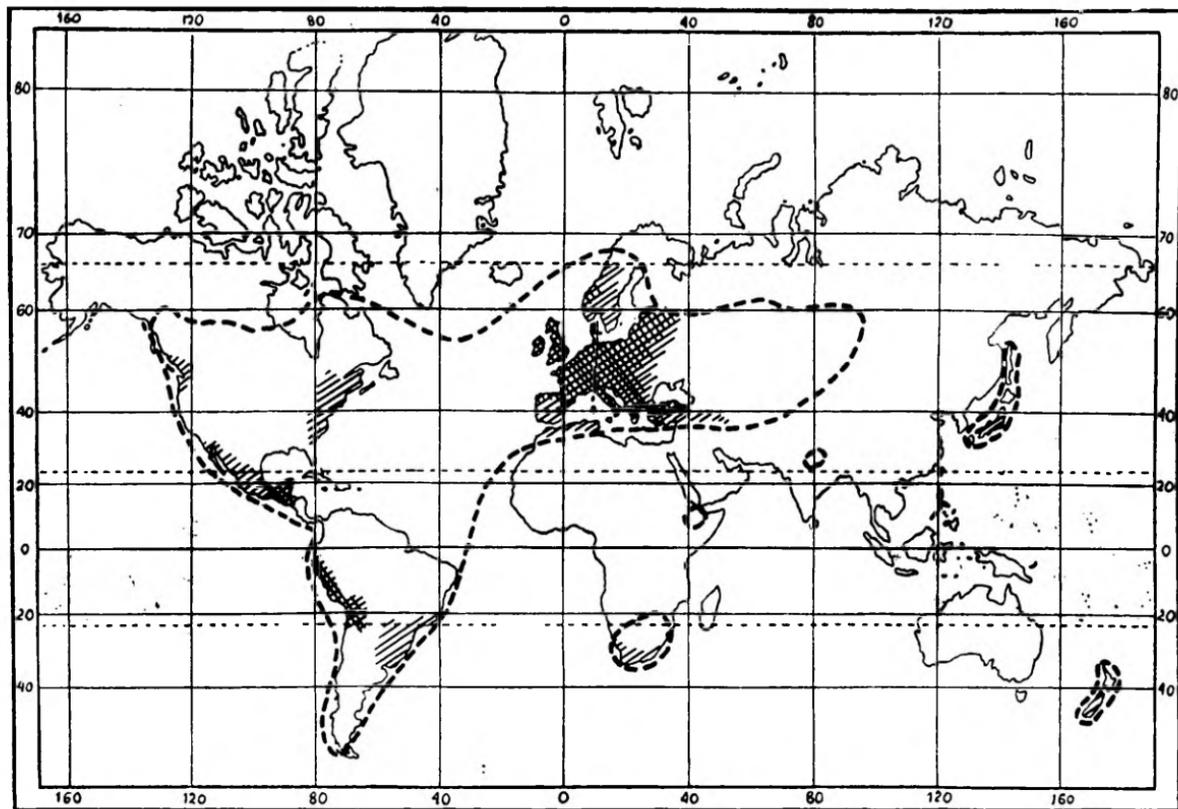


Рис. 6. Распространение подродов рода *Rubus*: подрод *Eubatus*. В областях со штриховкой в клетку представители подрода встречаются очень часто, в областях с косой штриховкой — часто.

10-ый подрод *Dalibarda* (Фокке, 1874)

Известны 5 видов небольших, совершенно гладких, травянистых растений умеренных поясов, гемикриптофитов системы жизненных форм Раункиэра, из которых три вида встречаются в Северной Америке, один (*R. Fockeanus* S. Kurz) в Центральном Китае и в восточной части Гималаев на высоте 3000 — 4000 м; один карликовый вид, *Rubus Gunnianus* Hook., имеет весьма обособленный ареал в Тасмании. Фокке (1881) предполагает, что *R. Gunnianus* вместе с принадлежащим к подроду *Comaropsis* видом *R. geoides* Sm. (южная оконечность материка Южной Америки) могли бы быть последними сохранившимися звеньями рода *Rubus* из древней антарктической флоры.

11-ый подрод *Cylactis* (Рафинеск, 1819)

В большинстве случаев это травянистые, низкорослые растения с однолетними прямостоячими или лежащими стеблями и ползучими корнями или корневищами; у части травянистых видов отсутствуют шипы или имеются лишь шипики (иногда щетинистые). Гемикриптофиты системы жизненных форм Раункиэра; один из видов, *R. simplex* Focke, снабженный шипами камефит. Листья лопастные до семерых. Этот подрод включает в себя 16 видов, из которых часть травянистых видов имеет обширные бореальные ареалы, большая же часть является эндемиками с более или менее ограниченными ареалами в центральном и юго-западном Китае, в Гималаях, Японии, в северо-западной части Северной Америки.

Во флоре Эстонии встречаются два представителя этого подрода: **костянка каменная** (*R. saxatilis* L.) и **поленика арктическая** (*R. arcticus* L.). Этот подрод является объектом изучения в настоящей работе; его подробное описание дано в разделе XI (см. ареал, рис. 7).

12-ый подрод *Chamaetorus* (Фокке, 1874)

Монотипный подрод, единственный вид которого, морошка приземистая, *R. chamaetorus* L., весьма обычная и в верховых болотах Эстонии; это травянистое растение с однолетними стеблями, двудомное, однополое, без шипов, с лопастными листьями и ползучим корневищем. В системе рода *Rubus* этот вид занимает изолированное место; он имеет циркумполярный, точнее — бореальный и субарктический ареал, простирающийся на юге (хотя и с изолированными местонахождениями) до 54° сев. шир. В северо-восточной части США его ареал доходит на юге до 45° сев. шир. (в горных поясах). В системе жизненных форм Раункиэра этот вид относится к числу гемикриптофитов (см. раздел VII)

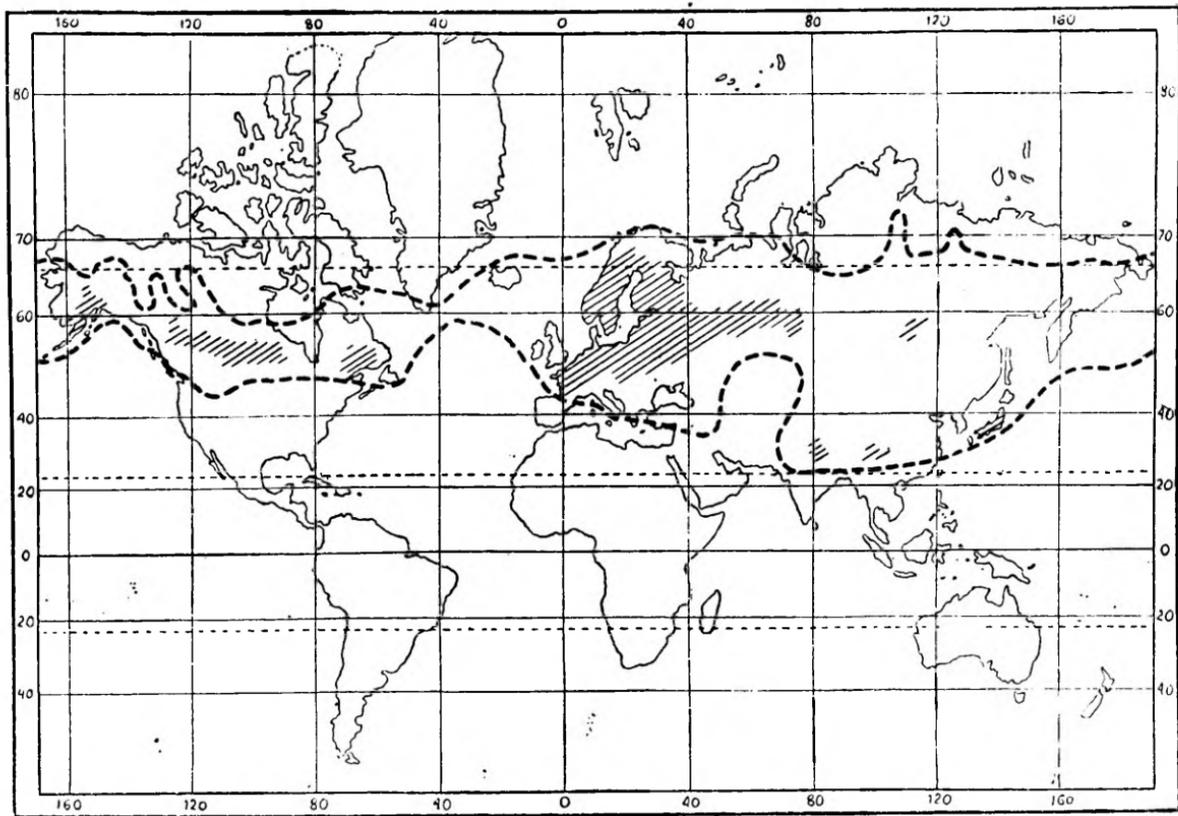


Рис. 7. Распространение подродов рода *Rubus*: подрод *Cylactis*. В заштрихованных областях представители подрода встречаются часто.

Данная нами краткая общая характеристика подродов позволяет в известной мере проанализировать ход и различные пути исторического развития рода *Rubus*. Одной из исходных проблем этого эволюционного развития является вопрос об изначальном типе рода *Rubus*, о его изначальной жизненной форме.

II

МОРФОГЕНЕЗ ДРЕВНИХ ТИПОВ ЕЖЕВИК

На основе данной в предыдущем разделе характеристике подродов диагноз рода ежевик является следующим:

Genus *Rubus* (Tourn. 1700) L. Syst. nat. ed. I (1735).

Растения вечнозеленые или листопадные, по большей части снабжены шипами, одеревенелые кустообразные или шиповато-полулазящие, часто в полуодревенелыми двухлетними побегами (турионами); меньшая часть видов — травянистые растения, с одеревенелой или полуодревенелой корневой частью и прямостоячими или лежачими стеблями. Листья простые или сложные. Прилистники свободные или сросшиеся с нижней частью листового черешка. Кроме искривленных крючковидных шипов встречаются щетинистые или железистые волоски, шипики (особенно на черешке, а также на жилках нижней стороны листа) и обычные волоски.

Цветы одиночные, немногочисленные или расположенные в виде гроздевидных или метельчатых соцветий, почти всегда обоеполые, редко однополые — и растение в этом случае однодомное. Гипантий часто чашевидный, иногда колокольчатый, с внешней стороны часто игольчато-шиповатый; к его краю прикреплены обычно пять (реже 6—8) чашелистиков; с ними чередуются обычно пять лепестков, часто крупных, по большей части белого, а также красного, редко желтого цвета. Тычинок много, они прикреплены к краевой части чашечки; плодолистиков в большинстве случаев также много. Плоды обычно сочные; это черные, красные или желтые сборные многокостянки, образуемые по большей части сросшимися в основании отдельными костянками; встречаются также виды, имеющие сухие плоды. Отдельные плоды представляют собой односеменные костянки, косточки которых содержат мало питательной ткани. Сборные плоды прикреплены к сухому, более или менее выпуклому цветоложу, от которого при созревании опадают (плоды типа малины), или же они срослись с мясистым цветоложем, вместе с которым и осыпаются (плоды типа ежевики).

В особенности у травянистых видов встречаются иногда стелющиеся по земле и образующие в узлах корни стерильные побеги, часто также подземные ползучие части — корни и корневища, с помощью которых эти виды размножаются вегетативно. Другой

способ вегетативного размножения свойствен обычно одревенелым видам, верхушки стеблей которых, пригибаясь к земле, пускают корни.

Из биологии цветения видов ежевик и малин известно, что они, как и почти все виды семейства розоцветных, являются энтомофильными растениями, т. е. их опыление происходит с помощью насекомых. На это указывают и в некоторых случаях весьма крупные и яркие (красные) цветы данных видов. Взаимное биологическое приспособление растений и насекомых — обычное явление, свойственное, согласно исследованиям Дарвина, и орхидейным с их высоко развитым и весьма сложным строением цветка. Работы Кирхнера (Kirchner, 1911), Кернера (Kerner, 1898), Кнолля (Knoll, 1921—1926), Кнута (Knuth, 1898—1905) и многих других показали, какое огромное значение имеет энтомофильность цветковых растений. Если предположить, что изначальные типы цветковых растений, в том числе и рода *Rubus*, сформировались уже к концу мелового периода, то это должно было происходить параллельно с эволюционным формированием опыляющих насекомых.

Сборные плоды многих видов ежевик съедобны, а это указывает на то, что в распространении диаспор важную роль играют животные, в первую очередь, птицы.

Ощбий диагноз рода ежевика и черты, характеризующие различия отдельных подродов, свидетельствуют о том, что рассматриваемый род обладает большой амплитудой морфологических признаков. Выяснение древнейших исходных морфологических форм возможно, разумеется, лишь с помощью основательного анализа географического распространения и морфологических признаков видов и групп всего рода.

Некоторые авторы минувшего столетия [Крашан (Krašan) 1865, Арешуг (Areschoug) 1886—87, Кунтце (Kuntze) 1887], рассматривая ход филогенетического развития рода *Rubus*, считают наиболее древними типами травянистые виды (*R. chamaemorus*, *R. arcticus*, *R. saxatilis*). Но эта точка зрения, как мы увидим ниже, недостаточно обоснована.

Для выяснения вопроса с помощью систематических и фитогеографических методов исследования необходимо установить тот древнейший центр, в котором виды формировались, с течением времени распространялись и переформировывались, образуя более или менее обширные современные ареалы. Устанавливая наличие эндемических видов, следует выяснить, какие из них являются молодыми и какие — старыми эндемиками. После установления древнейшей родины ежевик можно разрешить и вопрос об изначальных типах рода.

Таким древнейшим центром Фокке считал в некоторых своих работах Гималаи, исходя из поразительного изобилия представленных здесь ежевик (см. раздел IV). Однако изобилие видов ежевик в Гималаях скорее все же ценотическое явление, чем изо-

билие систематических группировок. Мы знаем из палеогеографии, что в геохронологическом отношении Гималаи представляют собой сравнительно позднее образование, которое еще в эоцене было покрыто морем Тетис; поэтому прародину ежевик не следует искать в Гималаях; как мы увидим в дальнейшем (раздел IV), изначальные типы рода должны были сформироваться уже к концу мелового периода, или, самое позднее, в начале третичного периода. Однако эти древовидные изначальные типы (за одним исключением) не дошли до нас. Современные древние ежевики, как мы их называем ниже, являются типами олигоцена и миоцена.

Если наметить ареалы многочисленных, относящихся ко всем под родам видов *Rubus* L., то фокус совпадения этих ареалов и должен оказаться древнейшим центром развития этого рода при условии, что мы имеем дело с геологически древними частями материка, которые в течение весьма длительного времени — в данном случае, начиная с конца мелового периода — представляли собой сушу.

В отношении ареалов видов рода *Rubus* L. (хотя род этот распространен по всему земному шару, за исключением Арктики и Антарктики) выясняются при этом следующие факты:

1. Весьма часто фокусом совпадения ареалов ежевик оказывается материковая часть юго-восточной Азии, в частности центральный и южный Китай.

2. Там же и в ближайших соседних областях встречается множество эндемических видов ежевик, имеющих микроареалы.

Таковы существенные факты, которые с несомненностью указывают на центральный и южный Китай как на прародину рода ежевика.

Центральный и южный Китай имеют исключительно разнообразную, изобилующую видами флору, богатство которой до сих пор не исчерпано, несмотря на множество посвященных ей исследований. Назовем здесь работы лишь некоторых исследователей, каковы Дильс (Diels, 1901, 1905, 1913), Комаров (1908), Лимприхт (Limpricht, 1922) и Хандель-Маццети (Handel-Mazzetti, 1933). Дильс указывает на расположенную в центральном Китае (провинция Шынси) горную цепь Циньлинь как на важную флористическую границу между северным и южным Китаем. Эта горная цепь высотой свыше 3000 м является наиболее восточным звеном горной системы Куньлунь. К северу от нее расположены важнейшие области сельскохозяйственных культур умеренного пояса, тогда как к югу от Циньлиня, примерно на 33° сев. шир., непосредственно начинается почти субтропическая, богатая видами флора, где представлены даже пальмы и где произрастают многочисленные субтропические виды рода *Rubus* (ср. Фокке в указанных работах Дильса, 1901, 1905).

В геологическом отношении указанная территория Китая представляет собой древнейшую часть Азиатского материка, где флора

имела возможность формироваться в течение длительных геологических периодов. Хотя здесь протекали и орогенетические процессы третичного периода, эта область по Рихтгофену уже в середине мезозоя (юрский период) освободилась из-под моря и является с тех пор сушей. Таким образом становится вполне понятным видовое богатство флоры субтропического Китая. Здесь находится колыбель многих растительных родов, здесь сохранилось большое количество эндемических реликтовых видов, родов и даже семейств.

В этой части субтропического Китая, где находится прародина рассматриваемого рода, и следует искать древние типы ежевик.

Эти древние, но не изначальные типы являются типами субтропической флоры, как мы часто их видим в подродах *Malachobatus*, *Idaeobatus* и *Eubatus*. В общих чертах их можно охарактеризовать как вечнозеленые, снабженные мощными крючковидными шипами, шиповато-полулазящие микрофанерофиты высотой в несколько метров, которые с помощью шипов прикрепляются к другим деревянистым растениям или, вернее, опираясь на соседние растения, держатся за них с помощью шипов, т. е. обладают до некоторой степени признаками лиан. Пригибаясь к земле, шиповато-полулазящие ежевики легко пускают корни, что, между прочим, свойственно некоторым видам подрода *Eubatus*.

Такого же склада, как древние ежевики, были по Хржановскому (1951) и древние шиповники (розы). Они также были лианообразными шиповато-полулазящими растениями субтропических лесов; в настоящее же время их распространение ограничено в основном близтропическими лесами восточного Китая.

Исконными морфологическими признаками нельзя, по-видимому, считать полуодревенелость побегов и турионы, которые встречаются у многих видов подрода *Eubatus*. Турионы, характерные для нашей обычной малины, представляют собой содержащие сердцевину двухлетние стебли (скелетные оси), вегетативное развитие которых происходит в первом году, цветение и плодоношение во втором году, после чего стебель высыхает, заменяясь возникающими из корневой шейки новыми побегами. Поскольку такие типы имеют признаки двух групп жизненных форм, мы называем их фанеро-гемикриптофитами [см. Вальтер (Walter), 1927. стр. 135].

С точки зрения морфогенеза турионы следует считать вторично развившимися корневыми побегами, тогда как первичные были, по-видимому, совершенно одревенелыми, как это мы наблюдали у многих видов подрода *Malachobatus*. Турионы представляют собой, по-видимому, явление приспособления к зимним условиям и таким образом как бы промежуточную ступень в формировании травянистых групп. Виды подрода *Idaeobatus* с двухлетними турионами встречаются в бореальных областях, а также в горных поясах тропических стран.

Как уже сказано, одним из древнейших признаков ежевик яв-

ляется вечнозеленость, из которой впоследствии стала развиваться свойственная бореальному климату летняя зеленость. Присущая бореальному климату четкая разница между летним и зимним периодами растительности в более сухих субтропических областях соответственно заменяется периодами дождей (вегетации) и сухости (отдыха); в растительности субтропических областей с таким климатом встречается немало листопадных ежевик.

Листья древних ежевик были относительно большие, кожистые, цельнокрайние или лопастые. Напротив, перистые листья в настоящее время встречаются в меньшинстве, хотя они и имеются у некоторых весьма древних типов ежевик, к которым по Фокке (1881) относится *R. Ludwigii* Eckl. et Zeyh. из подрода *Idaeobatus*, произрастающий в Капланде.

Цветы древних ежевик были относительно крупные до средних. Плоды были съедобны, и их функция по распространению видов с помощью птиц и других животных должна была возникнуть сравнительно рано в связи с энтомофильностью.

Таким образом, вопрос о древней жизненной форме ежевик разрешается удовлетворительно. Признаки указывают на то, что современный подрод *Malachobatus* имеет больше всего признаков древнейших типов и, по-видимому, также ближе всего примыкает к изначальным типам рода *Rubus*, но представители этих изначальных типов в настоящее время, за исключением одного древовидного, отсутствуют.

Следовательно, постановка вопроса об эволюции жизненной формы рода ежевик, в связи с проблемой изначального типа, представляется вполне закономерной. Хотя подробное выяснение этого вопроса является задачей следующих разделов настоящей работы (III — X), мы хотели бы отметить, что жизненная форма ежевик достигла наибольшего развития у видов, встречающихся в условиях бореального климата. Эволюция жизненной формы этих видов шла в сторону упрощения, что особенно рельефно проявляется в цикле травянистых видов подрода *Cylactis*.

Ренш (Rensch, 1947) называет анагенезом развитие организмов к высшему типу в ходе эволюции; признаки анагенеза по содержанию прогрессивны, но могут иметь и регрессивный характер. На травянистых представителях подрода *Cylactis* мы и можем наблюдать подобный регрессивный анагенез жизненной формы, являющийся результатом длительных эволюционных процессов.

III

РОД *RUBUS* ВО ВРЕМЕНИ И ПРОСТРАНСТВЕ. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДРОДОВ

Формирование региональных флор является обычно весьма длительным и протекает в условиях столь же медленно изменяющегося климата более или менее сформировавшихся территорий.

Климатический фактор, как главный фактор становления флор, при своем длительном изменении обуславливает такую же длительную реорганизацию флор, т. е. их реорганизацию в связи с изменением климата.

Криштофович (1936) показал, что флора конца мелового периода была такой медленно эволюционировавшей и в значительной мере стабилизовавшейся флорой.

Переформирование флор может, однако, происходить и не путем длительной эволюции, а сравнительно быстро, внезапно. Такое переформирование может быть обусловлено космически (например в зависимости от ледниковых времен) катастрофической гибелью старой растительности; внезапные изменения могут быть вызваны также происходящим в более или менее ограниченных областях орогенетическими процессами, которые обуславливают изменение климата и тем самым сравнительно быстрые, «бурные» изменения в растительном покрове. Не подлежит сомнению, что весь антропогеновый (четвертичный) период и следовавшие за ледниковыми временами интергляциалы были такого рода «бурными» (с точки зрения геологического времяисчисления) временами возобновления флор; мы можем видеть продолжение этого возобновления и в настоящее время в процессах отщепления бесчисленных новых таксонов в родах покрытосеменных *Rubus*, *Taraxacum*, *Hieracium*, *Alchemilla*.

Чтобы получить представление об эволюции рода ежевик в связи с формированием флоры третичного периода, необходимо ориентировочно остановиться на флоре конца мелового периода, из которой она образовалась (см. раздел VI). Из богатой литературы по этому вопросу назовем преимущественно те работы, в которых рассматривается формирование палеотропической и палеоарктической флоры в меловом и третичном периодах. Сюда относятся труды таких исследователей, как Энглер (Engler, 1879, 1882), Криштофович (1930, 1936), Лавренко (1938), Тихомиров (1946), Вульф (1944). Анализ этих исследований дает возможность реконструировать характерные черты столь отдаленных от нас во времени флор.

Поздний меловой период был периодом относительной стабильности земной коры, от чего, в свою очередь, зависело сравнительное однообразие растительности. Эта спокойная фаза развития в конце мелового периода была внезапно нарушена орогенетическими процессами в Америке и Евразии (т. н. Ларямийская революция), которые обусловили образование новых складчатостей земной коры и возобновление старых (Скалистые горы в Северной Америке).

Палеоботанические данные подтверждают, что флора последних фаз мелового периода была сравнительно однообразной, хотя в территориальном отношении она охватывала весьма обширные пространства. Криштофович (1936) подчеркивает, что палеоботанические материалы позднего мелового периода не дают воз-

возможности установить отдельные флористические и экологические типы того времени, которые позволили бы предполагать значительные различия растительности в разных частях земного шара. Как уже сказано, это было обусловлено отсутствием геогенетических процессов, что делало возможным единообразное и стабильное формирование растительности на обширнейших территориях.

Несмотря на свое сравнительное однообразие, флора последних фаз мелового периода была весьма своеобразна. Наряду с чисто-тропическими родами (*Cinnamomum*, *Ficus*) встречались и роды умеренно-теплого пояса, каковы *Platanus*, *Liriodendron*, *Magnolia*. Представляется странным, что наряду с этими типами имелись даже представители чистоумеренного климата — береза, ольха, тополь. Это позволяет предполагать, что уже к концу мелового периода сформировались в качестве исходной базы те систематические группы, которые в третичном периоде сделали возможной грандиозную дифференциацию флор, или, другими словами, привели к возникновению и развитию типов новой бореальной флоры параллельно с уже существовавшими тропическими и субтропическими флорами.

Для понимания формирования и современного распространения видов ежевик следовало бы исходить из тех основ, которые заключаются в фитопалеонтологических данных покрытосеменных растений. Однако более древние палеонтологические материалы о роде ежевика почти полностью отсутствуют; имеются лишь скудные материалы, относящиеся к миоцену и плиоцену (Криштофович, 1941), и только интергляциалы дают некоторый материал о бореальных видах рода *Rubus*. Ясно, что исходные проблемы филогенеза ежевик могут быть разрешены лишь диалектически, на основе общей эволюции высших растений, начиная с мелового периода.

На основе имеющихся фитопалеонтологических данных некоторые авторы (Криштофович, 1936, Вульф, 1944) утверждают, что уже в меловой период семейства, а в общих чертах и типы родов покрытосеменных растений в большей или меньшей мере сформировались. Это формирование покрытосеменных растений происходило в условиях тропического климата мелового периода; с другой стороны, не подлежит сомнению, что филогенетическое развитие всей современной флоры основывается на процессе длительного приспособления к условиям изменяющегося климата третичного периода. Современное развитие растительности происходило в связи с похолоданием климата, так как тропическая флора за пределами тропических стран должна была приспособляться к условиям установившегося в этих областях субтропического климата, а позднее к бореальному климату. Такова закономерность хода развития органической жизни на всем земном шаре.

С точки зрения настоящего исследования существенным является, в первую очередь, ход формирования палеосубтропической флоры.

Указывалось (Вульф, 1944, стр. 532), что древнейшими территориями покрытосеменных растений, имевшими уже в третичный период некоторые черты современных флор, были тропические флоры Азии и Южной Америки, а в меньшей мере и соответствующая флора Африки. Эта точка зрения вновь подтверждает, что формирование этих флор происходило уже в меловой период, так как на их древность указывает обилие как тропических родов, так и семейств. Это, в свою очередь, еще раз доказывает, что развитие тропических флор могло происходить спокойно и беспрепятственно на протяжении весьма долгих времен.

Основой для дальнейшего формирования флоры третичного периода Евразии могла послужить лишь тропическая флора Азии, тогда как Южная Америка ввиду ее ранней изоляции имела меньшее значение в позднейшем образовании палеоарктической флоры. Тот факт, что связь материков должна была окончательно прекратиться лишь после сформирования исходных типов покрытосеменных растений, т. е. в палеогене или в его начале, находится в соответствии и с основным сходством флор Азии и Южной Америки.

Опираясь на палеоботанические данные, Вульф (там же, стр. 532) указывает, что в первой половине третичного периода (в палеогене) приморье тогдашнего средиземного моря Тетис как в Азии и южной Европе, так и в южной части Северной Америки покрывала тропическая флора, тогда как еще в эоцене, когда связь между Африкой и Южной Америкой была окончательно порвана, тропические флоры Европы и Северной Америки представляли, по-видимому, продолжение одна другой.

Простиравшееся от Азии до Северной Америки древнее средиземное море было несомненно одним из важнейших физических факторов формирования тропической и субтропической флоры мелового периода. Поскольку древнейшая тропическая и субтропическая флора была гигрофильной лесной флорой, существованием обширного тропического моря были даны все предпосылки для сохранения тропической и субтропической растительности и для ее дальнейшего распространения из исходных областей Азии в западном направлении и в те области, где в настоящее время господствует аридный климат с ксерофильной флорой, как, напр., в северной Африке.

Таким образом, как в меловом периоде, так отчасти и в эоцене средиземное море Тетис было огромным связующим звеном через Азию, Европу и Африку с Северной Америкой. Представляется вероятным, что подвид ежевик *Eubatus* распространенный в настоящее время особенно в атлантической части Южной Америки и на островах Вест-Индия, имел уже в те времена ареалы видов, простиравшиеся через Азию и Европу до Северной и Южной Америки.

Эта связь между восточными и западными ареалами видов рода *Rubus* должна была еще существовать в начале эоцена, и лишь с этого времени следует считаться с ее постепенным прекращением, что было обусловлено двумя связанными между собою факторами. Одним из них было отделение Южной Америки от Африки, которое произошло в эоцене и повлекло за собой распадение единой до того времени тропической-субтропической флоры на две части, между тем как материковая связь между Европой и Северной Америкой продолжала существовать значительно дольше и между северными частями этих материков существовала, по-видимому, еще в начале плейстоцена. Но это была сложившаяся в третичном периоде и в начале плейстоцена связь бореальных флор, и этим путем могло произойти лишь обогащение флоры Северной Америки заново сформировавшимися видами рода *Rubus* прохладного пояса Евразии, и наоборот. По мнению Криштофовича (1936, стр. 17) элиминация тропической и субтропической флоры должна была произойти в Европе в течение миоцена.

Другим фактором, вызвавшим распадение связи между востоком и западом, было исчезновение моря Тетис. Это средиземное море представляло собою геосинклиналь, и возникновение новых складок на его краях повело к большим климатическим изменениям, конечным результатом которых было образование огромных аридных областей в Средней Азии и Северной Африке.

Формирование огромных аридных областей имело решающее отрицательное значение для влаголюбивой и теплолюбивой тропической и субтропической флоры, которая господствовала здесь ранее благодаря воздействию моря Тетис. Гигрофильная лесная флора погибла, постепенно заменяясь приспособлявшейся к новым условиям мезофильной и ксерофильной флорой, виды которой рекрутировались из галофильных и альпийских элементов.

Для субтропической флоры ежевик Евразии и Африки происшедшие изменения имели большое значение. Среди видов ежевик нет подлинных ксерофитов. Это указывает на то, что рассматриваемый род был не в состоянии образовать приспособленные к аридному климату формы, вследствие чего на заново сформированных аридных территориях виды рода *Rubus* были полностью элиминированы. Об этом наглядно говорят дисъюнкции ареалов ежевик в пустынях, полупустынях, а также в значительной мере в степях. Ежевики же бореальных областей, в свою очередь, стали мезофитами или сохранили гигрофильные черты.

Возникновение пустыней и полупустыней в Средней Азии, Аравии и Северной Африке вытеснило из этих областей, наряду с другими влаголюбивыми элементами, и виды ежевики, отделив таким образом тропические территории Африки от древних исходных областей видов *Rubus* в Азии. Этим обусловлены мало характерные черты современной африканской флоры ежевик, на что обратил внимание уже Фокке. В настоящее время ежевики значи-

тельно распространены лишь в горных поясах Африки. Можно утверждать, что современная африканская флора ежевик генетически одинаково близка как к южно-американской, так и к азиатской флоре рода *Rubus* L.

Несмотря на изолированность, трансатлантические виды подрода *Eubatus*, в свою очередь, сохранили близкие родственные связи с видами Евразии. В зависимости от разных обстоятельств именно в Евразии сохранилось сравнительно мало от этого подрода, так как современные представители подрода *Eubatus* в Западной Европе являются здесь вторичными и происходят, по-видимому, из Северной Америки, откуда миграция их в обратном направлении могла иметь место в плейстоцене, когда еще существовала материковая связь между Европой и Северной Америкой.

В отношении подрода *Eubatus*, распространенного в настоящее время преимущественно в западном полушарии, следует отметить, что его связь с исходным очагом распространения всего рода в восточной Азии более или менее порвана. Ряд видов подрода достигает теперь в восточном направлении Кавказа, или же они являются здесь эндемиками (*R. Cyri Juz.*, *R. discernendus* Sudre и др.) Имеющая сравнительно большой ареал в Европе ежевика сизая *R. caesius* L., которая является весьма обычным растением и в северной части Советской Эстонии, достигает в своем распространении лишь Алтая, Малой Азии и Ирана. Ареал другого вида, *R. sanguineus* Friv. (= *R. sanctus* auct.) простирается также до Малой Азии и Ирана.

Итак, мы должны считаться с тем, что стабилизовавшаяся к концу мелового периода флора, несмотря на свою относительную однородность, уже содержала в себе расходящиеся элементы. Одним из таких элементов восточно-азиатского рода *Rubus* могли быть сформировавшиеся в Европе и Америке древовидные изначальные типы, предшествовавшие подроду *Eubatus*. Подрод *Eubatus* сформировался в отрыве от Восточной Азии, и этим объясняется его современная изолированность от флоры восточно-азиатских ежевик (см. ареал, рис. 6).

В связи с подродом *Eubatus* интересно остановиться на одной небольшой группе ежевик, которую Фокке (Focke, 1911) считает в систематическом отношении близкой к *Eubatus*. Это подрод *Lampobatus*, виды которого представляют собою сходные по форме с собственно ежевиками (*Eubatus*), шиповато-полулазящие растения, отличающиеся в основном лишь весьма разветвляющимся кистевидным соцветием. Листья у этих видов сложные, листочки вечнозеленые, кожистые. По своей жизненной форме оба эти подрода принадлежат к группе микрофанерофитов системы Раункиэра.

Однако распространение видов подрода *Lampobatus* настолько отличается от распространения видов, входящих в подрод

Eubatus, что Фокке считает это обстоятельство одним из важнейших признаков для обособления этих подродов.

Большое различие в распространении видов систематически единого подрода *Lampobatus* в связи с относительно ограниченными ареалами отдельных видов является поразительным. При этом ареалы эти противоположены, главным образом, в пределах Тихого океана, в противоположность ареалам подрода *Eubatus*, относящимся к пространству Атлантического океана.

Отсюда логически вытекает, что систематическая и пространственная дивергенция — явление весьма древнее и восходит, по-видимому, к концу олигоцена и к миоцену. Поэтому нельзя согласиться с предположением Фокке (1911) о том, что современные виды подрода *Lampobatus* являются более поздними типами ежевик, времен миоцена и плиоцена.

Своеобразное размещение видовых ареалов подрода *Lampobatus* — несомненное доказательство глубокой древности этих видов, их эндемичности. Это виды субтропической зоны горных поясов тропических стран, чем и обусловлена их современная локализация (см. ареал, рис. 5).

Особое место занимает подрод *Malachobatus* с систематически близкими к нему подродами *Chamaebatus*, *Orobatus* и *Dalibardastrum*.

Выше мы привели некоторые данные о подроде *Malachobatus*, охарактеризовав его как сравнительно консервативную группу, распространение которой ограничивается в основном юго-восточной, тропической и субтропической Азией. Распространенный в теплом климате, этот крупный подрод сохранил много древнейших признаков, в том числе и вечнозеленость листьев. Всегда также имеются шипы, хотя следует указать на их частичную редукцию у видов, имеющих стелящуюся по поверхности земли форму. По своей жизненной форме представители этого подрода относятся в большинстве к микрофанерофитам Раункиэра (см. ареал, рис. 2).

Подрод *Malachobatus* отсутствует в приатлантических странах; его распространение в зоне бореального климата также весьма ограничено, и приспособление к более прохладному, а следовательно, и к более сухому климату имело место лишь у горных видов; у этих последних адаптация нашла выражение, главным образом, в более низком росте, тогда как шиповатость обычно сохраняется; типичным примером может служить встречающийся в Гималаях, на высоте 2000—3000 м *R. reticulatus* J. D. Hook. Приспособление к прохладному горному климату выражается и в том, что некоторые из этих видов являются травянистыми, имея только одревенелую корневую шейку.

Хотя *Malachobatus* является древним и в эволюционном отношении консервативным подродом, некоторые его подгруппы полиморфны. Полиморфность особенно четко выражена у видов филогенетического ряда *Moluccani*. Эта группа богата формами и

сходна в этом отношении с рядом *Moriferi* в подроде *Eubatus*. Если полиморфность *Moriferi* получила толчок к развитию в ледниковое и послеледниковое время в связи с глубоко охватившими всю флору процессами переформирования и адаптации, то богатство форм ряда *Moluccani* обусловлено внутренней динамикой самого филогенетического ряда или же воздействием локальных орогенетических процессов, а не революционными переломами в общем ходе развития флоры. Исходная база — древний возраст — одинакова у обоих филогенетических рядов. Виды ряда *Moluccani* встречаются особенно часто и отличаются богатством форм в Гималаях и на Зондских островах. Фокке (Focke 1874, стр. 188) указывает на родственные связи ряда *Moluccani*, особенно с видом *R. pectinellus* Maxim., входящим в подрод *Chamaebatus*.

К подроде *Malachobatus* близки три вышеназванные менее крупные подрода; в противоположность опадающим прилистникам подрода *Chamaebatus*, виды подродов *Orobatus* и *Dalibardastrum* в подавляющем большинстве имеют неоппадающие прилистники.

Три вида систематически неоднородного подрода *Dalibardastrum* распространены в Гималаях, один — в китайской провинции Сычуань. Гималайские виды произрастают на высоте 1500—3000 м, т. е. в лесном поясе. Если учитывать ограниченность распространения и геологически сравнительно молодой возраст Гималаев, виды подрода *Dalibardastrum* являются несомненно более молодыми, чем виды подрода *Malachobatus*; за исключением произрастающего в Сычуане *R. tricolor* Focke, они — эндемики территории Гималаев. В зависимости от возникновения Гималаев в палеогене, процесс формирования этих видов начался позднее.

Chamaebatus, следующий небольшой близкий подрод, распространен в западной части Северной Америки и в Мексике, в Японии, на Филиппинах, в китайской провинции Сычуань и в Гималаях. Распространение этой группы широко; оно шире, чем распространение крупного и весьма близкого подрода *Malachobatus*, однако ареалы видов, помимо восточной части азиатского материка, ограничены пределами Тихого океана.

Виды подрода *Chamaebatus* являются в основном растениями горных лесов; они с лежачими скелетными осями при наличии некоторой редукции шипов. У них сохранились также древние щетинисто-шиповатые образования на жилках нижней стороны листьев. Это говорит о том, что при адаптации к условиям высокогорных областей, климат которых имеет сходство с бореальным климатом, происходит частичная редукция шипов вместе с относительной редукцией скелетных осей. Как мы увидим в дальнейшем, полная редукция шипов в роде *Rubus* имела место лишь у субарктическо-бореальной морошки приземистой и у части бореальных

видов, которые все являются травянистыми растениями и приспособлены к долговому, избыточному снегу зимнему периоду.

Представители подрода *Orobatus* все без исключения ореофиты (горные растения); за исключением одного вида на Филиппинах, они распространены в Андах Южной Америки, где, однако, не достигают Чили. Все они в большей или меньшей мере сохранили шипы; стебли часто лежачие или восходящие, листья цельные или тройчатые.

Распространение подрода *Orobatus* представляет значительный интерес. Его виды встречаются в тропической части Анд, от горного до альпийского пояса, по Фокке (1910) между 1200 и 3800 м высоты. Один из видов, *R. acanthophyllos* Focke, произрастает в Андах даже на высоте 3300—4000 м. У этого низкого (около 0,5 м), одревенелого растения с побегообразными, лежащими стеблями сохранились шипы и на жилках листьев. В качестве явления адаптации к горному климату отметим сильную волосистость листьев, которая на нижней стороне пластинки и у молодых листьев войлочная, как у цветоножек и чашелистиков. *R. acanthophyllos* по своей жизненной форме — нанофанерофит и представляет собой пример далекоразвитой адаптации ореофильных видов рода *Rubus*. Обильная волосистость является защитой против чрезмерного испарения, обусловленного сильной инсоляцией горного климата; при этом рассматриваемый вид сохранил, казалось бы, мало полезные в данных условиях шипы (см. подробнее раздел VI и посвященный жизненным формам раздел X).

Виды подрода *Orobatus* распространены в наше время в пространстве Тихого океана. Исключением является лишь встречающийся на Филиппинах *Rubus Copelandii* Merrill. Исходя из того обстоятельства, что прародиной рода *Rubus* является юго-восточная Азия, мы должны отметить, что пространственная связь подрода *Orobatus* с востоком слаба и что главная область его распространения в Андах указывает на древнюю материковую связь Южной Америки с Северной. Виды подрода *Orobatus*, по-видимому, мигрировали в Анды вдоль горных цепей западной части Северной Америки и Центральной Америки в то время, когда существовала материковая связь между Северной и Южной Америкой. Геологические и палеонтологические данные подтверждают, что эта связь существовала в эоцене, в эпоху т. н. пантропической флоры (Вульф, 1944, стр. 532); непрерывность этой флоры на юге была нарушена отделением Южной Америки от Африки. Поскольку материковая связь обеих Америк в эоцене имела место относительно короткое время, представляется все же вероятным, что миграция видов подрода *Orobatus* в Южную Америку произошла сравнительно поздно, только в плиоцене, когда связь между материками возникла снова и сохранилась до настоящего времени. Возможно, что отсутствие видов подрода *Orobatus* в современной флоре Северной и Центральной Америки

объясняется условиями ледникового периода, когда промежуточные звенья миграции большей частью исчезли, и в Центральной Америке сохранился лишь один вид, встречающийся в Костарике, *R. glabratus* Н. В. et К., современный ареал которого наглядно показывает направление миграции, так как этот вид произрастает и в Южной Америке (Эквадор, Колумбия). (См. ареал, рис. 2)

Виды третьего крупного подрода *Idaeobatus* распространены во всех частях света. В систематическом отношении к нему сравнительно близок небольшой подрод *Anoplobatus*.

Виды подрода *Idaeobatus* — кустарникообразные растения, снабженные турионами фанеро-гемикриптофиты, и только один из них травянистый — выше (раздел I) охарактеризованный китайский вид, с пятерными и семерными перистыми листьями, *R. lutescens* Franch. Этот ореофит произрастает между камнями в высокогорных поясах Юньнана и западного Сычуаня, на высоте 3000—4000 м. Как уже было сказано, относящийся к подроду *Orobatus*, *R. acanthophyllos* Focke является примером приспособления к жизненным условиям высокогорных поясов. Если *R. acanthophyllos* — низкое, шиповатое одеревенелое растение с лежащими стеблями, то *R. lutescens* низкое травянистое горное растение, которое также сохранило бесполезные в горных условиях шипы. Как и *R. acanthophyllos*, *R. lutescens* имеет густой, бархатистый до войлочного волосистый покров. Можно сказать, что за исключением густой волосистости *R. lutescens* по своей жизненной форме сходен с теми видами, которые рассматриваются в специальной части работы (раздел XI, подрод *Cylactis*).

Нормально виды подрода *Idaeobatus* имеют двухлетние побеги — турионы. В этом подроде много видов с весьма вкусными плодами, каковы культивируемые виды малины и их культурные гибриды.

Подрод *Idaeobatus* имеет некоторые общие черты с подродом *Malachobatus*, но распространение его шире, так как некоторые виды имеют обширные бореальные ареалы. Виды подрода часто встречаются в Гималаях, Китае и Японии, частично на тропических островах Малезии, некоторые из них известны в Австралии, а также в небольшом количестве в Африке и Америке, где представители подрода *Malachobatus* отсутствуют.

Последнее обстоятельство позволяет предполагать, что миграция этих видов из юго-западной Азии была направлена как на восток, так и на запад, и наибольшее отличие подрода *Malachobatus* состоит именно в том, что его миграция была ограничена востоком. Поскольку в настоящей работе прослеживается приспособление видов ежевики к жизненным условиям более прохладного, бореального климата, отметим, что ареалы некоторых видов подрода *Idaeobatus* заходят сравнительно далеко на север, и ряд малин этой группы, приспособляясь к более прохладному и сухому климату, смог сохранить часть признаков древней жизненной формы своего рода. (См. ареал, рис. 4).

Два вида подрода *Idaeobatus* имеют обширные бореальные ареалы. Один из них, *R. occidentalis* L., черноплодная малина, имеет большой ареал в Канаде и США. В направлении к югу этот вид становится горным растением; в горах Мексики и Гватемалы известен несколько отличающийся от него тип, рассматриваемый в качестве подвида (ssp. *mexicanus*) Два близких к *R. occidentalis* вида, *R. eriocarpus* Liebm. и *R. glaucus* Benth. (образующие вместе с первым видом филогенетический ряд *Occidentales*) распространены в горных поясах Центральной Америки.

Другим видом, имеющим большой бореальный ареал, является *R. idaeus* L. — в старом, более широком понимании вида. Этот таксон дифференцирован на ряд отличающихся друг от друга географических рас, т. е. фактически самостоятельных видов, имеющих более ограниченные ареалы. Все эти расы распространены в прохладно-умеренном поясе. Сюда относятся следующие виды (или расы):

1. *R. vulgatus* Arrh. (*R. idaeus* в более узком смысле). Число хромосом $2n = 14$. Распространен в Евросибири, на Кавказе, в Средней Азии; произрастает также в Советской Эстонии. Сюда относится в качестве подвида (рассматриваемый также как отдельная раса) встречающийся на морском побережье в Европе ssp. *maritimum* Arrh.

2. *R. sachalinensis* Lévl. Число хромосом $2n = 28$. Распространен на Дальнем Востоке, в Средней Азии (ограниченно) и весьма широко в Сибири, откуда достигает Волжско-Камской области.

3. *R. Komarovii* Nakai. Число хромосом неизвестно. Распространен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

4. *R. nipponicus* (Focke pro ssp.) Число хромосом неизвестно. Распространен в Японии, на острове Хонсю.

5. *R. melanotrachys* (Focke pro ssp.). Данные о числе хромосом отсутствуют. Распространен в северо-западной части Северной Америки.

6. *R. melanolasius* (Focke pro ssp.). Число хромосом неизвестно. Распространен в части Северной Америки, обращенной к Тихому океану.

7. *R. strigosus* Michx. Число хромосом $2n = 14$. Распространен в восточной части Северной Америки.

Вообще отличие морфологических признаков *R. idaeus* по сравнению с близкородственными видами невелико. Имеются расхождения в шиповатости, форме листьев, окраске и волосистости. Фокке (Focke, 1911), рассматривая эти таксоны в качестве подвидов, находит, что *R. vulgatus*, *R. melanolasius* и *R. nipponicus* можно было бы считать видами. Мы полагаем, что в качестве географических рас, имеющих более или менее обособленные ареалы, они все должны быть отнесены к видам.

Ареалы всех близкородственных видов малины обыкновенной представляют собой результат большей или меньшей локализации, длительной адаптации к условиям жизни в определенных

областях. Вызванные ледниковыми временами миграции, неоднократно ставившие эти виды в различные условия, являются главными факторами их формирования. Отщепление близких к нашей малине видов от определенного, возникшего в третичный период исходного вида представляется вероятным. Поскольку все они являются растениями бореального климата, то мы предполагаем, что расхождение морфологических признаков началось у некоторых из этих таксонов уже до плейстоцена. Во времена оледенения они оттеснялись на юг, в климатически благоприятные области консервации, откуда в интергляциалах и по окончании ледникового времени опять мигрировали на север. В морфологическом отношении они сохранили часть древних признаков, однако в отношении экологической адаптации и жизненной формы они являются типами бореального климата.

В родственной группе *R. idaeus* филогенетически более молодым видом можно считать *R. sachalinensis* с тетраплоидным числом хромосом ($2n = 28$), весьма близкий к *R. strigosus* в Северной Америке и возникший, по-видимому, в плейстоцене; можно предполагать, что его видовая фиксация произошла в соответствующей области консервации ледникового времени в Восточной Азии.

К сахалинской малине относительно близко примыкают *R. Komarovii* Nakai (Уссурийский край и Корея) и *R. nipponicus* Focke (Япония). Относительно последнего Фокке находит, что сходные формы были обнаружены и в западном Китае. К какой расе относится отмеченный Уокером (Walker, 1941) в китайской провинции Ганьсу *R. idaeus*, невозможно установить из-за отсутствия достаточно подробного описания; известно, что это низкое (высотой 0,5 м) растение с белыми пахучими цветами и съедобными плодами. *R. idaeus* имеет высоту в 1—1,5 м, *R. sachalinensis* — около 1 м, тогда как *R. nipponicus* имеет более высокий рост; этот китайский тип ближе всего примыкает, по-видимому, к *R. sachalinensis*, а не к *R. idaeus*, современный ареал которого, по Юзепчуку (1941), простирается на восток не далее Тяньшаня.

Больше всего древних признаков сохранилось у щетинисто- и железистоволосистых и шиповатых *R. nipponicus*, *R. sachalinensis*, *R. melanolasius* и *R. strigosus*. Поскольку в отношении большинства отсутствуют данные о числе хромосом, трудно сделать какие-либо выводы относительно филогенетического возраста этих типов. По-видимому, филогенетически старшими являются *R. idaeus* и *R. strigosus*, у которых число хромосом $2n = 14$, тогда как тетраплоидный *R. sachalinensis* моложе (см. также раздел VI). То же самое относится и к одному американскому варианту малины обыкновенной, var. *canadensis* Rich. = *R. suberectus* (Greene) Rydb., который встречается в Канаде и на Аляске (Fernald, 1919; Hultén, 1929; Marie-Victorin, 1935; Dutilly et Lepage, 1947) и отличается от *R. strigosus* в том отношении, что, кроме свойственных им обоим шипов, его годичные туррионы густосероволосистые.

Некоторые авторы рассматривали эту разновидность в качестве варианта коллективного вида *R. idaeus*, однако в систематическом отношении он несомненно стоит ближе всего к *R. strigosus*.

Коллективный вид *R. idaeus* является интересным примером филогенетического развития и динамики распространения в областях бореального климата. Мы знаем, что в разных местах на территории Советского Союза интергляциальные находки вида *R. idaeus* относятся как к рисс-вюрму, так и к более древнему миндель-риссу (Лавренко, 1938; Криштофович, 1941).

Наряду с видами подрода *Idaeobatus*, имеющими большие бореальные ареалы, встречается множество бореальных видов с более или менее ограниченными ареалами. В одном из крупных рядов подрода *Idaeobatus*, в ряде *Corchorifolii*, виды которого распространены в Китае, Японии и Корее, наряду с представителями субтропической флоры Китая, встречаются также виды, имеющие бореальные ареалы в северном Китае и Японии. К тому же ряду *Corchorifolii* систематически близок небольшой подрод *Anaplobatus*, виды которого являются все же совершенно гладкими, в противоположность снабженному шипами ряду *Corchorifolii*.

Вышеупомянутый подрод *Anoplobatus* имеет три группы близких парных видов. Первую группу образуют произрастающий в Канаде и в восточной части США *R. odoratus* L. и распространенный на побережье Тихого океана от Нутки до Сан-Франциско *R. nutkanus* Moç. (= *R. parviflorus* Nutt.), причем последний имеет частичный ареал в области больших озер Северной Америки; малиноплоды этих двух видов не отличаются вкусовыми качествами. Ко второй группе относятся *R. trilobus* Moç. Центральной Америки и распространенный от Новой Мексики до Колорадо *R. deliciosus* Torr., малиноплоды которых съедобны, причем плоды последнего являются особенно вкусными. Третью группу составляют японские виды *R. ribisoides* Matsum. и *R. trifidus* Thunbg. О качестве плодов первого из них в литературе нет данных, плоды второго съедобны.

Таким образом, половина или большинство видов подрода *Anoplobatus* имеют вкусные плоды, что, как известно, в особенности свойственно малинам подрода *Idaeobatus*.

Сопоставляя распространение вышеприведенных 6 видов с распространением ряда *Corchorifolii*, можно в известной мере теоретически восстановить ход эволюционного формирования подрода *Anoplobatus* до образования его современных ареалов. Хотя подавляющее большинство видов ряда *Corchorifolii* встречается в настоящее время в Японии, совпадение ареалов другой части указывает на Китай, как на колыбель бореальных видов рода *Rubus*. Проследившая современное распространение видов подрода *Anoplobatus*, мы начинаем понимать ход формирования их ареалов начиная с третичного периода. Наметив ареалы трех вышеуказанных близко родственных групп, мы видим, что они выражают собой три этапа расселения. Первый этап распространения

из исходных областей Китая — Япония (*R. ribisoideus*, *R. trifidus*), второй этап — Северная Америка (*R. odoratus*, *R. nutkanus*) и третий этап — юго-западная часть США (*R. deliciosus*) и Центральная Америка (*R. trilobus*).

Относительно видовых ареалов подрода *Anaplobatus* отметим еще, что ареал северо-американского *R. odoratus* является на всем протяжении послеледниковым, тогда как *R. nutkanus* мог пережить ледниковый период в пределах современного ареала; его доплейстоценовый ареал был несомненно значительно обширнее современного. Миграцию вида *R. nutkanus* (или предшествовавшего ему исходного типа) в Гватемалу можно отнести к плиоцену, когда возникла материковая связь между обеими Америками. Миграция американских видов подрода *Anaplobatus* из Азии в северную часть Северной Америки должна была, разумеется, произойти ранее плиоцена.

Число хромосом известно лишь в отношении *R. odoratus* и *R. nutkanus*. Оно у обоих видов диплоидное ($2n = 14$), т. е. филогенетически обычное для древних видов. (См. ареал, рис. 3).

Небольшой подрод *Dalibardastrum*, встречающийся в Гималаях и Центральном Китае, дает немного для понимания общего хода формирования рода *Rubus*, так как это мало оригинальная группа с промежуточными признаками.

Три гималайских вида этого подрода эндемические горные растения, встречающиеся на высоте 1500—3000 м; к эндемикам относится также произрастающий в китайской провинции Сычуань *R. tricolor* Focke (см. ареал, рис. 3).

Размещение во времени и пространстве остальных подродов рода *Rubus* (*Cylactis*, *Chamaemorus*, *Dalibarda*, *Comaropsis*) обусловлено общим процессом формирования флор северного и южного умеренных зон. Мы рассматриваем их отдельно в следующих разделах настоящей работы.

IV

ТРЕТИЧНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ФЛОР ЮГО-ВОСТОКА АЗИИ

В предшествующем разделе мы вкратце коснулись связи эволюции рода *Rubus* с общим формированием третичной флоры. В нижеследующем мы остановимся на этом вопросе подробнее.

Начиная с Энглера (Engler, 1879), формированию и развитию флоры Евразии посвящено много исследований; это дает нам возможность получить вполне удовлетворительное общее представление о становлении третичной флоры. Были внесены большие коррективы в точки зрения, господствовавшие 60—70 лет тому назад. К числу таких коррективов относятся, в первую очередь, уточнения в области палеоботанической хронологии Евразии. Весьма

важное значение имеют исследования палеоботаника СССР Криштофовича по вопросу о ходе становления третичной флоры Евразии. Криштофович указал, между прочим (1930, стр. 392), что частично палеоботанический материал Азии (Енисей), который по Хээру (Heeg) относился к миоцену, фактически является значительно более древним, восходящим к меловому периоду (к ценоманской эпохе), так как заключает в себе эквалипты, — факт, находящийся в полном противоречии с данными о соседних флорах третичного периода. Так найден был новый подход к пониманию флор третичного периода; было доказано, что зачатки семейств и родов покрытосеменных возникли не в миоцене и вообще не в третичном, а уже в меловом периоде.

Выше мы останавливались кратко (раздел III) на вопросе о формировании т. н. тургайской, широколиственной лесной флоры, отчасти уже бореального склада. Рассмотрим теперь этот процесс дифференциации на общем фоне становления древнейшей китайской флоры.

Имеется неопределенное, различно толкуемое исследователями понятие древнего Ангарского материка, которое соответствует примерно т. н. «темени Азии» Зюсса (Suess). Под обоими этими терминами понимается в основном весьма древняя, расположенная к западу от Байкала территория азиатского материка, пересекаемая рекой Ангарой. Эта территория состоит из докембрийских пластов; она не имеет никаких складок и сохранилась со времен этой эры в застывшем виде. Однако понятие древней Ангары толковалось и в значительно более широком смысле: так называли плато, расположенное между Енисеем и Леной и т. д. Для понимания генезиса флоры Голарктики остановимся на наброске карты Сьюорда (Seward, 1931), где изображена конфигурация материка Евразии в середине мелового периода, т. е. в эпоху величайшей морской трансгрессии всех времен. В меловом периоде Евразия представляла собой огромный, простирающийся с северо-запада на юго-восток треугольный материк, который имел более широкую, идущую от Скандинавии до Дальнего Востока основу и сужающуюся в юго-восточном направлении, на юге несколько заходящую за тропик Рака вершину. Все это геологическое образование мы могли бы назвать Ангарским материком мелового периода. В составленной на основе геологических и палеонтологических исследований карте Сьюорда нас интересует, с точки зрения формирования азиатской флоры, именно направленная к югу вершина материкового треугольника мелового периода, так как это та территория, которая никогда за все время развития покрытосеменных растений не находилась под водой и в которую входит почти весь Китай и северная часть Индо-Китая. Согласно наброску Сьюорда, юго-западная граница этого древнего материка, начиная примерно с 20° сев. широты, пересекает в северо-западном направлении среднее течение реки Меконг и достигает восточного Туркестана; море покрывало таким образом ту территорию,

где в настоящее время возвышаются Гималаи. Хотя очертания морских границ материка мелового периода подвергались сильным изменениям в последующие геологические периоды, весь Китай представляет собой часть весьма древнего континентального щита, возникновение флоры которого восходит к очень отдаленным геологическим временам.

Комаров (1908) в своем монографическом исследовании рода *Clematoclethra* пришел к выводу, что происхождение китайской флоры не следует искать в таком сравнительно молодом геологическом образовании как Гималаи. Наоборот, исходной областью формирования флоры как внетропического Китая так и Гималаев являются гористые области юго-западного Китая, вместе с прилегающими к ним во флористическом отношении возвышенностями Индо-Китая. При этом анализ ареалов рода *Clematoclethra* показывает столь присущую китайской флоре генетическую связь с тропической растительностью, эволюция которой протекала в направлении развития бореальной флоры (флоры умеренного пояса) в связи с изменениями климатических факторов.

В китайской части древнего Ангарского материка флора могла беспрепятственно формироваться в течение весьма долгих времен; в настоящее время она поразительно богата видами и родами и включает в себе необычайно много реликтовых эндемиков, в том числе и среди видов рода *Rubus*.

Вульф (1944, стр. 314) характеризует Восточную Азию как единственную область на земном шаре, где тропическая флора в значительных размерах может непосредственно переходить в растительность умеренного пояса. В южной части Восточной Азии нет ни пересекающихся горных цепей, ни морей, ни пустынь, которые могли бы явиться препятствиями для миграции. В то же время Вульф подчеркивает, что «орографические условия и постепенность перехода климата от тропического к умеренному, но с сохранением значительной его влажности, обусловили постепенность перехода тропической флоры в умеренную (т. е. в бореальную). Этот же самый процесс эволюции тропической флоры, который, как мы уже видели, имеет место при подъеме от нижних поясов возвышенностей тропической зоны к их вершинам».

В своих ранних работах Фокке высказывает мнение (1874, стр. 167-185), что центр распространения рода *Rubus* следует искать в Гималаях. Он ссылается при этом на изобилие ежевик в этой области и на то обстоятельство, что на склонах горных цепей Гималаев можно и в настоящее время найти почти все главные типы рассматриваемого рода, причем под главными типами Фокке понимал типы ежевик субарктического, умеренного и тропического поясов. В другой работе (1881, стр. 25) Фокке характеризует малины-ежевики как лесные растения, связанные с умеренно-теплым и более или менее стабильно-влажным климатом и в большинстве хорошо переносящие перерыв в процессе вегетации вследствие наступления зимнего периода. Выше (раздел II)

мы видели, что изобилие и разнообразие ежевик в Гималаях представляют собой лишь вторичное явление в эволюционном процессе, которое обусловлено большими различиями зонального климата благоприятно расположенных гор, а также разнообразием рельефа горных склонов, что в совокупности в большой мере содействует и отщеплению новых типов от старых.

Род *Clematoclethra* не достиг широкого распространения из первоначального центра своего формирования в горах юго-западного Китая. Другие монографические проработанные Комаровым роды покрытосеменных также дали интересные материалы по становлению производных флор из древней флоры центрального Китая.

Так, род колокольчиковых *Codonopsis* распространился значительно далее из центра своего возникновения и развития в Китае. На севере ареалы его видов достигают Маньчжурии, на востоке — Японии, на западе — Гималаев и Средней Азии.

Третий изученный Комаровым восточно-азиатский род *Epimedium* получил еще более широкое распространение. Ареалы его видов достигают Среднеземноморья, однако нет ни одного вида, область распространения которого была бы весьма обширна. По-видимому, в результате переформирования флор третичного периода ареалы видов рода *Epimedium* образовали группировки и существовавшие ранее связи между группами порвались. Отметим, что один небольшой род, *Vancouvera*, викарирующий с родом *Epimedium*, встречается в обращенной к Тихому океану части Северной Америки, но отсутствует в Азии. Это, по-видимому, более старая, отщепившаяся от рода *Epimedium* группа.

Классические труды Комарова указывают на Восточную Азию как на древнейшую и центральную колыбель формирования флор. Имеется и ряд других, отчасти монографических исследований, которые подтверждают это положение. Назовем работу Шотки (Schottky, 1912) о восточно-азиатских видах рода *Quercus*, в которой показано, как в роде дубов происходило эволюционирование древних вечнозеленых типов субтропического склада в направлении бореальных листопадных типов. Так, неопадение сухих листьев у части наших дубов указывает на один из этапов в ходе этой эволюции. Среди дубов Восточной Азии и в близком к ним роде *Cyclobalanops* также встречаются виды, имеющие типичные кожистые листья вечнозеленого склада, которые однако опадают в е с н о й.

Таким образом, основные черты процесса дифференциации древней флоры Китая представляются достаточно ясными. Добавим еще, что наряду со многими эндемическими семействами, родами и видами китайской флоры, которые мы можем охарактеризовать как консервативные в отношении эволюции жизненной формы, в некоторых древних родах той же области имеются упростившиеся в вегетативных частях виды, которые в отдельных случаях оказались способными образовать весьма обширные боре-

альные ареалы. При этом характерно, что эти бореальные ареалы могут быть в пространственном отношении совершенно изолированы от древнего исходного очага рода. Такие широко распространенные типы можно охарактеризовать как прогрессивные виды, обладающие замечательной пластичкой адаптации и динамикой распространения. К числу родов, в которых имеются как консервативные, так и прогрессивные типы, принадлежит и род ежевика.

Рассмотренный выше (раздел III) генезис третичной тургайской широколистной лесной флоры, а также история становления древней тропической и близтропической флоры Европы представляют собой этапы в ходе дифференциации исходной флоры юго-восточной Азии. Комаров (1908) установил, что флора древнего Ангарского материка, которая должна была сформироваться в конечных фазах мелового периода и в начале третичного периода, состояла из горных гигрофитов. Фактически и все субтропические виды рода *Rubus*, как, например, виды подрода *Lampobatus* в Юньнани, Индо-Китае и Гималаях, являются горными гигрофитами. Гигрофильными или, по меньшей мере, мезофильными чертами обладают, наконец, и все приспособившиеся к бореальному климату типы рода *Rubus*, среди которых отсутствуют ксерофиты.

Интересен вопрос о видах ежевик, имеющих разрозненные ареалы. Встречается ряд китайских и гималайских видов, которые произрастают также в горных областях островов Малазии, например, представленный в Гималаях на высоте 2300 — 3300 м и на о. Ява на высоте около 2400 м *R. alpestris* Blume, и распространенный в тех же областях на высоте 2000—3000 м *R. niveus* Thunbg.

Разрозненные ареалы указывают на то, что архипелаг Малазии имел ранее материковую связь с юго-восточной Азией, что подтверждается и геологическими исследованиями. Согласно Моленграфу (Molengraaf, 1921) и Вульффу (1944, стр. 43), расположенный к северу от Австралии архипелаг Малазии был когда-то связан с азиатским материком; взаимно были связаны также и горные области современной Малазии, образуя продолжение горных цепей Бирмы и Юньнана. Связь между архипелагом и материком Азии порвалась окончательно в конце третичного периода — в плиоцене. С другой стороны, существовала древняя материковая связь через Малазию, Новую Каледонию и восточную Австралию — с Тасманией. Этой древней связью и объясняется, по-видимому, наличие некоторых видов рода *Rubus* в Австралии и даже в Тасмании; в растительности этой последней известен весьма своеобразный карликовый вид, *R. Gunnianus* Hook., из подрода *Dalibarda*.

Штапф (Stapf, 1894), исследуя флору достигающего высоты 5109 м Кинабалу (Кини-Булу) на севере о. Борнео, пришел

к выводу, что этот горный массив представлял собой в неогене часть горной цепи, соединявшей юго-восток Азиатского материка с Австралией и антарктическими областями. Только этим путем можно объяснить флористическую близость растительности Гималаев и Кинабалу и тот факт, что, параллельно с типами бореальной растительности, на Кинабалу встречаются и древние типы флоры островов Тихого океана. Связь горного массива Кинабалу с азиатским материком должна была порваться в конце третичного периода, а позднее наступила полная островная изоляция.

По Вульффу (там же, стр. 44) наличие бореальных типов Китая и Гималаев в горных областях Малезии говорит о том, что 1) эти типы происходят с азиатского материка и должны были мигрировать на современные острова в третичном периоде, так как иным образом нельзя объяснить, например, изобилия эндемиков в горном массиве Кинабалу; 2) элементы умеренного климата должны были существовать в Китае, Индо-Китае и Гималаях уже в третичном периоде. В отношении горных областей Китая и Индо-Китая такое предположение вполне приемлемо, в отношении же геологически более молодых Гималаев оно может быть принято лишь в том случае, если формирование бореальной флоры Гималаев отнести к концу неогена.

Отметим, что дифференциация флоры, имевшей в меловом периоде в общем единообразный характер, происходила в третичном периоде, и ее исходной базой была древняя и богатая тропическая флора азиатского материка и Малезии, из которой позднее, в результате похолодания климата в конце этого периода, сформировалась широколиственная тургайская лесная флора северной Азии, которая, в свою очередь, послужила основой для становления бореальной флоры всей Евразии и отчасти Северной Америки. Параллельно с формированием флор, захватывавших в горизонтальных направлениях обширные географические области, развивалась сходная с бореальной флорой зональная растительность также и в тропических горных поясах, вследствие чего горные массивы островов Малезии имеют не только флору, сходную с флорой горных областей юго-восточной Азии, но и общие с нею виды, в том числе и среди ежевик. Поскольку растительность вертикальных зон тропических горных поясов зависит и, несомненно, зависела и в отдаленные геологические времена, в первую очередь, от климата соответствующих зон, то представляется вероятным, что флора высоких вертикальных поясов тропических стран является более древней, чем бореальная флора материка Евразии, становление которой началось в плиоцене и продолжалось в течение плейстоцена и голоцена. Таким образом, ореофиты рода *Rubus* тропических горных поясов мы можем считать относительно древними типами (подроды *Orobatus* и *Chamaebatus*). Иными словами, дифференциация флоры бореального склада и ее распространение в вертикальных поясах представляют собой более древнее явление, чем ее распространение

ние в горизонтальных зонах. Это положение в полной мере применимо и к типам рода *Rubus*.

К той точке зрения, что изначальная родина покрытосеменных растений находится в юго-восточной Азии, в т. н. Китайзии, пришли в настоящее время многие авторы. Назовем лишь интересные работы Тахтаджяна (1957) и А. А. Федорова (1957), которые мы могли использовать лишь в незначительной мере, но которые подтверждают вышеуказанное положение.

V

АДАПТАЦИЯ К КЛИМАТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ГОРНЫХ И ВЫСОКОГОРНЫХ ПОЯСОВ

В разделе посвященном характеристике подродов (I), и в разделе, рассматривающем род *Rubus* во времени и пространстве (IV), были охарактеризованы те группы ежевик, представители которых приспособились к жизненным условиям в горном и субальпийском поясах более теплых областей и даже в альпийском поясе тропических стран. Таковы почти все типы подрода *Orobatus*; они имеются и в подродах *Idaeobatus*, *Malachobatus* и *Eubatus*.

Эволюция групп ежевик более теплого климата (имеются в виду тропический, субтропический и умеренно-теплый климат), приспособившихся к горному и субальпийскому вертикальному поясу, протекала в двух направлениях.

Преобладающая часть рассматриваемых видов в основном сохранила древнюю жизненную форму. Это кустарниковые или ползучие растения, иногда низкорослые, причем в открытых горных местностях ползучие виды имеют лежачие и пригибающиеся к земле стебли. Шипы у них обычно сохранились на стеблях, а в некоторых случаях имеются шипики на листовых черешках, а также на жилках нижней стороны листьев.

Ряд таких ежевик представлен в Андах Южной Америки; здесь сосредоточены почти все виды подрода *Orobatus* и ряд видов крупного подрода *Eubatus*, большинство которых произрастает на низменностях и в горных поясах более теплых областей Южной Америки. Работы Вебербауэра (Weberbauer, 1911), Герцога (Herzog, 1923) и Ильинского (1937) дают обзор высокогорных поясов растительности в Андах Боливии и Перу, а также господствующих там экологических условий. Расположенный на высоте 3000—4000 м высокогорный пояс Боливийских Анд (т. н. Восточные Кордильеры) на 18° южной широты представляет собой область с относительно небольшим количеством осадков. Некоторые виды рода *Rubus* из подрода *Orobatus* встречаются на высоте до 4000 м; граница вечного снега лежит здесь на высоте около 5000 м.

Говоря об этих областях и их растительности, не следует забывать, что мы имеем здесь дело с высокогорным поясом тропической страны, где экологические условия для развития растительности весьма суровы, отсутствует разница между летом и зимой, и климат более или менее единообразен в течение всего года. Если далее принять во внимание весьма высоко лежащую границу снежного покрова, то станет ясно, что господствующие здесь экологические условия сильно отличаются от тех условий, которые характерны для субальпийского и альпийского пояса с умеренным климатом, где зима и лето четко различаются и в зимний период земля покрыта снегом.

Эти факты имеют существенное значение для понимания консервативно протекавшей морфогенетической эволюции типов ежевик в высокогорных поясах Боливийских Анд (Восточные Кордильеры).

Герцог (Herzog, там же) рассматривает распространение ежевик в Боливийских Андах, на высоте т. н. «*Ceja de la Montaña*». «*Ceja*» представляет собой сравнительно густые кустарниковые заросли, переходящие на большей высоте в альпийский пояс (поскольку эти области в тропических горных поясах можно называть альпийскими) Виды рода *Rubus* проникают местами и в этот последний пояс, где в защищенных скалами местах образуют сравнительно обширные ценозы шиповатых растений. Помимо *Rubus Herzogii* Focke (из подрода *Eubatus*), эти сообщества образуют *Acacia macrantha* H. et B. и два относящихся к семейству сапидновых (*Sapindaceae*). вегетативно весьма сходных с ежевиками вида *Serjania*; по своей жизненной форме это шиповатые растения, *S. mollis* H. B. et K. и *S. leucosepala* Radlk.

В области Рио Фаракти, на высоте 2800—3200 м, т. е. в поясе «*Ceja de la Montaña*», среди видов, образующих кустарниковые заросли, встречаются и три вида ежевик. Это *R. roseus* Poig. (из подрода *Orobatus*), *R. Buchtienii* Focke (из подрода *Eubatus* и *R. conchyliaetus* Focke (из подрода *Orobatus*). Все эти виды более или менее шиповатые и волосистые, отчасти также железисто-волосистые (Фокке 1910, 1911, 1913); первый из них склада лазающих растений и произрастает на высоте до 3000 м, второй встречается на высоте 3200 м, представляет собой куст высотой в 3 м и, по имеющимся данным, занимает сравнительно обособленное место в системе подрода *Eubatus*; наконец, третий, *R. conchyliaetus*, — шиповатый и волосистый вид, близкий к *R. Lechleri* Focke; по имеющимся данным, он произрастает еще на высоте 3400 м; о его жизненной форме более точных сведений не имеется.

Orobatus является типичным андийским подродом. Несмотря на то, что некоторые его виды поднимаются весьма высоко (*R. acanthophyllos* до 4000 м, *R. macrocarpus* до 3500 м), приспособление этой группы к условиям высокогорного пояса не оказало заметного влияния на морфогенез видов. По крайней мере, у части видов сохранились признаки шиповато-полулазающих рас-

тений, и все они сохранили важный древнейший признак — шипы; большой процент видов имеет простые листья. Своеобразной чертой андийских видов является обильная волосистость, которую следует понимать как средство защиты в суровом и подверженном частым изменениям климате с большими колебаниями температуры, а также как средство защиты против чрезмерной транспирации. В зависимости от высокого вертикального положения виды, произрастающие выше кустарниковой формации, имеют стелющиеся по земле стебли, сохраняя при этом и шипы. Стелющиеся стебли, разумеется, лучше защищены от воздействий неблагоприятного климата в тех областях, где отсутствует даже временный снежный покров.

Противоположностью морфологически мало изменившихся видов подрода *Orobatus*, произрастающих в тропических высокогорных поясах, являются виды, распространение которых связано с высокогорными поясами умеренной зоны, где зиме сопутствует больший или меньший снежный покров. Вследствие этого в жизненной форме этих видов произошли радикальные изменения; это низкорослые травянистые растения с полной или частичной редукцией шипов. Очевидно, что такой морфогенез связан с обильной снежной зимой; подобные явления морфогенеза мы можем наблюдать у имеющих обширные бореальные ареалы видов подрода *Cylactis*.

Отметим, что аналогичных сильно редуцированных в жизненной форме видов ежевик в высокогорных поясах умеренно-теплых и субтропических стран сравнительно мало. Это указывает на то, что условия распространения и адаптации в этих поясах, изобилующих в зимний период снегом, были неблагоприятными для ежевик. Это действительно, главным образом, в отношении Гималаев. Приведем несколько примеров таких видов:

1. *R. fragarioides* Bertol. (подрод *Cylactis*). Распространен в Сиккимских Гималаях, на высоте 3000—3500 м (см. более подробно в разделе XI) Это субальпийский вид, соответствующий распространенному в низменных и горных зонах *R. arcticus*, морфологически сходный с последним, но имеющий белые цветы.

2. *R. Fockeanus* S. Kurz. (подрод *Dalibarda*). Распространен в центральном Китае, в горных лесах провинции Хубэй и в восточных Гималаях на высоте 3000—4000 м. Это совершенно лишенный шипов вид с многолетними лежачими и образующими на узлах корни стеблями; железистые волоски у него отсутствуют, тройчатые листья жестко-волосистые.

3. *R. calophyllus* C. B. Clarke (подрод *Malachobatus*). Вид, встречающийся в поясе хвойных лесов Гималаев, на высоте 3000 м. Имеет продолговатые простые листья, травянистые стебли войлочко-волосистые.

Эти три вида произрастают в Гималаях, на высоте 3000—4000 м, т. е. в поясе, для более низкой части которого характерен хвойный лес, для более высокой части (начиная примерно

с 3600 м) — субальпийский (ореальный) кустарник. Поскольку Гималаи расположены в субтропической зоне, различие между летом и зимой здесь достаточно контрастно и зимний период в более высоких поясах изобилует снегом. Этим обусловлена редукция вегетативных частей у указанных гималайских видов ежевик, их адаптационное формирование в травянистые растения.

Виды ежевик более низких поясов Гималаев (1000—3000 м) вообще мало отличаются от видов субтропических низменностей, если не считать часто свойственного горным видам волосистого покрова, как это характерно и для андийских видов.

Аналогичное приспособление к жизненным условиям высокогорных поясов наблюдается и у немногих видов подрода *Chamaebatus*; это растения с полуодеревенелыми ползучими стеблями, с сильно редуцированными шипами; чашечки у них шиповаты и щетинисто-волосисты. В экологическом отношении эти виды являются представителями флоры богатых гумусом горных лесов.

VI

СТИМУЛИРОВАННАЯ УХУДШЕНИЕМ КЛИМАТА РЕДУКЦИЯ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ; ПОДРОДЫ ЕЖЕВИК БОРЕАЛЬНОГО СКЛАДА

В предшествующем разделе мы рассматривали примеры приспособления рода *Rubus* к суровому климату, господствующему в высокогорных зонах тропических и субтропических стран. Мы познакомились также с некоторыми типами адаптации ежевик в субальпийских поясах Гималаев. Это значительно отличающиеся от древнего типа низкорослые травянистые растения; число таких горных видов невелико, и их ареалы не обширны.

Адаптация видов, распространенных в бореальных и субарктических зонах, была поразительно сходной с ходом приспособления указанных гималайских видов; напротив, их ареалы являются в некоторых случаях весьма обширными.

В дальнейшем мы даем краткий обзор морфогенеза подрода *Cylactis* и стимулировавших его факторов, отчасти по ранее опубликованной работе (Эйхвальд, 1952).

Виды подрода *Cylactis* не относятся к древнему типу одеревенелых или полуодеревенелых, шиповато-полулазящих растений с мощными шипами. Это — травянистые, сравнительно небольшие растения; они имеют прямостоячие плодоносящие побеги (стебли), тогда как стерильные однолетние побеги костяники каменистой — лежачие и не дают ни цветов, ни плодов. Редукция шипов у представителей подрода *Cylactis* наблюдается в следующей последовательности: *R. xanthocarpus* — низкорослое травя-

нистое растение с крепкими крючковатыми шипами; *R. humulifolius* еще имеет игольчатые шипы, и у *R. saxatilis* частично сохранились маленькие игольчатые шипики, но часто они и совсем отсутствуют; наконец, *R. arcticus* уже не имеет никаких игольчатых образований. Виды подрода *Cylactis* являются примером приспособления к долгой, обильной снегом бореальной зиме и к экологическим условиям в низком травянистом покрове, где древние шипы рода не имеют значения и поэтому исчезают или уже полностью редуцировались. Для этих видов характерна редукция вегетативных частей как явление длительной адаптации — регрессивного анагенеза; отметим глубокий эволюционный характер этого приспособления.

Аналогичные явления адаптации свойственны небольшому подроду *Dalibarda*, виды которого (за одним исключением) распространены в бореальных областях. Один из них, *R. Fockeanus*, может быть рассматриваем как пример приспособления к высокогорному субальпийскому поясу.

В систематическом отношении неоднородный подрод *Dalibarda* имеет общие черты с подродом *Cylactis*. Их существенное различие состоит в том, что у видов *Cylactis* цветы расположены на травянистых однолетних стеблях, а у видов *Dalibarda* — на лежащих, уже одеревенелых стеблях предшествующих лет.

Один из видов, *R. lasiococcus* A. Gray, представляет собой растение с тройчатыми листьями, с ползучими и образующими на узлах корни стеблями и с цветами, напоминающими цветы земляники. Этот вид приспособился к богатой гумусом лесной почве. Встречается в Британской Колумбии и в Каскадных горах. Другой вид, *R. pedatus* Sm. (рис. 8), настолько внешне сходен с видами *Arctici*, что его включение в другую группу (Фокке, 1910) обусловлено, главным образом, вышеуказанным различием в расположении цветов на многолетних стеблях вместо однолетних. В отношении листьев и цветов он настолько сходен с *R. arcticus*, что их родство очевидно, несмотря на то, что *R. pedatus* имеет частично пятерные листья. Это также вид травяного яруса с ползучими стеблями, красными цветами и характерными для *Arctici* вкусными плодами. *R. pedatus* является представителем богатых гумусом лесов северо-западной части США; он входит в состав флоры более прохладного горного пояса и часто произрастает на гниющих стволах деревьев и пнях. По Левейе (Léveillé, 1909) *R. pedatus* встречается и в Японии, имея, таким образом, в настоящее время разрозненный ареал.

Таким образом, в упрощении вегетативных частей подроды *Cylactis* и *Dalibarda* имеют общие черты. Процессы редукции у видов обоих подродов протекали в течение длительного времени, в позднем третичном периоде и в антропогене; развитие жизненной формы видов этих подродов совершалось параллельно со времен миоцена и плиоцена, когда началась дифференциация климата. Современная форма этих видов указывает на приспособле-

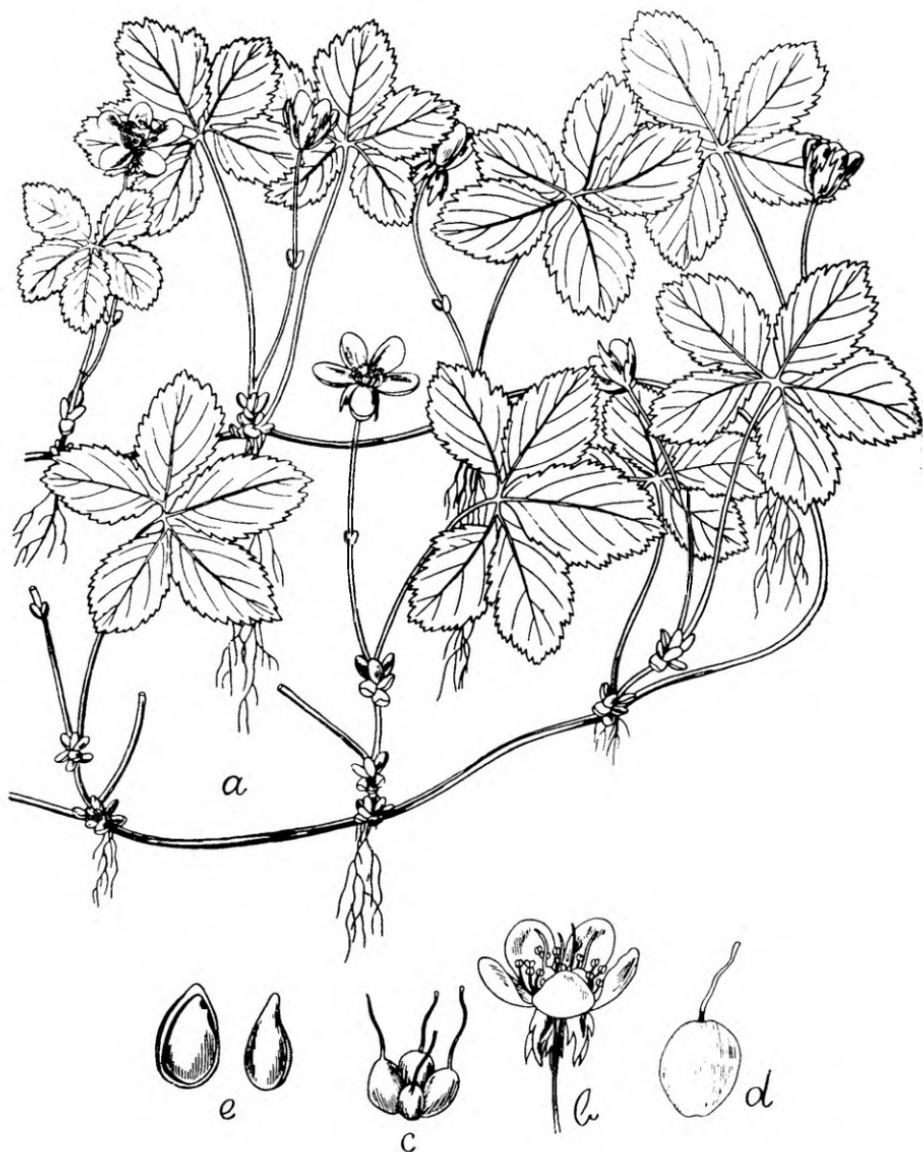


Рис. 8. Ежевика стоповидная, *Rubus pedatus* Sm. (подрод *Dalibarda*): *a* — цветущее растение; *b* — цветок; *c* — сборная многокостянка; *d* — костянка; *e* — косточка; (по Гукеру; *d* и *e* в увеличении).

ние к более или менее снежной зиме. Параллельно происходившая адаптация — пример эволюционного параллелизма.

Хотя адаптация горных видов всех, в том числе и растущих в изобилующих снегом областях была обусловлена похолоданием климата, ее конечные результаты у отдельных видов были различ-

ными. Часть видов, а именно современные эндемики, были в состоянии приспособиться к зиме и существуют до настоящего времени, но они лишились эволюционной пластичности и оказались неспособными расширить ареалы. Прогресс вида в направлении расширения ареала является лучшим доказательством его внутренней динамики и способности конкурировать в борьбе за существование.

Таковыми динамическими видами показали себя в большей или меньшей степени три вида подрода *Cylactis*; два из них, *R. saxatilis* и *R. arcticus*, оказались способными образовать обширные бореальные ареалы, один, *R. humulifolius*, — несколько меньший ареал.

Один из этих трех видов, *R. arcticus*, более или менее становился в качестве вида еще до ледникового времени; этот последний вместе с интергляциалами сформировал его окончательно. Но и костяника каменистая не является особенно молодым видом и, несмотря на свою полиплоидность, возникла, по-видимому, в плиоцене. На это указывают находки ее семян в интергляциалах Европы; на территории Советского Союза также был сделан ряд находок *R. saxatilis* в интергляциале рисс-вюрм, например, в бассейне р. Березины и на Валдайской возвышенности (Сукачев, 1938). Интергляциальные находки *R. saxatilis* представляют собой главнейший имеющийся у нас палеоботанический материал по роду *Rubus*; материалы более отдаленных геологических эпох отсутствуют почти полностью. На относительную древность костяники указывает и то обстоятельство, что ее ареал обширен и отчасти разрознен.

Повторные ледниковые времена плейстоцена с чередующимися интергляциалами были тяжелым испытанием для адаптационной способности видов. Мы видим, что некоторые из них, как, например, поленика арктическая и костяника каменистая, оказались пластичными видами, образовавшими обширные ареалы. Обладая большой динамикой распространения, первый из них является прогрессивным в отношении образования новых таксонов. Сохранившиеся в Китае и других частях Восточной Азии горные и субальпийские эндемики отличаются, наоборот, статическим характером. Это виды, лишенные эволюционной пластичности, находящиеся как бы в стадии выключения из эволюционных процессов.

Помимо бореальных (т. е. принадлежащих к северному умеренному поясу) и горных, в вегетативном отношении сильно редуцированных видов, следует остановиться на некоторых видах южного умеренного пояса, адаптация которых протекала таким же образом. Поскольку род *Rubus* распространен преимущественно к северу от экватора, число редуцированных видов южного умеренного пояса весьма ограничено. Остановимся на трех из них.

Первый из этих видов — упоминаемый в разделах I и IV *R. Gunnianus* Hook. из подрода *Dalibarda*. Это подлинный карли-

ковый вид богатых гумусом лесов Тасмании; как и северо-американский *R. pedatus*, он часто растет на гниющих стволах деревьев и на пнях. Это лишенное шипов растение.

Следующим примером могут служить два представителя подрода *Comaropsis*. Первый из них — *R. radicans* Cavan., произрастающий в богатых гумусом лесах Чили, второй — распространенный в области Магелланова пролива и на Фолклендских островах *R. geoides* Sm. Это растения с редуцированными вегетативными частями, имеющие ползучие, образующие на узлах корней, полуодеревенелые стебли и сохранившие шипы. По ходу адаптации они интересным образом представляют переходные формы между андийскими и максимально редуцированными бореальными видами.

VII

АДАПТАЦИЯ К ЖИЗНЕННЫМ УСЛОВИЯМ ПЕРИГЛЯЦИАЛЬНЫХ ОБЛАСТЕЙ ПОДРОД *CHAMAEMORUS*

В эволюционном становлении видов рода *Rubus* изолированное место занимает монотипный представитель подрода *Chamaemorus* — морошка приземистая, *R. chamaemorus*. Поскольку филогенез этого вида непосредственно связан с ледниковым временем, то для понимания его формирования следует остановиться на тех факторах плейстоцена и древнего голоцена, от которых зависела флора того времени. Эти вопросы были частично рассмотрены автором в одной из его более ранних работ (Эйхвальд, 1952).

Влияние прогрессирующего ледникового времени на растительный покров было огромно. Прежде всего, это означало гибель всей растительной жизни на пространствах, покрытых материковым льдом, откуда лишь часть животного мира смогла спастись, тогда как растительность погибла. Однако данные фитопалеонтологии вместе с данными систематики и филогенетической географии растений убедительно показывают, что, наряду с чисто деструктивным влиянием ледникового периода, непосредственно обнаруживается его конструктивное, направляющее эволюцию воздействие в тех случаях, когда изменения климата не были слишком резкими, и у растительности перигляциальных областей было достаточно времени приспособиться к новым жизненным условиям, к созданию новых, поражающих своим обилием адаптивных форм.

В освободившихся ото льда областях процесс обновления растительного покрова как в интергляциалах, так и по окончании ледникового времени, по-видимому, происходил относительно быстро; создавались широкие возможности для зарождения новых таксонов и их адаптации к изменившимся и продолжавшим изменяться условиям среды.

Проблемы органической жизни ледникового времени представляют большой интерес. Хотя фактический материал, необходимый для непосредственного разрешения этих вопросов, недостаточен, все же при диалектическом анализе данных проблем большинство пробелов может быть устранено. Это относится также к вопросу о возникновении морошки приземистой и о ее формировании как вида.

Ареал морошки приземистой является циркумполярным и носит субарктический и бореальный характер, доходя в основном до северной границы материка Евразии; мы находим морошку также на Новой Земле вплоть до 74° сев. шир. и в Гренландии, где она по Остенфельду (Ostenfeld, 1926) встречается лишь на западном побережье до 66° сев. шир. И в Северной Америке морошка приземистая распространена главным образом на материке и в самой южной области арктического архипелага (Simmons, 1913, Полунин, 1940). В восточной части архипелага ее ареал не простирается севернее 65° сев. шир., а на Земле короля Вильгельма доходит примерно до 69° сев. шир.

Ввиду адаптации даже к областям Средней Арктики проблема морошки приземистой представляет исключительный интерес. Поскольку основная задача настоящей работы — выяснение процесса приспособления видов рода *Rubus* в условиях прохладного и холодного климата, остановимся и на вопросе о морошке.

Как уже отмечено, фактический материал, нужный для понимания филогенеза морошки приземистой, является недостаточным. Исходными пунктами должны быть следующие:

1. Своеобразный современный ареал морошки, в особенности его северная граница.
2. Биология и экология вида.
3. Сравнительно большое отличие морфологических признаков по сравнению с другими ежевиками.
4. Октоплоидное число хромосом ($2n = 56$).

Для выяснения вопроса о современном ареале морошки приземистой отметим дополнительно, что, помимо Новой Земли, она встречается и на Шпицбергене [в Исфьорде, $78^{\circ}30'$ сев. шир., Ресволл-Холмсен (Resvoll-Holmsen), 1927; Полунин, 1940]. Ее распространение на Шпицбергене, а, возможно, и на Новой Земле, имеет, по-видимому, реликтовый характер. Андерсон (Andersson, 1910) говорит о современной флоре островов Шпицбергена (Свальбард), что ее иммиграция должна была происходить в условиях более благоприятного климата по сравнению с современным. На это указывают, во-первых, залежи торфа мощностью до одного метра, образование которых в климатических условиях настоящего времени невозможно. Во-вторых, признаком современного ухудшения климата этих островов является наличие ряда растений, которые в настоящее время на Шпицбергене не плодоносят, но семена которых найдены в указанных торфяных залежах. В-третьих, доказательством ухудшения климата является

присутствие в растительности Шпицбергена таких гибридных типов, исходные виды которых там в настоящее время отсутствуют. Вульф (1944) предполагает, что реликтовые виды Шпицбергена (к числу которых мы относим и морошку приземистую) обязаны своим происхождением последнему интергляциалу. Иессен (Jessen, 1921, стр. 90), впрочем, указывает, что цветущая морошка была собрана на Шпицбергене лишь дважды, что указывает на депрессию в биологии цветения этого растения; плодоношение в таких условиях, конечно, отпадает.

О южной границе ареала морошки приземистой известно, что на Урале она достигает 53° сев. шир.; далее южная граница проходит через Алтай и северную Маньчжурию, Сахалин и остров Хонсю. В США она заходит дальше всего к югу в штатах Мэйн и Нью-Гемпшир (42° сев. шир.), однако тамошние местонахождения расположены фактически на моховых болотах горного пояса. В канадской провинции Манитоба южная граница распространения морошки приземистой проходит на 53° сев. шир.

Данные о плодоношении морошки на северной границе ее ареала мы находим у Остенфельда (Ostenfeld, 1926). Иессена (Jessen, 1921) и Нормана (Norman, 1895). Ее плодоношение в Гренландии является относительно редким; по-видимому это зависит от того обстоятельства, что представители обоих полов однодомной морошки не всегда произрастают вместе. Что касается Скандинавии, то Норман отмечает, что в арктической Норвегии морошка плодоносит лишь в определенные благоприятные годы, притом и в самой северной части страны, но в высокогорных поясах внутри страны она даже не цветет. Тот же автор указывает на интересное явление: в более возвышенных районах северного побережья Норвегии каждый год наблюдаются только цветущие мужские индивиды растения. Указывается [Клеве (Cleve), 1901], что в горах северной Швеции этот вид часто является стерильным. Бекетов (1885) отмечает, что плоды морошки приземистой на о. Колгуеве не созревают.

К этим особенностям цветения и плодоношения морошки следует добавить интересное наблюдение, сделанное в Финляндии [Поппиус (Poppius), 1903], согласно которому цветение женских индивидов богаче на открытых, лишенных тени моховых болотах, тогда как цветение мужских индивидов наблюдается главным образом в тенистых местах.

Вследствие особенностей цветения и задержек в плодоношении семенное размножение морошки в северных секторах ареала является затрудненным. Мари-Викторен (Marie-Victorin, 1935) обращает внимание на одну особенность прорастания морошки — ее семена нуждаются в продолжительном созревании. В северных странах, где плоды зимуют на растении, созревание происходит таким образом не на поверхности почвы. Указанный автор даже сомневается в развитии морошки из семени, считая болотную экологию слишком неблагоприятной для развития слабых пророст-

ков. Однако, такая точка зрения оспорима; нет сомнения, что отпадение плодоношения имеет отрицательное значение для растения, которое распространяется с помощью птиц и млекопитающих.

Морошка приземистая обнаруживает большую приспособляемость к суровым жизненным условиям — большую, чем у любого другого вида ежевик. Мы знаем морошку как ацидофильное болотное растение; далее на севере она входит в состав тундровой флоры. Редукция ее вегетативной формы, т. е. морфогенез жизненной формы характерен. Шипы полностью редуцированы, и растение является однодомным, что редко наблюдается у ежевик. Еще более развита экологическая приспособляемость морошки, что выражается в ацидофильности и адаптации к гумидным местам произрастания в условиях низкой температуры долгого зимнего периода. Из арктической Норвегии (Норман, там же) мы имеем сведения о том, что в областях океанского побережья морошка в виде исключения растет на весьма сухой почве. По-видимому, это явление обусловлено океаническим климатом. Известно также (Иессен, там же), что в Гренландии, где свободны ото льда только прибрежные области, этот вид растет в сравнительно сухих, напоминающих верещатник местах.

Из числа биоморфологических свойств морошки назовем ее в совершенстве сформировавшуюся способность размножаться с помощью ползучего корневища, из которого вырастают стебли. Развитие стеблей и их разветвлений протекает весьма медленно, и развитые листья появляются лишь на третьем году (Мари-Викторен, 1935). Такое медленное развитие свойственно многим арктическим растениям. Но морошка приземистая в сущности не арктическое растение: ее ареал лишь частично достигает собственно арктической тундры, и в этих областях растение бывает обычно стерильным. Одним из самых северных мест, где морошка еще может плодоносить, является остров Вайгач (70° сев. шир.). Траутфеттер (Trautvetter) и Миддендорф (Middendorff) (1847) относят ее к числу видов, плодоношение которых на Таймырском полуострове не имеет места к северу от 72° сев. шир. Эта область исследования Т. А. Миддендорфа, т. н. Боганида, входит по Лавренко (1947) и другим авторам в Хетско-Хатангский геоботанический округ Северно-Сибирской низменности; этот округ характеризуют простирающиеся весьма далеко на север редкие леса даурской лиственницы, *Larix dahurica*, а также расположенные в низких частях водоразделов плоскокочковатые болота.

Помимо обусловленных климатом границ, в распространении с помощью плодов имеет существенное значение то обстоятельство, что морошка — однодомное растение. На широте Советской Эстонии она также не плодоносит в тех местах, где представлена популяция лишь одного пола; при вегетативном размножении этой популяции может случиться, что, например, на каком-нибудь

небольшом болоте произрастают исключительно индивиды одного из полов. Незнакомому с особенностями биологии цветения может в таком случае показаться странным, что хотя морошка здесь и цветет, но никогда не плодоносит.

Такая локализация полов в северных частях ареала, где климатические условия и так неблагоприятны для плодоношения, является важным фактором, тормозящим расселение.

Своеобразная биология и экология морошки приземистой непосредственно связаны с ее морфологическим отличием от бореального типа ежевик. Однодомность вида сформировалась полностью; отметим, что склонность к однодомности можно наблюдать и у некоторых других видов подрода *Cylactis*, например, у *R. arcticus*, что, по-видимому, следует считать явлением адаптации к суровому климату. Низкий, редуцированный рост морошки, как это мы видели выше у видов подрода *Cylactis*, также обусловлен приспособлением к климату. Несколько лопастные листья говорят об адаптации к экологии моховых болот; однако такие же кожистые листья имеет и приспособившаяся к океаническому климату поленика звездчатая (*Rubus stellatus*) Поскольку в условиях океанического климата морошка произрастает и в более сухих местностях, очевидна аналогия в складе жизненной формы, экологии и происхождения обоих видов.

С точки зрения жизненной формы цельные листья морошки приземистой указывают на нее, как на неотеническое растение (см. раздел IX)

Проанализировав морфологию, экологию и современный ареал морошки приземистой, мы убеждаемся в том, что, несмотря на ее приспособление к пессимальным условиям в моховых болотах и тундрах, несмотря на соответствующую морфологическую адаптацию, ее нельзя считать арктическим видом; она отсутствует в Высокой Арктике, отсутствует вообще и в Средней Арктике или встречается здесь лишь в качестве реликта из интергляциала (Шпицберген). Морошка приземистая — субарктический вид с замечательными способностями приспособления к жизни в бореальных верховых болотах, вследствие чего и южная граница ее распространения совпадает с обусловленной климатом южной границей этих болот.

Если выше (раздел II) была отмечена морфологическая граница, свойственная распространенным в субтропических странах древним видам ежевик (вечнозеленые, снабженные шипами, полуодеревенелые или одеревенелые шиповато-полулазящие растения), то морошка приземистая означает другую, максимальную границу адаптации, которой достиг этот вид, приспособляясь к пессимальным жизненным условиям. На то, что морошка, действительно, означает крайний предел адаптационных способностей и дисперсионной динамики ежевик, указывает и затрудненность плодоношения в средне-арктических областях; между тем из-

вестно, что и высоко-арктические виды растений плодоносят более или менее нормально.¹

Возникает вопрос об исходных видах, от которых произошла морошка приземистая.

Такие предполагаемые исходные виды действительно существуют. Фокке (1881) полагает, что морошка приземистая могла произойти от распространенной в тихоокеанской части Северной Америки ежевики *R. nutkanus* Moç. или от произрастающего в Японии *R. trifidus* Thunbg. Оба эти вида относятся к тихоокеанскому пространству; это сравнительно крупные, не шиповатые виды, с большими белыми цветами, из подрода *Anoplobatus*. Хотя считать сильно редуцированную в вегетативных частях морошку непосредственно отщепившейся от одного из этих видов представляется сомнительным, опорный пункт для решения вопроса все же имеется.

Попытка реконструкции флоры и растительности плейстоцена и раннего голоцена приводит нас к выводу, что в то время в связи с похолоданием климата начали формироваться новые, прогрессирующие типы, которые хотя бы относительно были близки к упомянутым двум видам (*R. nutkanus*, *R. trifidus*). В результате адаптации новых типов к условиям ледникового времени и должна была возникнуть своеобразная морошка приземистая. Она является конечным звеном непрерывной филогенетической цепи, которая могла начинаться близкими к *R. nutkanus* или *R. trifidus* формами и заканчивается современной морошкой. Все промежуточные звенья с меньшим потенциалом адаптации выпали, погибли в суровых и сложных условиях существования того времени.

Очаг возникновения современной морошки, по-видимому, находился в Северной Америке или на Дальнем Востоке. У сложившегося в течение ледникового времени вида были возможности миграции на восток и на запад, так как на месте нынешнего сравнительно неглубокого Берингова моря еще в первой половине плейстоцена существовала Берингия, т. е. суша, соединявшая Азию с Северной Америкой. Что второе связующее звено между Европой и Северной Америкой находилось в северной части Атлантики, нами уже указывалось. Таким образом, перед новым, приспособившимся к суровому климату видом открылись возможности образования большого циркумполярного ареала.

В одной из своих прежних работ (1952) автор придерживался той точки зрения, что морфогенез морошки приземистой должен был происходить в условиях перигляциальной тундры. В исследованиях В. П. и М. П. Гричук (1950) отвергается существование перигляциальной тундры в Ленинградской области и на располо-

¹ В настоящей работе используются понятия «высоко-арктический», «средне-арктический» и «субарктический», или Высокая Арктика, Средняя Арктика и Субарктика. Субарктика соответствует примерно лесотундровому поясу, Средняя Арктика — тундровому поясу, а Высокая Арктика — полярной области, где отсутствует и тундра.

женных к югу от нее перигляциальных территориях. Исходя, в первую очередь, из наличия пыльцы полыней (*Artemisia*) в палинологических пробах Ленинградской области, вышеназванные авторы доказывают, что не могло и быть перигляциальной тундры, перигляциального леса или перигляциальной степи, а существовала особая, комплексная перигляциальная растительность; в ней, наряду с видами *Artemisia* (пыльца которых раньше отчасти ошибочно считалась пыльцой ив) встречались также *Dryas octopetala* и *Rubus chamaemorus* (в Колпине, Охте и Токсове) и ивы. Эти данные проливают новый свет на проблему происхождения морошки и обуславливают автора настоящей работы внести некоторые поправки в трактовку этой проблемы. Если выше было указано, что в настоящее время морошка растет не только в тундре и верховых болотах, но в условиях океанического климата также и в сухих местностях (в Гренландии и Норвегии), то сохраняет силу точка зрения на перигляциальное происхождение морошки, но не в тундре, а в условиях, которые характеризуют экологию этого вида и в настоящее время в Гренландии и на побережье северной Норвегии. Эти условия должны были быть сходными также в перигляциальных областях плейстоцена и древнего голоцена. Места произрастания морошки в бореальных верховых болотах являются вторичными. Следует, наконец, предположить, что таким же образом в областях с океаническим климатом возник *R. stellatus* из подрода *Cylactis* (см. Специальную часть)

VIII

ПУТИ СТАНОВЛЕНИЯ НОВЫХ ВИДОВ ЕЖЕВИК. ПОЛИПЛОИДЫ И ПСЕВДОГАМНЫЕ ТАКСОНЫ

Понятие вида у Линнея было понятием морфологическим и статическим, свободным от эволюционной динамики, так как вид понимался в то время как нечто постоянное и неизменное. Род *Rubus* во времена Линнея был еще так мало известен, что в первом издании «Species plantarum» этого автора описаны лишь 10 видов ежевик. Линней подразделяет их на две группы; в первую, *Frutescentes*, входят 7 видов: *R. idaeus*, *R. occidentalis*, *R. hispidus*, *R. caesius*, *R. fruticosus*, *R. canadensis* и *R. odoratus*; во вторую группу, *Herbacei*, включены им лишь три травянистых вида: *R. saxatilis*, *R. arcticus* и *R. chamaemorus*. Хотя основы систематической классификации Линнея формально-морфологические, они сохраняют силу до настоящего времени, являясь той базой, на которой построены не только позднейшие системы и классификация, но и классическое, создавшее эпоху эволюционное творчество Дарвина, его «Происхождение видов» (1859) и другие труды.

Современная, основанная на эволюции систематика понимает вид как звено в длинной филогенетической цепи, как этап эволюционного становления; это относится и к роду *Rubus*. Фокке, этому выдающемуся систематику-морфологу ежевик, удалось создать удовлетворительную систему рода и удовлетворительную классификацию его видов. И хотя более крупные группировки системы Фокке — некоторые установленные им подроды — следует рассматривать в известной мере как конвенциональные, систематически меньшие группы — филогенетические ряды — разграничены им сравнительно точно и верно.

Это достижение весьма значительно, если иметь в виду, что монографу ежевик приходилось делать заключения главным образом на основе гербарных материалов; в творчестве Фокке (Focke, 1910—1913 и другие работы) таким образом выявляется эволюционизм широкого размаха (см. Юзепчук, 1940).

Однако понятие вида изменилось и дополнилось, значительно изменился и усовершенствовался со времени Фокке и подход к таксономическому разграничению видов в роде ежевика. Прежде всего, ряд меньших, чем вид, единиц, подвидов (географических рас) в большинстве современных флор получил «жизненные права» в качестве видов, что является вполне оправданным. По существу это вносит мало изменений в основу системы. Значительно большие изменения произошли однако в связи с включением в нее многочисленных заново описанных микровидов.

Концепция вида таким образом заметно изменилась и пополнилась. Если Комаров (1940) весьма осторожно, можно даже сказать с известным сомнением, относился к вопросу о включении в систему видов экологических и климатических элементов, т. е. экотипов и климатипов, то Розанова (1946, 1947) и в еще большей мере Синская (1930, 1948) выдвигают концепции, согласно которым вид является экологической единицей, которая, в свою очередь, состоит из более мелких единиц, экотипов (или климатипов). Во введении к своей основной работе Синская (1948, стр. 3) указывает, что она подходит к виду как к популяции, и далее говорит: «Вид мы стремились исследовать как совокупность популяций и свои филогенетические истолкования и выводы базировали в основном на закономерностях в изменениях состава конкретных популяций соответственно сменам конкретных местообитаний в природе».

С этой точки зрения, помимо экотипов, должны были бы существовать и эковиды (*oecospecies*). В качестве чистоэкологической единицы вид рассматривается все же редко. Обычно более крупной систематико-экологической единицей является экотип, и, придерживаясь этого взгляда, Розанова (1945, 1947) и Синская (1948) считают экотип соответствующим подвиду. У Турессона (Turesson, 1942 и др. работы) экотип также соответствует обычно подвиду, и примерно на той же точке зрения стоят Клаусен, Кек и Хизи (Clausen, Keck and Hiesey, 1940)

В обоснование своей установки Розанова (1947, стр. 73) говорит: «Если при выделении систематических единиц не учитывать среды, в которой живут растительные организмы и к которой они приспособляются, то и вид не следует связывать с определенным ареалом. Такое положение неправильно, так как систематические категории немислимы в отрыве от среды, в которой протекает их жизненный путь. В систематических работах можно не употреблять экологические термины, чтобы не вводить новых, необычных слов и не создавать путаницы, но систематические единицы, как подвид, разновидность, — должны быть восприняты как географические или экологические единицы».

Определяя понятие вида, Синская (1948, стр. 494) находит, что вид не является единообразным на протяжении всего ареала, но образует систему экотипов, в которой, с одной стороны, находит выражение приспособление вида к изменяющимся жизненным условиям, с другой же стороны, экотипы представляют собой зачатки новых видов. Однако и экотипы, подобно видам, являются полиморфными системами, хотя и с меньшей амплитудой и с меньшим возрастом. Эти имеющиеся в популяциях каждого экотипа наследственные вариации, зачатки дивергенции, называются изореагентами. Нередко в эту систему экологических таксонов вводится еще промежуточное между изореагентом и экотипом понятие экоэлемента. Фактически устанавливается таким образом иерархическая система вида.

Синская (там же, стр. 502) придерживается той точки зрения, что вид никогда не является полностью единообразным, тогда как Розанова утверждает, что виды при своем возникновении не полиморфны и их полиморфность формируется позднее. Далее Синская находит, что свойственная виду полиморфность вполне согласуется с тем взглядом, что процессы становления вида всегда охватывают большое количество индивидов.

В настоящее время особенную остроту приобрел вопрос о происхождении видов. Многочисленные культурные типы растений, выведенные И. В. Мичуриным, служат реальной исходной основой для уточнения как понятия вида вообще, так и вопроса о происхождении видов и об их филогенетическом становлении в спонтанном растительном покрове.

В новейшее время из числа ботаников Союза ССР проблемой вида занимались Васильченко (1949), Купревич (1949), Долгушин (1949), Баранов (1954), Васильев (1954), Шишкин (1954), Бочанцев и Липшиц (1956), Кондратюк (1957) и многие другие. Две последние работы интересны в том отношении, что вопросы амплитуды вида рассматриваются в них различно, а именно с точки зрения отрицания или же признания существования микровидов. Теория и история вида излагаются в труде Тахтаджяна (1955).

В небольшой работе, посвященной вопросам вида, Васильченко занимает отрицательную позицию в отношении т. н. хромосомаль-

ной систематики Розановой (1946), а также в отношении иерархической внутривидовой систематики Синской (1948). Отрицательной точки зрения он придерживается и в отношении некоторых других положений последнего автора.

Таким образом, проблема вида и вопросы происхождения видов стали особенно актуальными среди систематиков Союза ССР. За последние годы число работ, посвященных этим вопросам, в Советском Союзе сильно возросло, причем в подавляющем большинстве они носят полемический характер. Даже краткое изложение их содержания было бы нелегкой задачей, которая, к тому же, не входит в рамки настоящей работы. Нет сомнения, что эти актуальные проблемы будут в дальнейшем успешно разрешены. Точки зрения автора настоящей работы на отщепление новых типов и становление видов в роде *Rubus* изложены в последней части данного раздела и в разделе XIII.

Ход отщепления новых видов отличается большой сложностью. Келлер (1948, стр. 201, § 16) отмечает, что господствующие в среде факторы оказывают на растения влияние в отношении как отбора, так и изменчивости, вызывая реакции приспособления, и что естественный отбор непосредственно связан таким образом с изменением растений.

Выше были приведены примеры статики одних видов рода ежевик и динамики других видов. Учение Дарвина о происхождении видов доказывает, что именно динамические, т. е. эволюционно прогрессирующие виды являются теми исходными типами, от которых отщепились и отщепляются новые, более молодые типы; одним из таких «новых» видов в роде ежевик является поленика бесстебельная, *Rubus acaulis* (см. Специальную часть).

С точки зрения отщепления видов большое значение имеют изменения, обусловленные миграцией. При переходе к новым, отличным от прежних условиям существования происходит процесс переустройства обмена веществ у отдельных типов, их экологическая дифференциация, географически обусловленное изменение. При этом наблюдаются изменения, протекающие параллельно. Примерами такой параллельной изменяемости могут служить *Rubus acaulis*, отщепившийся от *R. arcticus*, и разновидность поленики арктической, *R. arcticus* var. *grandiflorus* Printz (см. раздел XIII).¹

В противоположность прогрессивной изменяемости видов, обусловленной эволюцией, их пребывание в статическом состоянии представляет собой консервативное явление. Статические виды могут быть жизнеспособными, не обладая в то же время способностью к расселению, т. е. к расширению ареала. У таких статических видов редко наблюдаются явления дивергенции. Отсутствие этих явлений обусловлено, в первую очередь, по большей части

¹ В настоящем исследовании, к сожалению, не могли быть использованы важные статьи сборника «Проблема вида в ботанике I», вышедшем из печати в конце 1958 года.

ограниченным ареалом статического вида, где отсутствуют большие различия в экологических условиях, вызывающие отщепления у видов с обширными ареалами.

В каждом пришедшем в статическое состояние виде кроются таким образом зачатки элиминации (гибели). Элиминация, в свою очередь, является по Дарвину конечной стадией борьбы за существование для тех видов, которые не обладают необходимой пластичностью в изменяющихся условиях климата и конкуренции. Наилучшим примером таких статических видов в роде *Rubus* могут служить эндемики Китая и Гималаев из подрода *Cylactis* — *R. fragarioides*, *R. allophyllus*, *R. minusculus*, *R. defensus*.

Отщепление видов, их становление протекало в роде ежевика различным образом. Новые диплоидные, с неизменяющимся числом хромосом типы ежевик могли возникнуть путем весьма длительного естественного отбора из древних диплоидных видов. Однако новые типы могут возникнуть и путем внутривидового скрещивания популяций того же вида, т. е. в качестве внутривидовых гибридов. Возможно, что большое число диплоидных видов сформировалось этим последним путем, причем такой способ становления был весьма значительным. Представляется вероятным, что этим способом возникли и многие диплоидные виды рода *Rubus*, в том числе *R. arcticus*, одно из дошедших до современности звеньев длинной филогенетической цепи. У таких древних типов часто имеются близкородственные виды по большей части с весьма отдаленными, обособленными ареалами, как это мы видим у поленики арктической (филогенетический ряд *Fragarioides*).

Происходящие в пределах древних диплоидных видов эволюционные процессы отщепления обычно обусловлены длительным воздействием изменяющихся климатическо-экологических факторов на растительный организм. Периферические части обширных ареалов с их различными климатическими и экологическими условиями часто бывают теми территориями, где происходит отщепление новых типов.

Противоположностью длительного становления является скачкообразное возникновение видов. Известно, что такие, т. н. мутационные отщепления происходят внезапно, и требуется обычно более или менее продолжительный срок для того, чтобы новый тип либо сформировался в качестве спонтанного вида, либо погиб.

Со скачкообразным возникновением непосредственно связана полиплоидность в растительном мире. Скачкообразно возникшие виды называются автополиплоидами; возникшие таким образом виды имеют обычно удвоенное число хромосом.

Для выяснения причин возникновения полиплоидов назовем Тэкхольма (Täckholm, 1923), который показал, что виды шиповника северных стран имеют обычно более высокое число хромосом. Особенно интересным оказалось позднейшее открытие Хагерупа (Hagerup, 1927), который установил, что найденный им в Гренландии *Empetrum hermaphroditum* (Lge.) Hagerup имеет по срав-

нению с близким, более южным видом *E. nigrum* удвоенное (тетраплоидное) число хромосом, т. е. $2n = 52$ вместо обычного $2n = 26$. Будучи заинтересован явлением полиплоидности, Хагеруп исследовал позднее этот вопрос в Африке, в расположенном на среднем течении Нигера Тимбукту. Из следующей, опубликованной в 1932 г. работы Хагерупа мы видим, что и в Тимбукту, в условиях сравнительно высокой температуры и больших климатических контрастов, наблюдается полиплоидность видов флоры.

Хагеруп доказал таким образом, что полиплоидия вызывается крайними условиями, в которых живут растения. Позднее Мanton (Manton, 1934) показал, что западно-европейские расы (подвиды) крестоцветного *Biscutella laevigata* имеют различное число хромосом. Представители этого вида, распространенные на изменности к северу от Альп, диплоиды ($2n = 18$), тогда как типы, произрастающие в Альпах, по-видимому, все полиплоиды ($2n = 36$).

Богаты выводами и интересны работы советских ученых Соколовской и Стрелковой (1938, 1939, 1940, 1941, 1948 и 1948 а), посвященные полиплоидии растений. Эти авторы исследовали карриологически флору горных областей — Алтая, Кавказа, Памира, с одной стороны, и флору острова Колгуева (69° сев. шир.) в Баренцовом море, с другой. При этом выяснилось, что полиплоидия встречается не во всех родах (так, например, полиплоидные виды отсутствуют в родах *Trollius* и *Pedicularis*). Напротив, число полиплоидов оказалось большим у злаковых и у большинства сложноцветных, которые в известных условиях особенно склонны к полиплоидии. Авторы установили, что из общего числа видов выше-названных горных областей и острова Колгуева полиплоиды составляют на Кавказе 48%, на Алтае — 65%, на Памире — 85% и на острове Колгуеве — 64%. Число полиплоидов в растительности последнего относительно снижается наличием аркто-альпийских элементов, среди которых полиплоидов лишь 36%, а диплоидов 64%. Процент полиплоидов среди собственно арктических видов о. Колгуева, напротив, достигает 92, т. е. является исключительно высоким.

Аналогичные данные получил Фловик (Flovik, 1940), который установил, что число полиплоидных видов высоко-арктического архипелага Шпицбергена превышает 80%, а у злаковых даже 90%.

Изучая кариоэкологию и кариогеографию арктических злаковых, Фловик (1938) пришел к выводу, что удвоение нормального диплоидного числа хромосом обычно у растений, которые распространились или распространяются из умеренного пояса в арктические области, но аналогичные процессы имели и имеют место также и у растений Арктики. Эта полиплоидия обусловлена скачкообразно возникающей дивергенцией, и конечным результатом дальнейшей эволюции возникающих таким путем типов является

становление новых видов, лучше приспособленных к пессимальным жизненным условиям.

Такая скачкообразная дивергенция видов в суровых экологических условиях вызывается переустройством процесса обмена веществ соответствующих растений, т. е. это явление адаптации. Полиплоидия же сама по себе — явление, сопутствующее этому процессу.

Вульф (1937) и Розанова (1946) показали, что в условиях арктического климата происходит интенсивное отщепление полиплоидных рас; при этом, чем шире распространение известного вида, тем более вероятно возникновение полиплоидных типов в крайних климатических условиях. Полиплоидные расы имеют географические ареалы, которые отличаются от ареалов диплоидных исходных видов и соответствуют особым условиям той среды, в которую попадает данное растение. Вообще замечено, что древние виды, произрастающие в областях своего возникновения и имеющие сформировавшиеся ареалы, являются обычно диплоидными и не обнаруживают сколько-нибудь заметной тенденции к новым отщеплениям. Напротив, среди мигрирующих видов наблюдается сравнительно большой процент полиплоидов.

О том, как происходит удвоение числа хромосом при скачкообразном отщеплении видов, высказывают свои соображения Вульф (там же). Соколовская и Стрелкова (там же). По мнению этих авторов удвоение числа хромосом обусловлено, по-видимому, нарушением в редукционном делении половых клеток,¹ вызываемым крайними жизненными условиями в арктических и высокогорных областях. Удвоение числа хромосом, т. е. отпадение их редукционного деления, обусловлено отщеплением нового таксона, который качественно более или менее отличается от исходного вида; отпадение редукционного деления облегчает дальнейшую адаптацию нового таксона к крайним жизненным условиям.

Вышеизложенная точка зрения на скачкообразное отщепление полиплоидов и их становление не представляет собой правила без исключений. Из ряда примеров мы видим, что такие исключения бывают нередко. Не останавливаясь подробнее на этом вопросе, отметим, что Клаусен, Кек и Хизи (Clausen, Keck and Hiesey, 1940), производя экспериментальные исследования в горах Сьерра Невада (Сев. Америка), установили, что вызываемое крайними жизненными условиями возникновение полиплоидов не находит подтверждения в условиях Сьерры Невады, где ряд видов, произрастающих на низменностях, оказались тетраплоидными, а ряд горных видов, наоборот, диплоидными. Такие же данные были получены в результате изучения некоторых арктических видов. Хагеруп (Hagerup, 1933) указал, что арктический тип *Vaccinium uliginosum* (ssp. *microphyllum* Lge.) является диплоид-

¹ Отметим, что редукционное деление происходит не в половых клетках, а при возникновении микроспор и макроспор.

ным, а обыкновенный более южный *V uliginosum*, напротив, полиплоидным.

Несмотря на исключения, большинство фактов говорит за то, что автополиплоидные таксоны филогенетически моложе диплоидных и что начало их возникновения было вызвано начавшимся в плиоцене и продолжавшимся ухудшением климата, которое стимулировало скачкообразные отщепления. Розанова (1947 стр. 80) характеризует это явление следующим образом: «Все говорит за то, что полиплоидные виды — флористически более молодые, приуроченные, очевидно, к концу третичного или к началу четвертичного периода. Полиплоидия является одной из форм реакции вида на новые, несвойственные ему условия. Можно считать, что эти условия являются для вида «крайними», но это далеко не значит, что высокогорные или арктические условия будут для всех видов крайними. С этой точки зрения станет понятным, что многие древние роды не дают совсем полиплоидных видов, а также и то, что у некоторых видов полиплоидные расы распространены к югу, а диплоидные к северу. Таким образом, говоря о закономерности в распространении полиплоидов, следует сказать, что закономерность эта выражается не в том, что полиплоидные виды возникают на севере или в жарких пустынях, а в том, что полиплоидные расы возникают в несвойственных для вида условиях среды, причем реакция эта свойственна более молодым видам».

Скачкообразно возникающая (мутационная) полиплоидия представляет собой таким образом явление, сопутствующее отщеплению новых видов в высокогорных, арктических и субарктических условиях, а частично и в прохладно-бореальном климате.

Диалектика убеждает нас в том, что скачкообразная дивергенция автополиплоидов происходит вместе с редукцией вегетативных частей видов и является огромным по значению эволюционным фактором в становлении ледниковой и послеледниковой флоры северных стран. Лучшим доказательством этого положения могут служить полиплоидные виды ежевик, редукция вегетативных частей которых (т. е. морфологический регресс) представляет собой, с другой стороны, явление глубоко биологического прогресса.

Распространяя общие основы возникновения полиплоидов на бореальные и субарктические типы рода *Rubus*, отметим, что часть бореальных полиплоидов рода ежевик, возможно, является скачкообразно возникшими автополиплоидами, как, например, тетраплоидный *R. humulifolius*. Розанова (1946, стр. 125) считает таковым и тетраплоидный *R. sachalinensis*, который значительно ближе к *R. strigosus* восточной части Северной Америки, чем к *R. vulgatus* Евразии (оба диплоиды). Автор настоящей работы считает сахалинскую малину гибридно возникшим полиплоидом, одним из исходных видов которого мог бы быть *R. strigosus* или какой-либо другой, сходный с ним, но в настоящее время уже не существующий вид.

Весьма изолированный в системе *R. chamaemorus*, напротив, несомненно является скачкообразно возникшим полиплоидом, но не тетраплоидом, а октоплоидом ($2n = 56$). Октоплоидная морошка приземистая возникла из соответствующей тетраплоидной формы, которая в настоящее время не существует и происхождение которой, как и морошки приземистой, было вызвано пессимальными экологическими условиями. Морошка является таким образом полиплоидом во второй степени и должна была возникнуть по схеме: диплоид \rightarrow тетраплоид \rightarrow октоплоид, причем промежуточное звено с тетраплоидным ($2n = 28$) числом хромосом в ходе филогенеза выпало. Эта элиминированная в эволюционном процессе промежуточная ступень и является тем звеном филогенетической цепи, в результате отсутствия которого монотипная морошка приземистая систематически и экологически изолирована, будучи в рамках рода *Rubus* до известной степени как бы чужеродным явлением.

Что касается видов ежевик, распространенных в тропических высокогорных поясах (в особенности видов подрода *Orobatus*), то мы не имеем посвященных им кариоцитологических исследований, а следовательно, и данных о характерном для них числе хромосом. Учитывая суровые экологические условия в высокогорных поясах Анд, можно предполагать, что по крайней мере часть андийских видов ежевик являются полиплоидами. Это тем более вероятно, что род *Rubus* вообще склонен к полиплоидии.

Таким образом, значение полиплоидии в эволюции видов растений весьма велико. Основательный обзор этого явления дает Стеббинс (Stebbins, 1956).

В то же время полиплоидия (называемая также геномной мутацией) начинает приобретать все более важное значение в селекции культурных растений. Баранов (1954, 1956), Курт (Kurth, 1957) и многие другие авторы показали на фактах большие результаты, достигнутые гибридизаторами в селекционной работе.

Полиплоидные, полученные экспериментальным путем культурные таксоны имеют обычно более крупные листья, цветы, плоды и семена; нередко они отличаются также более высоким ростом (гигас-формы), и их физиологические показатели обычно лучше, чем у исходных диплоидных видов. На этом и основывается их превосходство в качестве культурных растений.

Наряду со скачкообразным возникновением типов, большое значение имеет возникновение новых типов путем внутривидовой гибридизации, т. е. путем скрещивания многочисленных популяций вида, как это нами уже отмечалось в настоящем разделе. И этот путь становления может быть весьма продолжительным, хотя и не всегда в геохронологических масштабах. *R. arcticus* является одним из таких, дошедших до настоящего времени звеньев развития, формирование которых происходило путем внутривидового скрещивания в определенных исходных областях, после чего имело место последовательное расширение ареала молодого динамиче-

ского вида. Несмотря на свой возраст, *R. arcticus* не застыл в статическом положении; в его пределах происходят новые отщепления (см. подробнее в Специальной части).

Кроме уже рассмотренных способов возникновения, имеется еще один путь формирования видов. Это также путь скрещивания, но не внутривидового, а межвидового. Возникшие путем межвидовой гибридизации новые типы часто так же представляют собой полиплоиды, как и автополиплоиды.

Образовавшиеся путем межвидовой гибридизации полиплоиды называют а л л о п о л и п л о и д а м и, и такие типы встречаются также в роде ежевика. Если межвидовые дикорастущие гибриды оказываются способными выдерживать конкуренцию в борьбе за существование, если они в состоянии плодоносить, то из них могут сформироваться спонтанные виды растительного покрова. Однако обычно наблюдается, что межвидовые гибриды стерильны и поэтому неспособны к борьбе за существование. Такими, по крайней мере в настоящее время неспособными к видовому становлению межвидовыми гибридами являются два встречающихся в Эстонской ССР гибрида — гибриды *R. arcticus* × *R. saxatilis* (*R. castoreus*) и гибриды *R. chamaemorus* × *R. saxatilis* (*R. Tranzschelii*), которые рассматриваются ближе в Специальной части.

К числу спонтанных аллополиплоидов гибридного происхождения бореальной флоры принадлежат, по-видимому, два распространенных в Эстонии вида ежевик. Это тетраплоиды ($2n = 28$) *R. caesius* и *R. saxatilis*, из числа же отсутствующих у нас бореальных видов, вероятно, также *R. sachalinensis* и, весьма вероятно, *R. humulifolius*, который, однако, может быть и автополиплоидом.

С проблемой происхождения видов связан и вопрос о микровидах в роде ежевика. Выяснено, что истоки этого явления кроются в межвидовой гибридизации. Как известно, число микровидов исключительно велико в сравнительно большой группе *Moriferi* из подрода *Eubatus*, а именно у видов этой группы, встречающихся в Европе. Входящие в эту группу виды непрерывно образуют новые типы в столь поразительном изобилии, что число описанных до сих пор микровидов превышает уже две тысячи. Различение отдельных типов группы *Moriferi* затрудняется наличием большого числа широко распространенных переходных и промежуточных форм, таксономические связи которых указывают на две или три группы типов (коллективные виды). При этом важно то обстоятельство, что весьма большое число типов является полиплоидами. Ряд исследователей, каковы Эрнст (Ernst, 1918), Лидфорс (Lidforss, 1914), Густафсон (Gustafsson, 1930, 1933), Розанова (1946, 1947, 1948) и другие, установили, что микровиды рода *Rubus* — апомиктические, бесполом путем размножающиеся таксоны, получившие начало от межвидового скрещивания и, во-вторых, что апомиксис обусловлен межвидовым скрещиванием, результатом которого и являются апомиктические типы, неспособные к половому размножению.

Уже Фокке (Focke, 1881) установил путем опытов по скрещиванию видов группы *Moriferi*, что экспериментально полученные гибриды имеют сходство лишь с использованными для скрещивания материнскими растениями; с другой стороны, выяснилось, что их половая потенция значительно ослаблена. Из этого Фокке заключил, что при скрещивании пыльца другого растения фактически не оплодотворяла, а лишь стимулировала внешнее развитие плодов, тогда как семена возникали партогенетически. Это явление апомиксиса он назвал псевдогамией. Позднее Лидфорс (Lidforss, там же) и Густафсон (Gustafsson, там же) показали путем опытов кастрирования, что ряд видов группы *Moriferi*, у которых тычинки были удалены, оказались неспособными образовывать плоды; таким образом было доказано, что пыльца играет лишь стимулирующую роль.

Группа *Moriferi* распространена главным образом в обеих Америках и в Европе. В систематическом отношении к ней особенно близки, с одной стороны, группа северо-американских видов *R. alleghaniensis* Port., *R. Randii* (Bail.) Rydb., *R. pergratus* Blanch., *R. canadensis* L.; с другой стороны, группа европейских видов *R. sulcatus* Vest, *R. plicatus* Weihe et Nees, *R. nessensis* W Hall. Близкое родство групп по обе стороны Атлантического океана показывает, что ареальная дисъюнкция этих видов *Moriferi* сравнительно позднего происхождения и возникла в ледниковое время или в его начале.

Густафсон (Gustafsson, 1930) обращает внимание на одну мало известную работу Пейтерсена (Peitersen, 1921), в которой автор на основе произведенных им опытов утверждает, что среди северо-американских видов *Moriferi* из подрода *Eubatus* нет ни одного апомиктического (псевдогамного) вида, так как опыты со скрещиванием, в которых были использованы вышеназванные *R. alleghaniensis* и *R. canadensis*, дали потомков с промежуточными признаками. Таким образом опытами Пейтерсена доказано, что псевдогамия встречается лишь у распространенных в Европе видов подрода *Eubatus*, а не у близких к ним в систематическом отношении американских видов. Густафсон подчеркивает, что это явление находится в зависимости от того, что псевдогамия европейских типов возникла лишь после отделения их от американских, т. е. в конце плиоцена или в начале ледникового времени, когда имели место огромные сдвиги и перемещения циркумполярной флоры, которые привели виды подрода *Eubatus* в соприкосновение с ранее далекими видами; путем гибридизации с этими последними и возникли европейские псевдогамные таксоны.

Так мы приходим к выводу, что псевдогамия представляет собой возникшую при скрещении аномалию, она означает девиацию в половом размножении соответствующих видов. С точки зрения происхождения и формирования видов она представляет собой не филогенетическое явление, а, возможно, эволюционный тупик. Многочисленные псевдогамные микровиды рода *Rubus*

являются тем самым как бы аномальными, и такие типы рано или поздно, возможно, прекращают свое существование, они элиминируются, если с течением времени половое размножение у них не восстанавливается, что само по себе возможно; в последнем случае из них могут сформироваться спонтанные типы, т. е. виды в прямом значении этого слова. Серьезные сомнения в правильности вышеизложенных точек зрения вызывает, однако, динамика становления псевдогамных таксонов ежевик во флорах Западной Европы. Проблема дальнейшего формирования этих таксонов является, таким образом, еще не разрешенной.

Псевдогамные микровиды ежевик возникли как бы в результате поисков новых эволюционных путей. Микровиды в большинстве случаев полиплоиды, по своему происхождению они могут быть межвидовыми гибридами как автополиплоидов, так и аллополиплоидов, утратившими способность к половому размножению.

Псевдогамные микровиды являются примером возникновения новых направлений в филогенетическом развитии, которые были стимулированы ледниковым временем и продолжаются до сих пор.

В итоге мы видим, что в процессе отщепления новых видов в роде ежевика возникают как статические, так и динамические виды и группы последних. Распространение эволюционно прогрессирующих, но филогенетически древних, имеющих обширные ареалы видов характерно для бореальных и субарктических областей; статические виды, наоборот, имеют малые ареалы, ограничиваясь в своем распространении Юго-Восточной Азией — прародиной данного рода. Наряду с древними, эволюционировавшими в течение длительного времени видами, заслуживают особого внимания сформировавшиеся в спонтанные виды, скачкообразно, возникшие и гибридные полиплоиды.

Различно протекающая дивергенция видов и их становление продолжается и в настоящее время. Примером этого являются псевдогамные микровиды ежевик.

IX

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ И РЕГРЕССИВНЫЙ АНАГЕНЕЗ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЕЖЕВИК

Задача настоящего раздела — подвергнуть краткому теоретическому рассмотрению важнейшие системы жизненных форм растений, чтобы на этой основе реконструировать анагенез жизненной формы бореальных ежевик (см. раздел X).

Таксономия разделяет растения по их родству на классы, семейства, роды, виды и меньшие, чем вид, единицы. В таксономии существенное значение имеют признаки репродуктивных час-

тей растения — соцветий, цветов, плодов. В систематике растений не является существенным вопрос о том, какую вегетативную или жизненную форму имеет то или иное растение. В отдельные роды семейства мотыльковых входят деревья (белая акация), кустарники (виды караганы) и имеющие различную жизненную форму травянистые растения, каковы многолетние клеверы, а также однолетний клевер темнокаштановый (*Trifolium spadiceum*).

Таким образом, виды растений, входящие в определенную систематическую группировку, могут иметь совершенно различные жизненные формы или, как говорит Алехин (1944, стр. 55): «Жизненная форма — это результат длительного приспособления растений к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике. Так как влияние одних и тех же внешних условий на растения совершенно различных систематических групп может дать один и тот же внешний эффект, то, следовательно, жизненная форма не имеет ничего общего с систематическим родством».

Задачи современной эволюционной морфологии растений Тахтаджян (1954, стр. 765) характеризует следующим образом: «Морфология растений должна быть функциональной (физиологической) и эволюционной (исторической). Она должна строиться на основе идеи адаптивной эволюции и принципа естественного отбора. Эволюция может быть объяснена лишь действием естественного отбора как творческого фактора, создающего новые формы через сложные и противоречивые процессы трансформации популяций. Глубоко ошибочным является мнение многих морфологов, что изменчивость сразу создает адаптацию без творческой работы отбора».

Таким образом, адаптивное, эволюционное развитие растительных организмов происходит в двух основных направлениях: с одной стороны, это систематическая эволюция бесчисленных генераций, с другой — биологическое приспособление столь же бесчисленных генераций к изменяющимся условиям среды, результатом чего является становление новых жизненных форм. Процессы эволюции обоих направлений в основном весьма длительны; они продолжаются в проявлении новых результатов адаптации в жизненной форме растений, в отщеплении новых таксономических единиц от уже существующих.

Задача настоящей работы — проследить генезис обоих направлений в подроде ежевик *Cylactis*. В предыдущих разделах мы видели, что, исходя из древнейших типов рода *Rubus*, эволюция систематических единиц подрода *Cylactis* была менее прогрессивной, чем адаптивное изменение древней жизненной формы, ее приспособление к условиям существования в формирующемся бореальном климате.

Исследованию жизненных форм растительного мира за последние полтора столетия посвящено много работ, начиная с А. Гумбольта (A. Humboldt, 1806). В настоящей работе мы смо-

жем коснуться лишь отдельных этапов этого исследования и назвать важнейшие, основополагающие труды.

Из эстонских ботаников, занимавшихся вопросами жизненных форм, назовем Т. Липмаа (T. Lippmaa, 1933), из молодого поколения В. Мазинга (V Masing, 1958).

Из числа ученых Союза ССР целеустремленно работали в этой области Культисов (1950), Серебряков (1954, 1954 а, 1955), Сенянинова-Корчагина (1949).

В созданных на протяжении 150 лет классификациях жизненных форм нашли отражение те установки, из которых исходили отдельные авторы. В исследовании этой проблемы намечаются три периода, из которых каждый имеет свои характерные особенности.

Первый из этих периодов начался на заре XIX века в связи с деятельностью А. Гумбольта, как основателя фитогеографии (1806), и продолжался примерно три четверти столетия. В этот период при описании жизненных форм имели в виду главным образом внешний вид растения, его «физиогномию», не делая попыток каузально связать внешнюю форму и ее происхождение с экологическими факторами окружающей среды.

Позднее делались попытки обновить физиогномистско-идеалистическое направление, реформировать его. Почти одновременно с началом следующего, экологического направления возникло т. н. неофизиогномистское направление в изучении жизненных форм растений [Друде (Drude), Дю Риэ (Du Rietz), Кюхлер (Küchler) и др.]. Это направление, к сожалению, завязло в формализме; его представители также не исходили из жизненных форм как результатов адаптации к среде, к ее экологическим факторам, но видели в них лишь выражение известной формы.

Вторым важным периодом в изучении жизненных форм был эфармонистско-экологический период, который можно назвать и экологически-биологическим. Создатель понятия жизненной формы Варминг (Warming, 1884) понимает под определенной жизненной формой растения, которые в течение всего своего жизненного цикла находятся в гармоническом взаимоотношении с окружающей средой. В работах представителей этого направления, наряду с экологизмом как важным фактором, все более и более сказывается влияние эволюционного учения Дарвина. Главнейшим представителем экологического направления является Раункиэр (Raunkiaer, 1907, 1934).

Классификация жизненных форм Раункиэра основывается на существенном экологическом признаке, — на том, как растение переживает неблагоприятный промежуток времени (зиму, период сухости) и, следовательно, как высоко над земной поверхностью или как глубоко в почве находятся его почки возобновления. Эта система жизненных форм получила широкое признание, однако в новейшее время делаются указания на ее односторонность, так

как в ней отражается лишь один из экологических факторов — климат. В системе Раункиэра не находит выражения и эволюционный генезис жизненных форм.

Главнейшие типы жизненной формы по Раункиэру следующие:

Сукуленты (S)	
Эпифиты (E)	
Мегафанерофиты (ММ)	— деревья выше 30 м.
Мезофанерофиты (ММ)	— деревья от 8—30 м высотой.
Микрофанерофиты (М)	— деревья и кустарники от 2—8 м высотой.
Нанофанерофиты (N)	— кустарники менее 2 м высотой; почки возобновления находятся выше поверхности почвы.
Хамефиты (Ch)	— растения с приземными почками возобновления.
Гемикриптофиты (H)	— растения с приземными почками возобновления, которые находятся на уровне поверхности почвы, под защитой мертвого покрова или самого верхнего слоя почвы.
Геофиты (G)	— почки возобновления — луковицы, корневища, клубни находятся под землей.
Гелофиты, гидрофиты (НН)	— болотные и водяные растения.
Терофиты (Th)	— кратковозрастные растения, неблагоприятное время года переносящие в виде семян.

Для сравнения Раункиэр составил на процентуальной основе т. н. биологический нормальный спектр, где данные о 400 видах, входящих в состав многих родов, выражены следующим образом:

Жизненные формы	S	E	ММ	М	N	H	G	НН	Th
%	2	3	8	18	15	26	4	2	13

Биологические спектры жизненных форм составляются относительно более или менее обширных региональных областей, фитоценозов и т. д.; они характеризуют адаптацию растений к климату соответствующей области. Липмаа (Lippmaa, 1933), исследуя бореальный фитоценоз *Hepatica* — *Pulmonaria*, получил для него следующий биологический спектр:

Жизненные формы	Ch	H	G	Th
число видов	4	41	19	3
%	6,0	61,2	28,3	4,5

Из этого спектра видно, что в исследованном ценозе господствуют гемикриптофиты и геофиты. Число хамефитов и терофитов незначительно. Спектры, составленные для арктических областей также показывают весьма большой процент гемикриптофитов; хотя и значение хамефитов на севере возрастает. В пустынях и полупустынях преобладают, наоборот, однолетние растения (терофиты).

Положительной стороной системы Раункиэра является ее простота, так как ее типы хорошо сравнимы между собой. Недостатком же, как уже указано, следует считать то, что к явлениям адаптации растений автор системы подходит лишь с одной точки зрения, основываясь на том, как они переживают неблагоприятное время года и какие адаптивные признаки формируются у них в связи с этим. Как на недостаток системы, указывается также и на то обстоятельство, что по крайней мере деревянистые растения в зависимости от возраста могут относиться в ней к различным жизненным формам (например, деревья и их травянистые ювенильные формы)

Поскольку в системе Раункиэра не находит отражения генезис жизненных форм, она не учитывается в вырабатываемой в Союзе ССР генетической системе жизненных форм (работы Серебрякова и других, см. ниже)

Назовем совсем недавно опубликованную работу датского автора Ганзена (Møelholm Hansen, 1956), в которой система Раункиэра используется для определения геологического возраста жизненных форм растений. В этой работе на основе жизненных форм Раункиэра и фитопалеонтологических материалов составлены биологические спектры, начиная с мелового до антропогенного периода. Параллельно со спектрами жизненных форм, исходя из последних, автор составил также спектры господствовавшего в отдаленные эпохи климата.

Возникает законное сомнение в том, насколько могут быть правильными биологические спектры, составленные на основе палеонтологических материалов, в частности, для более древних геологических эпох, в данном случае для мелового периода. Что касается четвертичного периода, то мы имеем от него достаточно палеоботанических данных, чтобы применение к нему указанного метода было оправдано.

В первой таблице работы М. Ганзена (стр. 12) приведены биологические спектры флоры антропогена для Арктики, умеренной зоны и тропических областей. Из таблицы видно, что флора Арктики содержала в то время хамефитов 41%, нанофанерофитов 12% и гемикриптофитов 19%. Во флоре бореальных областей Европы и Северной Америки, наоборот, преобладали гемикриптофиты, которых в Северной Америке было (из 440 видов) 10%, в Европе (из 1174 видов) 30% и в Советском Союзе (из 198 видов) 17%. Число хамефитов на всех этих территориях составляло лишь 5%.

Ввиду изобилия хамефитов в арктических областях их было принято считать со времени работы Раункиэра индикаторами арктического климата. Однако Серебряков показал (1954), что имеются исключения, поскольку и в условиях полупустыни наблюдается хамефитность (у полукустарников); Серебряков предполагает, что это явление находится в зависимости от неблагоприятных условий температуры, которые господствуют летом в полупустыне на поверхности почвы и на высоте нескольких см над ее поверхностью.

Согласно составленным М. Ганzenом спектрам, в тропических областях антропогена доминировали мезофанерофиты (вечнозеленые деревья высотой в 8—30 м, у которых отсутствовали защитительные почечные чешуи). В тропической флоре четвертичного периода насчитывалось мезофанерофитов: в тропической Америке 80%, в Камеруне 33% и на острове Ява 51%. Таким образом, во флоре четвертичного периода (антропогена) наблюдалось то же явление, что и в современной растительности, а именно в тропических областях в северном направлении непрерывно уменьшается число мезофанерофитов и микрофанерофитов и увеличивается число гемикриптофитов, тогда как в арктических областях, наоборот, увеличивается число хамефитов.

По-видимому, спектры, составленные для антропогена на основе палеонтологических материалов методом биологических спектров Раункиэра, дают достаточно правильную картину состава жизненных форм в различных климатических зонах этого периода, которая мало чем отличается от современного распределения жизненных форм на земном шаре. Но могут ли составленные на той же основе биологические спектры дать верное представление о более отдаленных геологических эрах — о меловом и третичном периодах?

М. Ганзен является также составителем таких спектров (табл. 6, стр. 21). Особенный интерес представляет первый раздел его таблицы, посвященный меловому периоду, палеогену, неогену и четвертичному периоду (антропогену):

	Число видов	ММ%	М%	Н%	Сн%	Н%
Четвертичный период	510	10	11	7	9	34
Неоген	560	21	26	14	2	14
Палеоген	785	27	28	12	2	8
Меловой период	149	23	17	13	3	18

Как мы видим, меловой период представлен в таблице наиболее слабо, так как здесь могли быть использованы данные лишь о 149 видах. Начиная с палеогена, число мезофанерофитов падает; удельный вес микрофанерофитов повышается, правда, в палеогене и неогене, но снова падает в антропогене, когда заметно уменьшается и число микрофанерофитов, державшееся более или менее на одном уровне в течение более древних геологических

времен. Особенно большое повышение в антропогене показывает число гемокриптофитов, а также относительное повышение — число хамефитов.

Согласно таблицам М. Ганзена, начиная с мелового периода непрерывно уменьшается процентуальное содержание фанерофитов в растительности; особенно в антропогене сильно повышается относительное количество хамефитов (в арктических областях) и гемикриптофитов (в областях с умеренным климатом)

Вышеназванный датский автор полагает, что наиболее древними по происхождению типами жизненной формы являются мегафанерофиты и мезофанерофиты, сформировавшиеся уже в меловом периоде. Позднее, в палеогене, сформировались микрофанерофиты и лианы,¹ еще позднее, в неогене, возникли нанофанерофиты, гемикриптофиты и геофиты, тогда как происхождение более молодых жизненных форм, хамефитов и терофитов, относится к антропогену. Рассматривая географическое распространение ископаемых высших растений, датский автор приходит к выводу, что в начале третичного периода, в палеогене, установился климатический оптимум, отличавшийся от периода ухудшения климата, господствовавшего в конце мезозойской эры. Оптимум палеогена был главным фактором, четко отделившим друг от друга флоры мелового и третичного периодов и — можно было бы добавить — направления генезиса жизненных форм.

Биологические спектры М. Ганзена дают лишь общее направление генезиса жизненных форм от деревьев к травянистым растениям. В части мелового периода они базируются на весьма недостаточном палеоботаническом материале. Несмотря на это, выводы автора относительно генезиса жизненных форм оказываются в общем правильными, так как они совпадают с результатами исследований многих других авторов, которые ранее, а также и в новейшее время (Тахтаджян, Серебряков и др.) работали в области морфогенеза и адаптивного становления жизненных форм растений.

Для того, чтобы развивать далее систему жизненных форм Раункиэра в рамках эволюционизма, необходимы специальные исследования о многих растительных группах в том направлении, как они осуществляются за последнее время в Советском Союзе Серебряковым и его сотрудниками.

В конце прошлого столетия пробило себе дорогу новое направление в исследовании жизненных форм растений. Поскольку оно основано на изучении исторического и филогенетического становления жизненных форм, его называют филогенетическим, а также экологическо-филогенетическим направлением. В течение двух последних десятилетий в этом на-

¹ Серебряков (1955) находит, что жизненная форма лиан не является переходным типом, т. е. этапом перехода от деревьев к травянистым растениям; по мнению указанного автора, это экологический тип, формировавшийся в тропических странах на всех этапах эволюции жизненных форм.

правлении работал ряд советских ученых, каковы Алехин (1944), Сенянинова-Корчагина (1949), Культиасов (1950) и другие. Самый крупный вклад в его разработку внес за последние годы Серебряков, опубликовавший самостоятельно, а также вместе с сотрудниками (Домовская, Родман, Чернышова) ряд работ о морфогенезе жизненных форм, которые представляют собой специальные монографии о жизненных формах бореальных кустарников и полукустарников и их генезисе.

Культиасовым (1950) была опубликована работа о жизненных формах растений, оказавшая значительное влияние на других исследователей Советского Союза. Основные этапы эволюционного формирования жизненных форм по Культиасову следующие:

1. Изначальные древние покрытосеменные растения возникли в процессе приспособления к влажному тропическому климату, климату без сезонных смен (мегатермы или ахимоники А. Н. Краснова).

2. Дальнейшая эволюция жизненных форм тропических мегатермов шла в выработке приспособлений:

а) к дифференцированным климатическим условиям: к тропическому климату (экваториальному, внеэкваториальному, муссонному, пассатному); к субтропическому климату (средиземноморскому, субтропическому сухому, муссонному или муссоннообразному субтропическому); к внетропическому климату (океаническому, материковому, степному, сухому муссонному восточных побережий, полярному);

б) к дифференциации почвенных условий и к субстрату (водной среде);

в) к биологической среде (растения, животные)

3. Изначальной жизненной формой покрытосеменных растений надо считать деревянистую форму с многолетним прямым, слабо разветвленным стеблем и вечнозеленым мегафильным листом, с очередным листорасположением, голыми почками, сочным плодом.

4. Травянистый тип является производным.

По Серебрякову (1954, 1954а, 1955а) основной признак филогенеза жизненной формы покрытосеменных — продолжительность жизненного цикла надземных частей растения. Он говорит (1955а, стр. 64): «Главное содержание процесса эволюции жизненных форм у покрытосеменных связано с сокращением длительности жизненного цикла скелетных надземных осей, вызвавшим к жизни основную эволюционную цепь жизненных форм — от деревьев до травянистых однолетников. Движущей силой развития жизненных форм является изменение условий существования, т. е. абиотической и биотической среды», и там же (на стр. 73): «В длительности жизненного цикла скелетных осей концентрируется как в фокусе специфика всех процессов жизнедеятельности и развития растений, воздействие условий внешней среды, отра-

жаются биологические особенности растений различных жизненных форм».

Рассматривая филогенетические отношения основных жизненных форм покрытосеменных растений, Серебряков (1954а, стр. 81, 82) замечает, что этот вопрос весьма труден, так как наши сведения о биологическом пути формирования отдельных растительных групп от деревьев до травянистых растений недостаточны; он говорит: «По мере расширения наших знаний в этой области, т. е. знания требуемых условий для развития древесных и травянистых растений и формообразования их в онтогенезе, — будут вскрываться пути их исторического развития в филогенезе».

В другом труде (1955а, стр. 72, 73) Серебряков дает обзор работ, посвященных эволюции жизненных форм растений; исследования этого рода носят в большинстве случаев общий характер, так как они показывают отдельные этапы эволюционного развития от деревьев к травянистым растениям.

Галир (Hallier, 1905) говорит о непрерывной цепи редукции от древних магнолиевых до лиан, кустарников, однолетних растений, водяных растений и других групп. Алехин (1944) дает схему эволюции жизненных форм от деревьев до кустарников и наземных многолетних растений и от них до водяных растений и однолетних растений (терофитов) Тахтаджян дает схему: деревья → кустарники → полукустарники → многолетние → однолетние растения. Спектры М. Ганзена показывают фактически то же направление развития (см. выше).

Как видно из вышеприведенного, все эти схемы отражают общие этапы эволюционного формирования и во многом совпадают. Однако имеются и более детальные исследования генезиса жизненных форм [Мейзель (Meusel) 1951, Шарфеттер (Scharfetter) 1953]. Как уже сказано, в Советском Союзе опубликован за последние годы ряд таких исследований жизненных форм Серебряковым и его сотрудниками, а также Семяниновой-Корчагиной. Эти работы содержат большой материал экспериментальных исследований, в них подвергнут основательному анализу генезис жизненной формы ряда кустарников и полукустарников.

Согласно выдвинутой Серебряковым экологическо-филогенетической схеме (1954, стр. 33) жизненные формы растений бореальных широт подразделяются на четыре группы:

1. форма древесных растений;
2. форма полудревесных растений;
3. форма травянистых поликарпиков (повторно плодоносящих растений);
4. форма травянистых монокарпиков (плодоносящих один раз растений).

В первой и второй группе жизненных форм рассматриваются: 1) деревья; 2) кустарники; 3) стланники; 4) карликовые кустовидные деревья; 5) древесные лианы; 6) шпалерные кустарники;

7) кустарнички; 8) полукустарники; 9) подушки. Две последние группы имеют много общих черт с травянистыми многолетниками.

Группировка травянистых многолетников следующая: 1) корневищные многолетники; 2) кистекорневые и рыхлокустовые; 3) дерновые; 4) луковичные и клубневые; 5) стержнекорневые. Корнеотпрысковые формы не рассматриваются как особая группа, так как подобные формы имеются и у деревьев, кустарников и травянистых многолетников.

В группе травянистых монокарпиков отмечаются: 1) многолетние и двухлетние монокарпики; 2) озимые, длительно вегетирующие однолетники; 3) яровые, длительно вегетирующие однолетники; 4) озимые эфемеры; 5) яровые эфемеры.

В другом труде (1955^a стр. 71, 72) Серебряков сравнивает эволюционное становление систематических группировок с филогенезом жизненных форм, подчеркивая, что уже «Со времени Дарвина остается непоколебимым положение о том, что видообразование есть процесс приспособительный и каждый вид поэтому является одновременно своеобразной жизненной формой. Несмотря на очевидную близость, а иногда и единство процессов видообразования и развития жизненных форм, эти процессы существенно отличаются друг от друга. Видообразование всегда протекает как процесс дивергентный в том смысле, что каждый вид в истории жизни возникает лишь однажды и от одного материнского вида. История науки и практический опыт человечества не знают случаев независимого появления нового вида от разных родительских видов или одного и того же вида в разные геологические эпохи. При проявлении новых видов, вызываемом в конечном итоге изменением внешних условий, у них всегда сохраняются систематические черты большей или меньшей древности, выражающиеся в родовых, семейственных и т. д. признаках, определяющих неповторимость вида. В отличие от видов жизненные формы возникают как дивергентно, так и конвергентно. Дивергентно новые жизненные формы возникают в пределах узкой систематической группы, например, в процессе дифференциации единого вида на близко родственные самостоятельные, при расширении ареала и освоении новых районов с иными условиями, или изменении климата, или занятии новых экологических ниш в пределах старого ареала. Формирование новых видов и новых жизненных форм здесь совпадает. Но весьма близкие жизненные формы могут возникать независимо друг от друга и в далеких систематических группах, т. е. конвергентно, под влиянием одних и тех же факторов внешней среды, действующих из поколения в поколение».

В связи с этим совершенно понятно, что систематическая эволюция и эволюция жизненных форм одной небольшой группировки (подрод *Cylactis*) рода *Rubus*, особенно в ряду *Arctici*, не совпадают во времени, и что часть видов относится здесь к одной жизненной форме.

Остановимся, наконец, на вопросе о неотении и ее значении в становлении жизненных форм рода ежевика.

Под неотенией мы понимаем такое явление, когда в жизненном цикле определенного растения за ювенильной начальной фазой не следуют, а совершенно отпадают промежуточные и конечные фазы; вследствие этого онтогенез происходит с частичным выпадением промежуточных звеньев эволюции, или, как говорит Тахтаджян (1954^a, стр. 86) «... более примитивная предшествующая стадия превращается в дефинитивную, или взрослую».

Пример: у развившихся из деревянистых форм травянистых растений цветение происходит в такой фазе развития вегетативной формы, которая была свойственна ювенильной фазе того дерева, из которого развилось данное травянистое растение.

Из видов рода *Rubus* весьма своеобразную неотеническую жизненную форму имеет морощка приземистая, *Rubus chamaetorus* L. Происходя из одревенелых анцестральных форм, это растение в течение всего своего жизненного цикла имеет ту же форму, которая свойственна его ювенильным фазам. Это особенно заметно на цельных, слегка кожистых листьях морощки, которые отличаются от листьев ювенильной формы только величиной.

Тахтаджян (1954a, стр. 86 и след.) следующим образом описывает явления неотении:

«Такие обрывающиеся онтогенезы или неотении распространены как среди животных, так и среди растений. Неотения буквально означает растягивание юности. В тех случаях, когда преждевременное завершение онтогенеза приводит в дальнейшем к продолжению онтогенетического развития в новом направлении или когда организм с самого же начала отклоняется более или менее резко от прежнего хода онтогенеза, могут возникнуть крупные эволюционные новообразования. Способ эволюции путем неотении и эмбрионального отклонения называется некоторыми авторами педоморфозом (Гарстэнг, 1922; де Бир, 1951) Педоморфозу особенно способствует дегенерация и вообще всякое упрощение организации, вызванное однообразными или крайними условиями жизни».

Эволюционный морфогенез травянистых растений характеризуется Тахтаджяном (там же, стр. 93) следующим образом: «Как известно, стебли травянистых растений представляют собой по существу первые годичные кольца соответствующих предковых древесных форм, но с редуцированным количеством вторичной древесины. Главным фактором возникновения травянистых стеблей является редукция вторичной древесины, вызванная уменьшением камбиальной активности. Это уменьшение камбиальной активности сопровождается увеличением относительного объема паренхимной ткани, что в свою очередь является результатом простого расширения лучей. Во всех же существенных своих признаках травянистый стебель похож на первое годичное кольцо родственных древесных форм. Поэтому процесс редукции от древес-

ного типа к травянистому сводится по существу к постепенной или внезапной фиксации травянистых структур древесного стебля. Он происходит в результате педоморфоза». Там же, на стр. 98: «... приходим к выводу о крупном значении неотении в эволюции растительного мира. Здесь, как и в животном мире, она служит основой педоморфоза, создающего перерывы в эволюции крупных групп. Благодаря неотении специализированная группа может вновь повысить свою эволюционную пластичность и дать начало совершенно новой линии развития» и «явление неотении не противоречит закону необратимости эволюции».

Отметим, что и процессы морфогенеза жизненной формы ежевик протекали в направлении неотении. Мы различаем у них отдельные эволюционные этапы от вечнозеленых тропических и субтропических, шиповато-полулазающих форм до травянистых, совершенно гладких летнезеленых форм (см. X раздел).

Х

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЕЖЕВИК

Если в предыдущем разделе мы остановились на вопросе об эволюционном становлении жизненных форм растений вообще, то задача настоящего раздела — рассмотреть конкретно становление жизненной формы ежевик и установить некоторые производные жизненные формы бореальных ежевик — более молодые фазы становления их жизненной формы.

Генетическая цепь жизненной формы ежевик может быть построена, начиная с субтропических вечнозеленых, шиповато-полулазающих, снабженных крючковидными шипами деревянистых растений.

Возникает вопрос, почему цепь может быть построена, начиная именно с субтропических, а не с тропических растений. Дело в том, что тип шиповато-полулазающей ежевики особенно характерен для субтропических областей; в тропических странах он встречается в основном лишь начиная с высоты примерно в 1000 м, где фактически начинается вертикальный пояс субтропического климата. Отметим также, что состоящий из высоких деревьев, густой и богатый тенью влажно-тропический лес мало пригоден для произрастания требовательного в световом отношении, но невысокого типа ежевик, обладающего в своем стремлении к свету лишь ограниченными возможностями полулазающего растения.

Таким образом, в реконструкции морфогенеза жизненной формы ежевик мы исходим из субтропического шиповато-полулазающего типа. Единственной и недостаточно известной древовидной ежевикой является встречающийся в субтропическом Китае *Rubus arbor* L. из подрода *Malachobatus*, обладающий древнейшими чертами в виде цельных вечнозеленых листьев и искривленных ши-

пов; это, по-видимому, единственная, дошедшая до нас исконная жизненная форма древовидной ежевики.

Сопоставление двух важнейших в настоящее время систем жизненных форм в применении к существующим формам рода *Rubus* показывает, что системы эти во многом не совпадают и поэтому вообще не сравнимы. Как в системе Раункиэра, так и в фактически создаваемой в настоящее время филогенетической системе жизненных форм Серебрякова до сих пор не принят во внимание тот весьма характерный и своеобразный, снабженный шипами полулазящий тип, который, как уже неоднократно упоминалось, следует считать древним производным типом жизненной формы ежевик и который оказался в состоянии приспособиться к условиям существования в бореальном климате (часть видов, входящих в подроды *Idaeobatus* и *Eubatus*). В известной мере это тип лианообразной жизненной формы, но лишь опирающийся и цепляющийся, а не лазящий тип в собственном смысле этого термина.

Уже Дарвин (1875) не причислял к собственно лазящим растениям или лианам те растения, которые, хотя и имеют в некоторой степени лазящий характер и часто снабжены крючковатыми шипами, не вьются. Таковы шиповатые, т. н. лазящие розы, некоторые пальмы и многие снабженные крючковатыми шипами субтропические ежевики со слабыми скелетными осями. Назовем эту жизненную форму шиповато-полулазящим складом, отметив, что Шенк (Schenk, 1892) называл растопыренно-лазящими (Spreitzklimmer) в узком смысле те растения, которые могут и не иметь шипов, но способны между другими растениями держаться в стоячем положении благодаря растопыренному ветвлению.

В биологическом отношении как растопыренно-, так и шиповато-полулазящие со своими слабыми, устремленными к свету скелетными осями представляют собой более низкую ступень лазящих растений [см. Виснер (Wiesner), 1902].

Что важнейший признак ежевик шиповато-полулазящего склада, их крючковидные шипы служат не средством защиты от животных, а средством прикрепления этих растений к деревьям и кустам, явствует из того, что подавляющее большинство ежевик имеет съедобные плоды, как средство распространения с помощью животных.

Итак, биологическая полезность шипов бывает разная. В настоящем исследовании доказывается, что крючковатые шипы видов рода ежевика являются мало целесообразными образованиями для прицепления к другим растениям. Именно такие шиповатые ежевики представляют собою типичный пример шиповато-полулазящих растений. Это не значит, что биологическая целесообразность шипов у разных семейств и родов одинаковая. Часто шипы служат растению именно для защиты от травоядных животных. Очевидно, что шипы и колючки многих бобовых, особенно у родов подсемейства *Mimosoideae* служат для защиты. Африкан-

ские и австралийские виды акаций этого подрода — деревянистые растения саванн и полупустынь; они снабжены не только шипами, но часто и колючками. Значит, шипы и колючки у ксерофильных акаций имеют противоположную биологическую полезность по сравнению с шипами у гигрофильных субтропических ежевик со съедобными плодами, привлекающими птиц и млекопитающих.

Другим отсутствующим в обеих системах филогенетическим этапом жизненных форм является тип с двухлетними стеблями (турионами), который встречается в подродах *Idaeobatus* и *Eubatus* и который в системе Серебрякова пришлось бы поместить в число корнеотпрысковых кустарниковых растений. Это полуодревенелый, кустовидный тип, который занимает промежуточное место между нанофанерофитами (или микрофанерофитами) и гемикриптофитами Раункиэра и который следует считать одним из промежуточных звеньев в редукции жизненных форм в направлении от одревенелых шиповато-полулазящих к травянистым растениям.

Обычная для бореальных ежевик жизненная форма гемикриптофита свойственна также видам, встречающимся в соответствующих горных поясах умеренно-теплой зоны и субтропических стран. Это далеко развитая в процессе приспособления к условиям среды и характеризующаяся в качестве регрессивного анагенеза [Ренш (Rensch), 1947] жизненная форма, которую автор настоящей работы ниже, в свою очередь, подразделяет на несколько производных жизненных форм [см. также Липмаа (Lipmaa), 1933]. Помимо типичных, т. н. протогемикриптофитов, среди бореальных ежевик встречаются также полурозетные гемикриптофиты, примером которых является северо-американский *Rubus pedatus* Sm. из подрода *Dalibarda* (рис. 8). В системе жизненных форм Серебрякова их можно было бы причислить к кистекорневым поликарпным травянистым растениям.

Число хамефитов системы Раункиэра среди бореальных видов рода *Rubus* невелико. Одним из имеющих эту жизненную форму видов является костяника хмелелистная, *Rubus humulifolius* L., почки возобновления которой возникают на высоте несколькими см над поверхностью почвы (рис. 16). В системе Серебрякова этот вид мог бы занять место лишь в группе полукустарников, хотя от исследованных этим автором полукустарников (черника и др.) он отличается тем, что одревенелая, зимующая часть его стебля сравнительно коротка, и по жизненной форме он поэтому приближается к гемикриптофитам.

В свое время (1918) Варминг (Warming) и Гребнер (Graebner) выдвинули т. н. систему 22 основных жизненных форм (Grundformen des Lebens). Недостатком этой системы является то, что ее авторы исходят из весьма различных признаков (продолжительность жизненного цикла, строение стебля, способ роста и т. д.); различна также и амплитуда отдельных основных форм.

В научно-исследовательской работе эта система жизненных форм применялась редко.

Липмаа (1933), будучи сторонником системы жизненных форм Раункиэра, указывает все же, что «исходной базой всех создателей систем жизненных форм был растительный мир. Они предполагают знание его и подразделяют весь растительный мир, создавая сначала более крупные, а затем более мелкие группировки. Это путь, как раз противоположный тому, который прошла в своем развитии систематическая ботаника, где раньше возникло понятие вида, затем рода и, наконец, понятие семейства». Липмаа находит, что и при создании системы жизненных форм исходной базой должны быть виды. Это и есть тот путь, по которому в новейшее время пошли ученые Советского Союза, создавая филогенетическую систему жизненных форм.

Для описания жизненной формы растения, исходя из вида, Липмаа был создан конкретный образец. Он выдвинул т. н. элементарную жизненную форму ветреницы (анемоны), которая является примером конвергентного становления жизненной формы. К жизненной форме ветреницы принадлежат небольшие лесные растения — корневищные геофиты. Помимо ветрениц, сюда относится ряд видов из семейства крестоцветных, из семейства первоцветных (*Trientalis*) и даже однодольных (вороний глаз, *Paris*, из семейства лилейных).

Пример отличается наглядностью; в нем проявляется независимость жизненной формы от систематической принадлежности растения; он характеризует конвергентно протекавший филогенез жизненной формы ветреницы и может служить исходной основой для дальнейшего установления жизненных форм.

Однако Липмаа назвал жизненную форму ветреницы начальной или элементарной. С точки зрения филогенеза жизненных форм бореальной флоры жизненная форма ветреницы является молодой жизненной формой, тогда как термин «начальная или элементарная форма» может вызвать представление о том, что это, действительно, какая-то изначальная или исходная жизненная форма, т. е. филогенетически весьма древний тип жизненной формы. Как мы уже не раз подчеркивали, изначальной или исходной жизненной формой ежевик были древовидные типы, а шиповато-полулазящий тип является хотя и древним, но уже производным от древовидных.

С точки зрения анагенеза травянистых жизненных форм бореальных ежевик (см. раздел II), мы характеризуем их не как первоначальные или элементарные жизненные формы, а как филогенетически более молодые, как производные жизненные формы в ходе регрессивного анагенеза.

В задачи настоящей работы не входит установление новых типов жизненных форм для всего рода ежевика. Для этого субтропические виды, ореофиты и некоторые другие группы недоста-

точно изучены. Автор работы стремится более детально классифицировать лишь жизненные формы видов ежевик, входящих в подрод *Cylactis*. Однако в целях сравнения он приводит здесь некоторые анцестральные исходные типы травянистой жизненной формы ежевик, а также их производные формы, которые образовались вне субтропических и бореальных областей, но сохранили некоторые общие черты с древними типами ежевик.

Жизненные формы предков бореальных ежевик:

а) Жизненная форма древнейшей шиповато-полулазящей ежевики (в широком смысле) господствует особенно в подрode *Malachobatus*, где, впрочем, имеются все же немногочисленные травянистые и лишенные шипов виды. Шиповато-полулазящие ежевики в подавляющем большинстве растения с вечнозелеными простыми листьями и шиповатыми скелетными осями; часто шиповаты также листовые черешки и жилки. От лиан они отличаются в том отношении, что не являются вьющимися лазящими растениями, а лишь опираются на другие кусты и деревья. Формы такого же склада, но с лежащими скелетными осями следует считать производными. Однако и у представителей шиповато-полулазящего типа подрода *Malachobatus* наблюдаются значительные различия, и при ближайшем изучении несомненно откроется возможность выделить в этом подрode и другие типы жизненных форм. Основной тип шиповато-полулазящих ежевик распространен в субтропической Азии и в вертикально более высоком поясе тропической части того же материка с субтропическим климатом. Примерами производных форм от этого типа может служить:

б) Жизненная форма андийской ежевики (*Rubus andicola*, Focke). Тип снабжен короткими крючковидными шипами, имеет лежащие одеревенелые скелетные оси (стебли). Листья простые, полукожистые, эллиптические, длиной 10 см и шириной 6 см, с неправильно пальчатым краем, с верхней стороны жестковолосистые, с нижней — с прижатыми волосками. По-видимому, это тип переходный от вечнозеленых форм к летнезеленым. Вид распространен в горных лесах и кустарниковых зарослях Эквадора и Перу в вертикальном поясе на высоте 1500—2700 м. Систематически он входит в подрод *Orobatus*. Конвергентная жизненная форма андийской ежевики свойственна также встречающимся в тех же областях видам *Serjania* из семейства сапиндовых (см. раздел V)

в) Жизненная форма ежевики Гукера (*Rubus Hookeri*, Focke). С одеревенелыми, ползучими восходящими, вальковатыми, войлочнo-волосистыми, на верхушке укореняющимися скелетными осями, которые снабжены немногочисленными, но крепкими шипами. Листья летнезеленые, тройчатые, с длинным

черешком и тонкими листочками; листочки слегка лопастные, с неправильно пильчатым или зубчатым краем. Помимо волосистости скелетная ось (стебель) и листовые черешки покрыты железистыми волосками. Горное растение из подрода *Dalibarda*, распространённое в Сиккимских Гималаях, на высоте 2000—2500 м.

г) Жизненная форма ежевики приятной (*Rubus deliciosus*, Torr.) Ежевика с одревенелыми, прямо стоячими или восходящими, разветвляющимися, лишенными шипов, в раннем возрасте волосистыми скелетными осями. Листья слегка лопастные, с неправильно пильчатым краем, летнезеленые, напоминающие листья крыжовника. Железистые волоски отсутствуют. Цветки крупные (6—7 см в диаметре). Входит в подрод декоративных малин (*Anaplobatus*) Тип суббореальной ежевики, произрастает в расщелинах Скалистых гор Северной Америки (Нью-Мексико, Колорадо)

д) Жизненная форма ежевики сизой (*Rubus caesius* L.) Жизненная форма летнезеленого, шиповато-полулазящего растения с двухлетними турионами. Скелетные оси свисают вниз; часто образует низкие заросли, является кальцифильным. Тип производный от субтропических шиповато-полулазящих ежевик. Систематически входит в подрод *Eubatus*. Приспособившаяся к условиям существования в бореальных областях, широко распространённая ежевика.

е) Жизненная форма малины (*Rubus idaeus* L.) Жизненная форма летнезеленой ежевики с двухлетними турионами; листья непарноперистые, с нижней стороны опушенные. Эволюционировавшая форма древнего шиповато-полулазящего типа, шипы которой либо полностью редуцированы, либо встречаются в верхушечной части полуодревенелых турионов в виде игольчатых образований большего или меньшего размера. Однако в форме свисающих скелетных осей (турионов) ясно видны признаки исходного типа. Главное отличие от жизненной формы ежевики сизой состоит в более прямостоячих турионах и отсутствии шипов; имеется различие и в плоде, цветоложе которого сухо и плод при созревании от него отпадает.

Приведенные примеры жизненной формы древних и переходного (адаптивного) типа ежевик взяты предварительно из различных подродов, у видов которых сохранились одревенелые скелетные оси, или же последние в ходе морфогенеза жизненной формы достигли стадии полуодревенелых турионов. Можно было бы привести и другие примеры жизненной формы того же склада, но это не является задачей настоящей работы, но и не осуществимо в ее рамках. К тому же, это потребовало бы основательных экспериментальных исследований, особенно в отношении видов экзотических стран. Обычный гербарный материал недостаточно полон для этого, и проведенная на его основе работа едва ли дала бы удовлетворительные результаты.

Жизненные формы бореальных ежевик.

Поскольку основными объектами исследования в настоящей работе являются виды подрода *Cylactis*, наша задача — внести в проблемы жизненной формы этих видов больше ясности, чем это представляется возможным в отношении всего рода ежевик.

Установленные Фокке (1910) филогенетические ряды (*series naturales*) подрода *Cylactis* в общем соответствуют более молодым производным жизненным формам дивергентного происхождения, за исключением некоторых экзотических представителей в неоднородном филогенетическом ряду *Saxatiles* и филогенетического ряда *Humulifolii*, который Фокке характеризует весьма кратко наличием шипов, но единственный представитель которого — костяника хмелелистная — является хорошо выраженным типом жизненной формы (см. ниже).

В подрode бореального склада *Cylactis* встречаются следующие регрессивно-производные жизненные формы, у которых лишь корневая шейка, нижний отрезок скелетной оси до высоты нескольких см и корневые части являются более или менее одревенелыми:

1. **Жизненная форма желтоплодной костяники, *Rubus xanthocarpus* Виг. et Franch.** (см. рис. 9 и диагноз в XI разделе). Корневищный геофит в системе Раункиэра. Травянистые стебли (скелетные оси) с многочисленными искривленными шипами. Почки возобновления возникают на горизонтальном корневище и на подземной части скелетной оси. Листья тройчатые, средний листочек на более длинном черешочке. Маленькие, очень цепкие шипики находятся на листовых черешках и на жилках нижней стороны листа; чашелистики покрыты прямыми шипиками. Надземные простертые побеги отсутствуют. Стебли вначале прямостоячие, от 20—50 см; при отсутствии опоры стебли позже свисают, образуя сплетение шиповатых стеблей. Жизненная форма горных областей китайских провинций Ганьсу и Сычуань (ареал, см. рис. 10). Признаки жизненной формы этого растения указывают на его близкое родство с субтропическими шиповато-полулазящими ежевиками, но оно редуцировано в небольшое травянистое растение, тем не менее сохранившее примитивные шипы рода ежевика. Это тип жизненной формы, которого мы не находим в бореальной зоне и в горных поясах с обильным снежным покровом. Теневыносливое растение, в культуре в Эстонии на затененных местах не плодоносит; представитель филогенетического ряда *Xanthocarpi*.

2. **Жизненная форма костяники хмелеистой, *Rubus humulifolius* С. А. Мей.** (см. рис. 16 и диагноз в XI разделе). Хаефит в системе Раункиэра; одревенелая часть стебля очень короткая, приближающая это растение к гемикриптофитам. Почки возобновления возникают на высоте нескольких см от поверхности почвы на стебле и на корневой шейке; судя по гербарным материалам, на горизонтальной части корневища почки возобновления, по-видимому, не возникают. Надземных простертых побегов нет.

Скелетные оси (стебли) простые, прямостоячие или восходящие, как в одеревенелой, так и в травянистой части разбросанно покрыты прямыми игольчатыми шипиками, переходящими также на листовые черешки и на жилки нижней стороны листовой пластинки. Листья трехлопастные, напоминающие листья хмеля, с несколько сердцевидным основанием; более крупные из них с двумя добавочными лопастями. Это жизненная форма растения, произрастающего в тайге, в болотистых кустарниках, на верховых болотах. Распространено оно от Лапландии до Приморского края на Дальнем Востоке (ареал, см. рис. 17) У костяники хмелелистной жизненная форма травянистого растения, приспособленного к условиям обильных снегом бореальных стран; она сравнительно близка к жизненной форме костяники каменистой, теневынослива; единственный представитель филогенетического ряда *Humulifolii*.

3. **Жизненная форма костяники каменистой, *Rubus saxatilis* L.** (см. рис. 12 и диагноз в XI разделе). Гемикриптофит в системе Раункиэра. Ползучего корневища и ползучих корней нет. Плодушие стебли прямостоячие, 10—25 см высоты, с рассеянными игольчатыми шипиками, переходящими и на листовые черешки, но у карликовых индивидов они иногда отсутствуют; стерильные стебли ползучие, однолетние, укореняющиеся в узлах и образующие новые растения. Основание стебля с чешуйчатыми листиками, выше — с обыкновенными тройчатыми или пятерными листьями; конечный листочек на более длинном черешочке. Жизненная форма растения, приспособленного к снегообильным зимам бореальных областей. Распространено в Евразии (ареал, см. рис. 13) Растет обычно в тенистых или полутенистых лесах.

К жизненной форме костяники каменистой относятся еще три вида костянки филогенетического ряда *Saxatiles*, диагнозы которых приведены в разделе XI. Виды эти: костяника загорная, *Rubus transmontanus* Focke — в штате Вашингтон США (ареал, см. рис. 15), костяника опушенная, *Rubus pubescens* Rafin. (коллективный вид) в субарктической и умеренной зоне Северной Америки (ареал, см. рис. 15) и костяника японская, *Rubus japonicus* (Maxim.) Focke — в горных лесах Японии (ареал, см. рис. 11).

К какой жизненной форме относятся остальные три вида филогенетического ряда *Saxatiles*, неясно вследствие скудности материала и неполноты диагнозов (диагнозы приведены в разделе XI). Виды эти: японская костяника защищенная, *Rubus defensus* Focke — по-видимому корневищный геофит в системе жизненных форм Раункиэра (ареал, см. рис. 11), китайская костяника простая, *Rubus simplex* Focke (ареал, см. рис. 11) и кашмирская костяника Кларка, *Rubus Clarkei* Focke, с крайне неясной жизненной формой (ареал, см. рис. 11).

4. **Жизненная форма поленики арктической, *Rubus arcticus* L.** (см. рис. 19 и диагноз в XI разделе) Гемикриптофит в системе Раункиэра. Простертых побегов и корневища нет; корень

тонкий, разветвляющийся и ползучий. Почки возобновления возникают на горизонтальной части ползучего корня. Скелетные оси слабые, простые, опущенные и совершенно лишенные игольчатых шипиков. Высота растения колеблется в зависимости от экологических условий, обычно около 25—30 см. Листья тройчатые; листочки грубо и часто двоякозубчатые, снизу с редким прижатым опушением; в нижней части скелетной оси несколько чешуйчатых листочков. Поленика арктическая приспособлена к условиям жизни бореальных областях с зимним снежным покровом; она нередко не превышает 10—15 см и совершенно лишена шипов и шипиков. У нее обширный голарктический ареал (ареал, см. рис. 20 и 21). Растет в лесах, редколесьях, на кочках кочковатых болот, в тундрах. Предпочитает торфяную и песчаную почву без стоячей грунтовой воды, светолюбива. Систематически и по эволюции жизненной формы важнейший вид филогенетического ряда *Arctici*.

К этой же жизненной форме относятся: северо-американская поленика бесстебельная, *Rubus acaulis* Michx. (ареал, см. рис. 21) и распространенная на островах и на прилегающих к Берингову морю частях материка, поленика звездчатая, *Rubus stellatus* Sm. (ареал, см. рис. 25). Подобная жизненная форма имеется у представителей филогенетического ряда *Fragarioides* — у гималайской поленики земляничной, *Rubus fragarioides* Bertol., у китайских видов, у поленики Франшэ, *Rubus Franchetianus* Lévl., и у поленики разнолистной, *Rubus allophyllus* Hemsl. (ареалы, см. рис. 18). Подчеркиваем, что виды ряда *Fragarioides* филогенетически старше видов ряда *Arctici*.

Подроды *Ghamaemorus*, *Dalibarda*, *Chamaebatus*, *Comaropsis* и *Dalibardastrum*, систематически отчасти близкие к подроду *Cylactis*, не входят непосредственно в рамки настоящего исследования, и из них в другом месте (раздел VII) более подробному рассмотрению подвергнут лишь монотипный представитель подрода *Ghamaemorus*, субарктически — бореальная морошка приземистая (*R. chamaemorus* L.). генезис жизненной формы которой представляет особенный интерес. Другие упомянутые подроды являются в большинстве экзотическими группами, адаптация жизненной формы которых происходила в иных условиях, как во времени, так и в пространстве, но которые имеют все же и черты редуцированной жизненной формы, как это свойственно видам подрода *Cylactis*.

Жизненная форма шиповато-полулазящих ежевик в большей или меньшей мере в том виде, в каком она наблюдается в субтропических областях еще в настоящее время, должна была сложиться в весьма далеком прошлом — в раннем третичном периоде, в палеогене, т. е. свыше 40 миллионов лет тому назад.

В числе древних ежевик также не имеется анемофильных видов. Таким образом, они могли сформироваться в связи с становлением соответствующей энтомофауны.

Древние типы ежевик являются гидрофитами субтропических

стран; при редукции жизненной формы, в связи с приспособлением к бореальному климату, они все более и более стали приобретать черты мезофитов. Представители подрода *Orabatus*, адаптировавшегося к условиям существования в высокогорных поясах, являются почти единственными, у которых имеются ксерофильные черты.

Часть ежевик геохронологически сравнительно быстро реагировала на ухудшение климата неогена и антропогена сокращением жизненного цикла. Сокращение жизни бесчисленных поколений значительно ускорило ритм их эволюции, вследствие чего становятся понятными прямо-таки «бурные» в геохронологическом масштабе процессы возникновения новых видов жизненных форм в данном роде.

У травянистых ежевик одеревенелыми являются лишь корневая шейка, корневище и корень, а иногда (у хамефитов) также и нижняя часть стебля. Происшедшая в том же направлении трансформация свойственна также весьма многим травянистым растениям бореальной флоры из других родов и семейств.

По морфогенезу жизненной формы ежевики представляют собой пластический род. В систематическом же отношении они до настоящего времени остались консервативными. Обращают на себя внимание большие декоративные цветы некоторых групп (подрод *Anoplobatus*); однако довольно крупные и красивые цветы встречаются также в филогенетическом ряду *Arctici*, получившем в ритме адаптации жизненной формы наибольшее развитие. Небольшая эволюционная пластичность генеративных частей проявляется и в том, что у них не выработалось в систематическом отношении четкой разницы в наличии плодов типа малины или типа ежевики. Таким образом, явления происшедшей в вегетативных частях редукции никоим образом не захватили репродуктивных органов; систематическая классификация бореальных ежевик основывается в значительной мере на вегетативных признаках, на признаках жизненной формы.

Вследствие далеко идущей редукции жизненной формы подрод *Cylactis* занимает в эволюционном отношении центральное место среди других подродов бореального склада. Вопросы его морфогенеза разрешаются в настоящей работе, однако этого, разумеется, нельзя было осуществить исчерпывающим образом. Для понимания морфогенеза бореальных ежевик во всех его деталях остается сделать еще многое.

Необходимы подробные монографические исследования биологии, морфологии и жизненной формы видов на экспериментальной основе. Важно, как указывает Культиасов (1950, стр. 257), изучить также ритм жизненных форм, явления их стадиальности, что дало бы возможность разрешить вопрос о происхождении той или иной жизненной формы.

Но это задача будущего. В Советском Союзе к исследованиям в этом направлении приступили Серебряков и его сотрудники.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ПОДРОД *CYLACTIS* RAFIN.

XI

ПОДРОД *CYLACTIS* RAFIN. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЯДЫ И ВИДЫ

В общей части было доказано, что филогенез рода ежевика протекал различно и что у большинства подродов наблюдаются явления эволюционного параллелизма. Особенно важными между бореальными ежевиками являются виды подрода *Cylactis*, наиболее ярко отражающие адаптационное становление рода.

С позиции методов исследования, которыми пользуется филогенетическая география растений, необходим детальный систематический и фитогеографический анализ видов подрода *Cylactis*, на основе которых был бы возможен синтез эволюционного становления таксонов этого подрода. Оказалось необходимым критически выяснить таксономию подрода *Cylactis*. Для этого были проанализированы монографии Фокке (Focke, 1910, 1913) и другие источники. Необходимы были пополнения филогенетических рядов и перемещения в видовом составе рядов. Выяснилось, что причисление китайских и гималайских горных эндемиков к ряду *Arctici* не соответствует действительности, так как виды эти представляют собою сравнительно однородную и по возрасту более древнюю группу, чем *Arctici*. В одной из более ранних работ автора (Эйхвальд, 1952) был отделен от *Arctici* филогенетический ряд земляникоподобных поленик, *Fragarioides*, типом которых является *Rubus fragarioides*, произрастающий в Сиккимских Гималаях.

Характеристика подрода *Cylactis*

Subgenus *Cylactis* Rafinesque in Americ. Journ. Sc. I (1919) 377 (pro genere); Focke in Abh. Nat. Ver. Bremen IV (1874) 142 et Spec. Rubor. I (1910) 23.

Травянистые многолетние растения, реже нижняя часть скелетной оси одеревенелая. Корневище или корни ползучие. Скелетные оси шиповатые или лишенные шипов. Листья лопастные или трехраздельные до семерных, широкие до линейных, свободные или частично сросшиеся с листовым черешком. Цветки почти всегда обоеполые; гипантий чашкообразный или воронковидный; тычиночные нити сплюснутые; лепестки красные или белые; цветоложе плоское; костяночки раздельные или срослись в сборную сочную многокостянку; косточка гладкая или слабо морщинистая. В системе жизненных форм Раункиэра гемикриптофиты, реже хамефиты.

В новой группировке филогенетические ряды (*series naturales*) подрода характеризуются нижеследующим образом:

1. *Xanthocarp* (Focke 1910) Сильно шиповатые, низкие травянистые растения с деревянистой корневой шейкой. Корневище ползучее, с почками возобновления. Ползучие побеги отсутствуют. Листья тройчатые или пятерные. Цветы белые. Эндемичные японские и китайские виды с ограниченными ареалами (2 вида).

2. *Saxatiles* (Focke 1910) Травянистые растения с деревянистой корневой шейкой, голые или щетинисто-шиповатые. Корневище не ползучее, без почек возобновления. Цветоносные стебли прямые, стерильные побеги — простирающиеся или восходящие. Листья тройчатые или пятерные. Цветы белые. К этому ряду относятся виды как с обширными, так и с ограниченными ареалами в Восточной Азии и в Северной Америке (7 видов)

3. *Humulifolii* (Focke 1910). Травянистые растения с деревянистой корневой шейкой и с немногими щетинистыми шипиками. Корневище ползучее, с выводковыми почками, надземных простертых побегов нет. Листья трех-, четырех- и пятилопастные. Цветы белые (евразийский вид).

4. *Fragarioides* (Eichwald 1952) Горные травянистые растения с деревянистой корневой шейкой, голые или частично покрытые железистыми волосками или шипиками. Корни ползучие, с почками возобновления. Листья тройчатые или семерные. Цветы белые. Эндемические виды юго-западного Китая и Гималаев, с небольшими ареалами (3 вида)

5. *Arctici* (Focke 1910 ex p.) Травянистые растения с деревянистой корневой шейкой. Корни ползучие, с почками возобновления. Надземных простертых побегов нет. Листья тройчатые или лопастные. Цветы красные. Большинство видов с обширными бореально-субарктическими ареалами (3 вида).

Для практического различения филогенетических рядов подрода *Cylactis* может быть использована следующая дихотомическая таблица определения:

- | | |
|--|-------------------|
| 1. Цветы красные. Корни ползучие; надземных простертых побегов нет | 5. <i>Arctici</i> |
| — Цветы белые | |

2

- | | | |
|---|------------------------|---|
| 2. Листья простые, лопастные | 3. <i>Humulifolii</i> | |
| — Листья сложные | | 3 |
| 3. Растения с сравнительно сильными, крючковатыми шипами | 1. <i>Xanthocarp</i> | |
| — Растения без шипов или с небольшими шипиками | | 4 |
| 4. Растения без надземных простертых побегов, но с ползучими корнями | 4. <i>Fragarioides</i> | |
| — Растения с надземными простертыми побегами, но без ползучих корней, часто с небольшими шипиками | 2. <i>Saxatiles</i> | |

Филогенетические ряды и виды подрода
Cylactis

Филогенетический ряд *Xanthocarp*

1. *Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch.
Провинции центрального и юго-западного Китая Ганьсу и Сычуань.
2. *Rubus minusculus* Lév. et Vaniot
Японский остров Хонсю.

Филогенетический ряд *Saxatiles*

Группа *Subsaxatiles*

3. *Rubus Clarkei* J. D. Hook.
Кашмирские Гималаи на высоте 3000 метров.
4. *Rubus simplex* Focke
Провинции центрального и юго-восточного Китая Хубэй и Сычуань.
5. *Rubus defensus* Focke
Япония.

Группа *Saxatiles veri*

6. *Rubus saxatilis* L.
Бореальная Евразия.
7. *Rubus pubescens* Rafin. (coll.)
Бореальная Северная Америка от Лабрадора до Аляски.
8. *Rubus japonicus* (Maxim.) Focke
Горные леса Японии.
9. *Rubus transmontanus* Focke
Британская Колумбия и штат Вашингтон Соединенных Штатов Америки.

Филогенетический ряд *Humulifolii*

10. *Rubus humulifolius* C. A. Mey.
Субарктическая и бореальная Евразия.

Филогенетический ряд *Fragarioides*

11. *Rubus fragarioides* Bertol.

Сиккимские Гималаи в поясе 3000—3500 метров.

12. *Rubus Franchetianus* Lév.

Провинция Юньнань юго-западного Китая.

13. *Rubus allophyllus* Hemsl.

Гора Омишань китайской провинции Сычуань в поясе 1100—2500 метров.

Филогенетический ряд *Arctici*

14. *Rubus arcticus* L.

Субарктическая и бореальная Евразия и Северная Америка, с атлантической дисъюнкцией.

15. *Rubus stellatus* Sm.

Мыс Дежнева на Чукотском полуострове и Камчатка. Острова Берингова моря. Юго-западная Аляска.

16. *Rubus acaulis* Michx.

Субарктическая и бореальная Канада и Аляска; северные области Соединенных Штатов Америки.

I. Филогенетический ряд *Xanthocarpus* Focke, Spec. Rubor. I (1910) 29.

1. Листья тройчатые, реже пятерные

1. *Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch.

— Листья перистые, состоящие из семи листочков

2. *Rubus minusculus* Lév. et Van.

1. *Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch. in Louis Morot Journ. de Bot. V (1891) 46; E. Regel in Acta Horti Petropolit. XI (1891) 477 et in Gartenflora 41 (1892) 108; Focke, Spec. Rubor. I (1903) 29; Эйхвальд, в Сборн. Научн. труды, посвящ. 150-летию Тартуского государств. университета 1802—1952 (1952) 322. — Желтоплодная костяника.

Жизненная форма желтоплодной костяники, гемикриптофит системы Раункиера. Корневище ползучее. Из деревянистой корневой шейки и из корневища восходят однолетние травянистые стебли 20—30 (—80) см высотой, голые или немного опушенные, разветвленные, не укореняющиеся, в нижней части с небольшими редкими шипиками, в верхней — со многими искривленными шипами. Листовые черешки опушенные, как и жилки нижней стороны листовой пластинки покрыты прямыми или искривленными шипиками. Основание листочков клиновидное или сердцевидное, без черешков или с коротким черешочком; пластинка листочков большею частью ланцетная, заостренная, с двоякопильчатым краем, снизу светлее. Цветы одиночные или по два, короткоче-



Рис. 9. Ежевика желтоплодная, *Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch. (филогенетический ряд *Xanthocarpi*, жизненная форма желтоплодной ежевики): *a* — верхняя часть растения с цветком; *b* — нижняя часть стебля, ползучее корневище и корни; *c* — обрезок нижней части стебля с двумя небольшими шипами; *d* — обрезок верхней части стебля с сильными шипами; *e* — цветочная почка в фазе распускания; *f* — на половину распустившийся цветок; *g* — сборная многокостянка; *h* — костянка. (в увеличении); *i* — косточка с ребра (в увеличении); *j* — косточка сбоку (в увеличении); *k* — цветоложе с неразвитыми костянками в верхней части (в увеличении); *l* — цветоложе в разрезе (в увеличении).

решковые, около 2,5 см в диаметре. Чашечка снаружи покрыта щетинистыми волосками. Лепестки белые, узко-клиновидные. Плодолистиков много, голые, только нижняя часть рыльца опушенная. Цветоложе вогнутое. Сборная многокостянка состоит из расположенных вокруг цветоложа овальных, сочных костяночек, желтая или оранжевая, приятного вкуса, кислосладкая. Косточка сетчато-морщинистая (см. рис. 9). Почки возобновления возникают у этой ежевики на корневище и на корневой шейке.

Распространение. Провинции центрального и юго-западного Китая Ганьсу и Сычуань. По Уокеру (Walker, 1941) обычная на сырых местах вдоль дорог перевала Шимень в горной системе Миньшань. В юго-западном Китае в пограничной части провинций Сычуань и Юньнань. Тацзиэнлу в провинции Сычуань (у Фокке под названием *Rubus tibetanus*, см. ниже, под var. *tibetanus*. Ареал, см. рис. 10)

Желтоплодная костяника иногда культивируется в ботанических садах. В ботаническом саду Тартуского государственного университета она растет нормально, цветет и плодоносит. Молодые стебли прямостоячие, позже свисают, образуя переплетение шиповатых стеблей.

Вследствие культивирования вид сравнительно известный. Приведенные в литературе диагнозы удовлетворительны, гербарные материалы достаточны.

Желтоплодная костяника наиболее различается от других видов подрода *Cylactis*. Произошла редукция скелетной оси, т. е. снижение роста. В нижней части скелетной оси шипы более или менее редуцированы, в верхней же они сохранились. Благодаря наличию множества очень цепких шипов, эта костяника в сравнении с другими представителями того же подрода имеет своеобразный вид, так как у нее имеются шипики и на жилках нижней стороны листа. У травянистой желтоплодной костяники поэтому в наибольшей мере сохранились признаки древних деревянистых шиповато-полулазящих ежевик.

Фокке (Focke, 1910, стр. 29) дает описание одного таксона, который он именовал *Rubus tibetanus*, считая его близким к желтоплодной костянике; позже (1914) Фокке присоединил свою тибетскую костянику к костянике желтоплодной. Вследствие некоторого расхождения морфологических признаков рассмотрим этот таксон как разновидность желтоплодной костяники.

var. *tibetanus* (Focke) comb. nov. — *Rubus tibetanus* Focke, Spec. Rubor. I (1910) 29. — *Caules steriles repentes, caules fertiles ascendentes. Folia plurima quinato-pinnata.* — Бесплодные стебли ползучие, плодущие стебли восходящие. Перистые листья в большинстве пятерные.

Распространение разновидности: Тацзиэнлу в западном Сычуане (ареал, см. рис. 10).

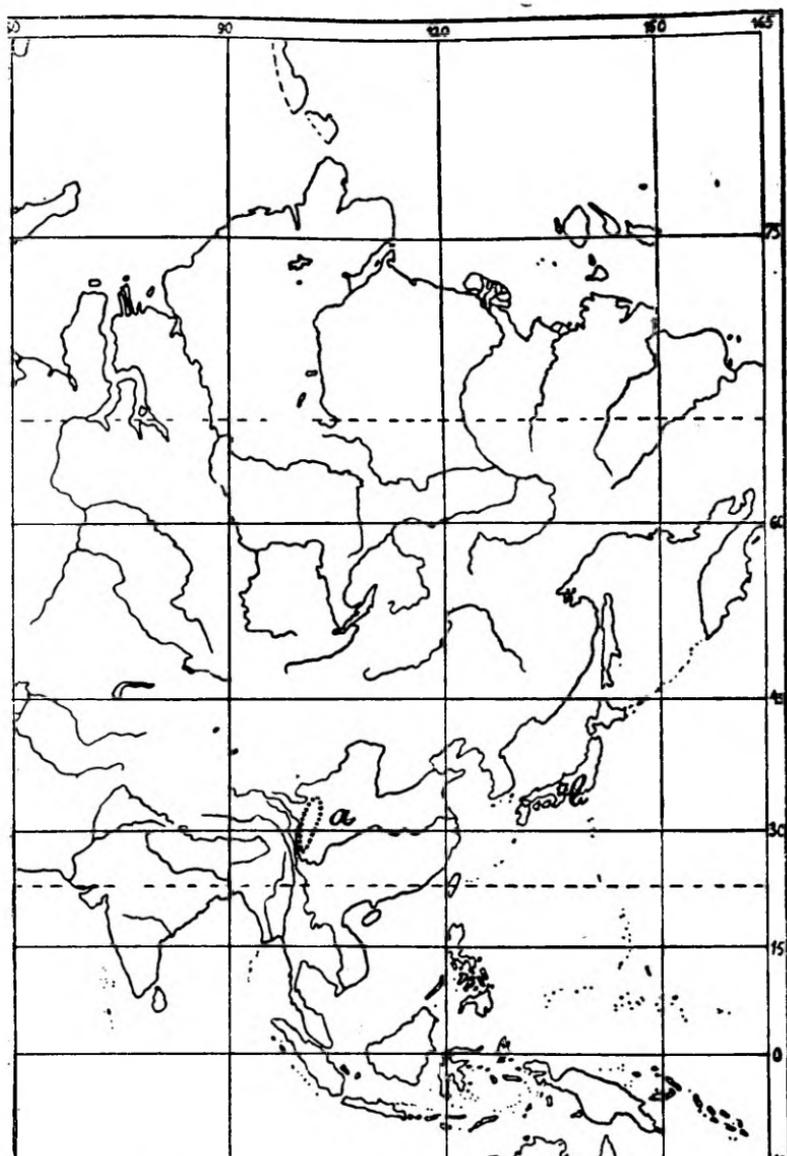


Рис. 10. Ареалы видов филогенетического ряда *Xanthocarpus* (подрод *Cylactis*): *a* — *Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch.; *b* — *Rubus minusculus* Lév. et Vaniot.

2. *Rubus minusculus* Lév. et Vaniot in Bull. Soc. Agric. Sc. Arts Sarthe LX (1905) 63; Focke, Spec. Rubor. I (1910) 29 et III (1914) 17 — Костяника мелкая.

Травянистое растение с неукореняющимися стеблями. Листья перистые, серые, расположены пучками; листочки ланцетные,

сидячие, выемчато-зубчатые, мелкие, напоминающие листья рябины. Чашелистики пушистые (рис. см. Фокке, 1914, стр. 17).

Распространение. Японский остров Хонсю; тип собран 16 мая 1899 г. Фори (Faurie) близ Нара, под номером 3187 (ареал, см. рис. 10).

Вышеприведенный краткий диагноз недостаточен для того, чтобы получить удовлетворительное представление о виде. Упоминается еще, что чашелистики жилковатые, как у *Rubus pedatus* из подрода *Dalibarda*. По рисунку Фокке (Focke, 1914, 17) это маленькое растение с глубоко зубчатыми перистыми листьями. В диагнозе вовсе не упоминаются шипы. Поэтому правильность систематического соединения этого вида в одну группу *Xanthocarpis* с желтоплодной костянкой не вполне ясна и требует разъяснения на основе гербарных материалов, которые, к сожалению, автору настоящего исследования оказались недоступными.

Принадлежность обоих видов к одной родственной группе оспорима. Принимая желтоплодную костянику за тип одной из жизненных форм бореальных ежевик, отметим, что у этого вида, несмотря на редукцию деревянистой скелетной оси в травянистую, сохранились древние типы рода. Поэтому вид этот в рамках подрода *Cylactis* является наиболее древним реликтовым представителем бореально-травянистых ежевик на территории древней Китая.

2. Филогенетический ряд *Saxatiles* Focke, Spec. Rubor. I (1910) 25.

1. Листочки округлые, тупые, приблизительно равной длины и ширины
3. *Rubus Clarkei* J. D. Hook., стр. 104.
— Листочки заостренные, длина их превышает ширину 2
2. Цветки в верхушечных или в пазушных соцветиях 5
— Цветки одиночные, верхушечные иногда в большем числе 3
3. Стебли и чашечка покрыты щетинистыми волосками
5. *Rubus defensus* Focke, стр. 105.
— Растения без щетинистых волосков 4
4. Листья в большинстве тройчатые
7. *Rubus pubescens* Rafin. (coll.). стр. 113.
— Листья в большинстве пятерные
8. *Rubus japonicus* (Maxim.) Focke, стр. 117
5. Прилистники линейно-ланцетные
4. *Rubus simplex* Focke, стр. 104.
— Прилистники плодущих стеблей яйцевидные или продолговато-яйцевидные 6

6. Соцветия верхушечные, состоящие из 3—10 цветков

6. *Rubus saxatilis* L., стр. 107

— Цветки верхушечные, числом не более трех

9. *Rubus transmontanus* Focke, стр. 118.

А. Филогенетически более древняя родственная группа ненастоящих костяник, *Subsaxatiles* Eichw. (1952).

3. *Rubus Clarkei* J. D. Hook., Fl. Brit. Ind. II (1878) 337; Focke, Spec. Rubog. I (1910) 28. — Костяника Кларка.

Небольшое травянистое растение, жизненная форма которого неясна. Стебли тонкие, опушенные, частично покрытые железистыми волосками и мелкими острыми шипиками. Листья тройчатые, темнозеленые; листочки округлые, тупые с округлым или клиновидным основанием и двояко-городчатым краем, снизу опушенные; конечный листочек на более длинном черешочке; черешки опушенные и покрыты шипиками. Прилистники продолговатые, тупые или заостренные, опушенные, иногда с пильчатым краем, неоппадающие. Цветки в пазухах нижних листьев одиночные, в пазухах верхних — немногочисленные, поникающие, диаметром в 1 см. Гипантий густоопушенный, без шипиков; чашелистики ланцетные. Плод состоит из немногих голых костяночек. Косточка морщинистая.

Распространение. Зонамунг в Кашмире, в поясе около 3000 м. Редкий, малоизвестный эндемик Гималаев. Фокке (1910), исходя из округлой формы листочков считает его отличающимся от других видов группы *Saxatiles veri*, Эйхвальд (1952) характеризует его как представителя группы *Subsaxatiles* (ареал, см. рис. 11).

В пропорции с общей редукцией вегетативных частей у костяники Кларка произошла и редукция шипов, т. е. вместе с редукцией роста уменьшились и шипы.

Об условиях произрастания костяники Кларка, о ее экологии данных нет. Так как Кашмир в среднем расположен под 35° сев. шир., на высоте 3000 м, тут господствует пояс хвойных лесов, как это по Гукеру (Hooker, 1855) имеет место и в расположенной несколько западнее Сиккиме. Субальпийский кустарниковый пояс начинается в Сиккиме с высоты 3500 метров. Эндемичная костяника Кларка произрастает поэтому только в поясе хвойных лесов Гималаев.

4. *Rubus simplex* Focke in J. D. Hooker, Icon. pl. X, tab. 1848 (1890); Focke, Spec. Rubog. I (1910) 28. — Костяника простая.

В системе жизненных форм Раункиэра, по-видимому, хамефит. Плодоносящие стебли деревянистые, прямостоячие, 25—50 см высоты, простые, коротко опушенные и с немногими шипами. Листья тройчатые; прилистники линейно-ланцетные, в нижней ча-

сти срослись с листовым черешком; черешки листьев длинные, коротко опушенные и покрыты небольшими шипиками. Листочки неравномерно и мелко остропильчатые, с 8—12 жилками, сверху щетинисто-волосатые, снизу только с опушенными жилками, зеленые; конечный листочек яйцевидный или яйцевидно-ланцетный, у верхних листьев заостренный; боковые листочки такие же, но на более коротком черешочке. Цветки одиночные в пазухах верхних листьев, остальные парные или расположенные по три, реже одиночные в пазухах последующих 2—3 листьев, все на коротких цветоножках, диаметром в 2 см. Гипантий блюдцеобразный; чашелистики игловидно-заостренные, войлочно-окаймленные, с редкими щетинистыми шипиками. Лепестки, по-видимому, едва длиннее чашелистиков; тычинки многочисленные, прямые, с расширенными нитями; костяночки многочисленные, мелкие, после цветения рыхло окутаны непадающими лепестками; нижняя часть столбика опушена; спелый плод красный, съедобный, косточка морщинистая.

Фокке, описавший этот вид в 1910 году, предполагает, что он содержит два подвида, которые он все же не решает установить вследствие недостаточности материала. Кроме того, он устанавливает две формы:

f. *Fockei*, Focke, Spec. Rubog. I (1910) 28. Листочки яйцевидные, с 8-ю жилками.

f. *depictus* Focke (l. c.). Листочки яйцевидно-ланцетные, с 12-ю жилками.

Распространение. Центральный и юго-западный Китай — провинции Хубэй и Сычуань; f. *depictus* собрана в Сычуане (ареал, см. рис. 11)

За исключением удовлетворительного описания, данные относительно этого вида скудны. Характерны одеревенелые плодущие стебли, чем вид этот отличается от всех других представителей ряда *Saxatiles*. Только верхняя сторона листочков щетинисто-волосистая. Это эндемик с ограниченным распространением на территории, которая отличается древними типами флоры. Как и костяника Кларка, стоит несколько обособленно от других видов филогенетического ряда *Saxatiles*.

5. *Rubus defensus* Focke, Spec. Rubog. I (1910) 26. — Эксикат: Faurie, № 5902. — Костяника защищенная.

По-видимому, корневищный геофит системы жизненных форм Раункиэра. Турионы однолетние (?), плетевидные, стройные, вальковатые, как и плодущие стебли и черешки листьев, покрыты тонкими, жесткими, неровными щетинистыми волосками, часть которых имеет железистые головки. Прилистники линейно-ланцетные, свободные или немного сросшиеся с черешком. Листья на длинных черешках, тройчатые или дланевидно-пятерные; бо-

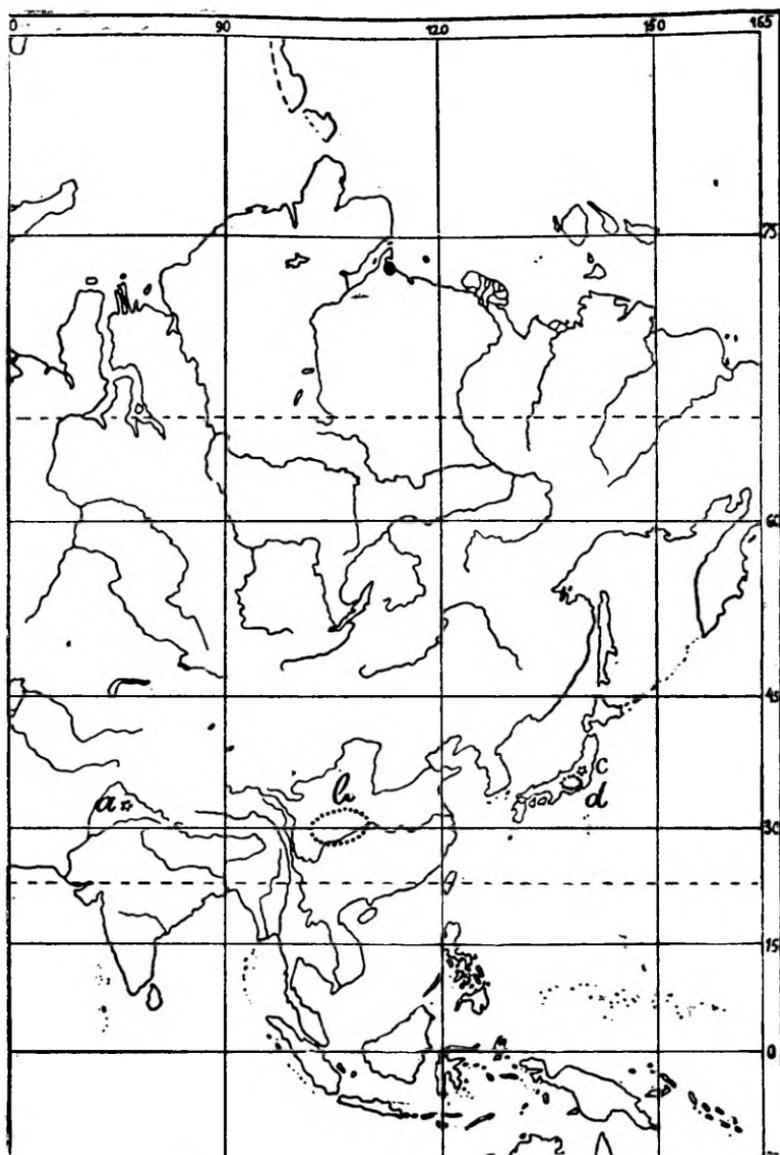


Рис. 11. Ареалы видов филогенетического ряда *Saxatiles* (под-род *Cylactis*): *a* — *Rubus Clarkei* J. D. Hooker; *b* — *Rubus simplex* Focke; *c* — *Rubus defensus* Focke; *d* — *Rubus japonicus* (Maxim.) Focke.

ковые листочки с короткими черешочками, конечный листочек ча-
сто на более длинном черешочке; все листочки обратнойцевидно-
ромбические, со слегка клиновидным основанием, особенно в верх-
ней части неравномерно крупнопильчатые, сверху щетинисто-во-

лосистые, снизу опушенные и на жилках с немногими щетинистыми волосками. Пазушные почки крупные. Плодущий стебель простой, прямой, опушенный, облиственный, иногда только двухцветковый; цветы довольно крупные, на черешках средней длины, поникающие. Гипантий тазовидный, щетинисто-колючий; чашелистики треугольные, наружные с хвостовидными придатками.

Распространение. Япония, собран 12 августа 1890 года в центральной части леса Ганцу.

Малоизвестный вид, редкий даже в больших центральных гербариях, которого автору настоящей работы не удалось видеть. Это третий из видов группы *Subsaxatiles*, своеобразно отличающийся от других видов группы, эндемик японской флоры и, по-видимому, с крайне ограниченным ареалом. Примечательно, что *R. defensus* лишен шипов, но покрыт тонкими щетинистыми волосками. Помимо шипов, и щетинистые волоски относятся к признакам шиповато-лазящих растений, но как адаптационное приспособление несомненно еще менее целесообразно, чем шипы. Поскольку это небольшое травянистое растение, и щетинистые волоски костяники защищенной не имеют биологической целесообразности.

Б. Филогенетически более молодая родственная группа настоящих костяник, *Saxatiles veri* Focke, emend. Eichwald (1952).

6. *Rubus saxatilis* L. Spec. pl. ed. I (1753) 494; Ser. in DC. Prodr. II (1825) 504; Ledeb. Fl. Ross. II (1844—1846) 69; Крылов Фл. Алтай II (1903) 408; Focke Spec. Rubor. I (1901) 27; Keller et Gams in Hegi Ill. Fl. Mittel-Europ. IV 2 (1922—1923) 766; Focke *Rubus* in Aschers. et Graebn. Synops. VI, I (1900—1905) 443; Юзепчук во Фл. СССР X (1941) 14; Eichwald in Eesti NSV flora II (1956) 293. Костяника каменистая, по-эстонски lillakas. Эксикат: Eesti Taimed II (1935) 66.

Жизненная форма костяники каменистой — гемикриптофит системы Раункиэра. Корневище не ползучее. Цветоносные стебли прямостоячие, 10—30 см высоты, при основании с чешуйчатыми низовыми листьями, с середины облиственные, с тонкими игольчатыми шипиками или без шипиков. Кроме цветоносных стеблей, развиваются однолетние нецветущие побеги; побеги эти удлиненные, распростертые, вальковатые, рассеянно тонко-шиповатые или тонко-игольчатые, иногда и без этих образований; к осени побеги укореняются на верхушке. Листья на длинных черешках, тройчатые, немного опушенные, боковые листочки на очень коротких черешочках, иногда с двумя небольшими боковыми лопастями; конечный листочек ромбической формы на черешочке; все листочки двояко надрезанно-зубчатые, с обеих сторон зеленые. Прилистники свободные, на цветоносных стеблях яйцевидные или эллиптические, на нецветущих побегах ланцетные или линей-

но-продолговатые, заостренные. Цветки небольшие, обоеполые, белые, по 3—10 в кистевидных или зонтиковидных соцветиях на конце стебля, иногда и по 1—2 на пазушных веточках; лепестки прямостоячие, узко-лопатчатые; чашелистики ланцетные, отогнутые назад; тычинки линейные, длиннее столбиков. Костянок от 1 до 6, сравнительно крупные, яркокрасные, в основании едва срослись; косточки крупные, морщинистые (см. рис. 12 и Флора Эстонской ССР, II, рис. 132).

Число хромосом $2n = 28$.

Растет преимущественно в тенистых еловых и смешанных лесах, в кустарниках, на утесах, каменистых склонах гор, болотах, на кочках моховых болот.

Хозяйственного значения не имеет. Плоды съедобные, но из-за крупных косточек мало подходят для использования.

Распространение. Средняя Европа, Скандинавия, горы Средиземноморья, Европейская ССР (кроме юга), Кавказ, Сибирь, Дальний Восток, Китай, Гималаи, Гренландия. В южных частях ареала растет в горах: в Альпах до 2400 м, в западном Тибете на высоте 3000 м [ареал. см. рис. 13 и Флора Эстонской ССР II (1956), рис. 135; Липмаа, 1938, рис. 19].

Описана форма:

f. multiloba Hiit. Suom. Kasv. (1933) 459. — Конечный листочек трехлопастный и лист поэтому почти пятерной. Центральная и Южная Финляндия. Встречается и в эстонских гербарных материалах.

Костяника каменистая образует нижеприводимые гибриды, часть которых найдена и в Эстонской ССР:

R. arcticus × *saxatilis* (*R. castoreus* Laest.), см. *R. arcticus*.

R. caesius × *saxatilis* (*R. digeneus* H. Lindb. in Meddel. Soc. pro Faun. et Fl. Fenn. 35 (1908) 142, 2 таблицы рис. — Найдены на Аландских островах и в Центральной Финляндии (*Ostrobottnia kajanensis*). — Стебли восходящие, листья тройчатые, с обеих сторон одноцветные; лепестки длиною в 5 мм, шириною в 2 мм.

Эксикат: Pl. finl. exs. n° 718.

R. chamaemorus × *saxatilis* ap. Tranzschel in Meddel. Soc. pro Faun. et Fl. Fenn. 49 (1925), 1 табл. рис. — *Rubus Tranzschelii* Juzepcz. во Фл. СССР X (1941) 12; Эйхвальд в Юбилейн. сборн. О-ва естествоиспыт. 1853—1953 (1953) 180 и во Фл. Эстонской ССР II (1956) 188. — Растение опушенное и с железистыми волосками, без шипов и без ползучих побегов, с ползучим корнем. Нижняя часть стебля с чешуйчатыми низовыми листьями. Листья глубоко трехлопастные, напоминающие листья *R. humulifolius*. Цветки одиночные, похожие на цветки морозники приземистой, но двуполые. — Гибрид этот был в 1915 г. обнаружен В. Траншелем в окрестностях Ленинграда, близ ст. Графской. Он най-

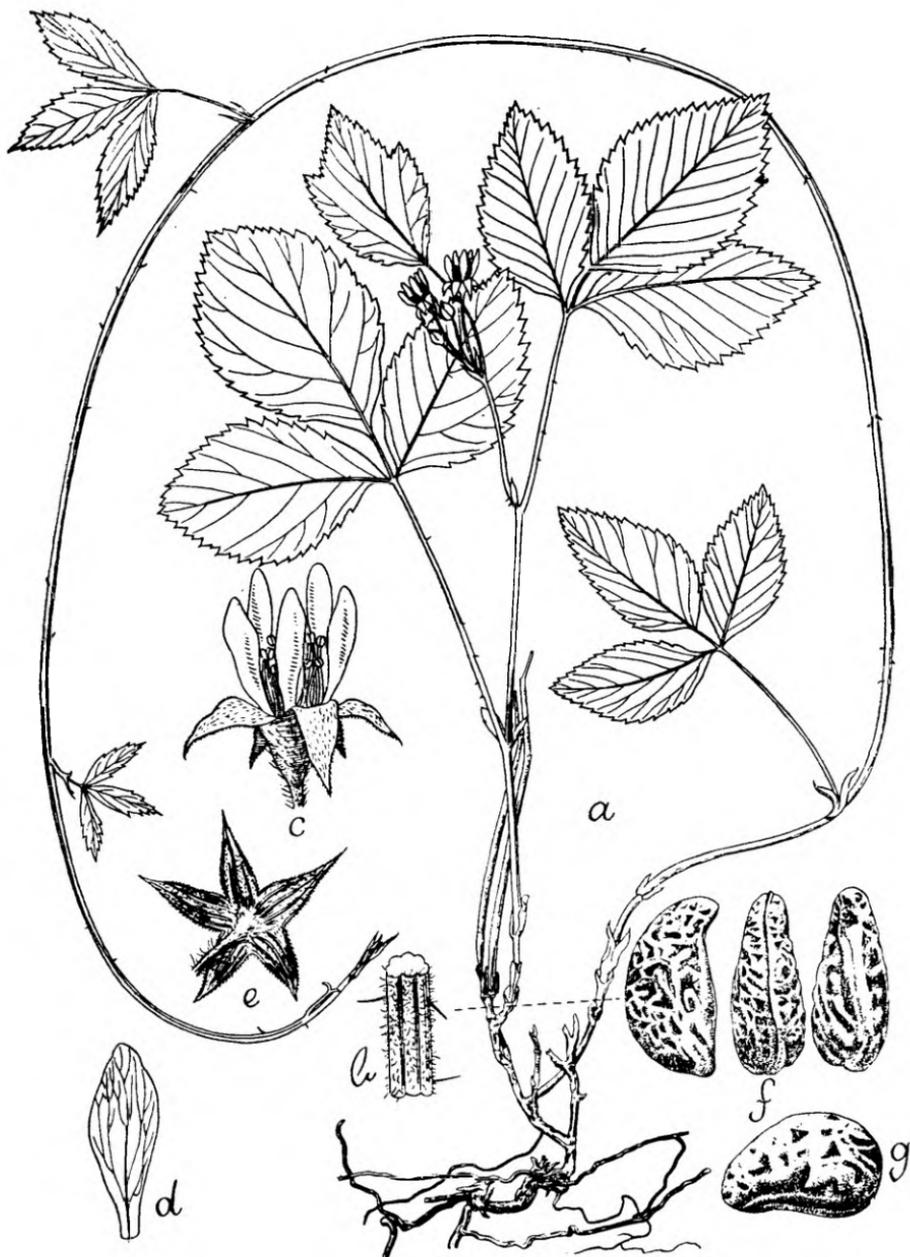


Рис. 12. Костяника каменная, *Rubus saxatilis* L. (подрод *Cylactis*, филогенетический ряд *Saxatiles*, жизненная форма костяники каменной): *a* — цветущее растение, стерильный ползучий стебель и корень; *b* — обрезок стебля с шипиками (в увеличении); *c* — цветок (в увеличении); *d* — лепесток (в увеличении); *e* — чашечка снизу (в увеличении); *f* — морщинистая косточка с трех сторон (в увеличении); *g* — нетипичная косточка сбоку (в увеличении).

ден и в Эстонии; соответствующий гербарный экземпляр в гербарии кафедры систематики растений и геоботаники ТГУ имеет следующую этикетку: Уезд Вирумаа, приход Вайвара, лесничество Городенко, в лесу западнее Городенки. Собирали А. Вага, С. Крастин, Т. Липмаа, Г. Саласоо, 23. 01. 1932. Опред. К. Эйхвальд 1944.

Этот гибрид стерильный, по-видимому, сkomplицированным числом хромосом.

R. saxatilis — мало варьирующий вид, или, вернее, его варьирующие таксоны не классифицированы. В эстонском материале также наблюдаются формы с разнящимися листьями, но вряд ли эти формы имеют таксономическую ценность. Ледебур (Ledebour, 1844—1846) упоминает некоторые различия в размерах растения, а также жестковолосистые формы и формы с неодинаково заостренными чашелистиками. Тот же автор указывает, что встречающийся в Алтае *R. saxatilis* имеет более крепкие и гуще расположенные шипы, чем европейские типы. Фокке (1910) отмечает, что костяники, распространенные в Алтае, в Армении и в северо-западной Индии (Кашмир), отличаются бóльшим ростом и покрыты железистыми волосками; он полагает, что в результате более тщательного изучения эти формы можно будет рассматривать как разновидности или подвиды. Учитывая обширный ареал костяники каменистой, ее разновидности можно считать экотипами, т. е. зачатками новых видов в различных частях ареала.

Эйхвальд (1952) указывает, что возможно и другое, пока лишь теоретическое предположение для объяснения различий костяники каменистой в отдельных частях ее обширного ареала. Как известно, число хромосом у костяники тетраплоидное, $2n = 28$, т. е. обычное гаплоидное число рода *Rubus* (7) в этом случае учетверилось, или диплоидное число (14) удвоилось. Следовательно, мы, возможно, имеем здесь дело с филогенетически более молодым типом по сравнению с древними видами, имеющими диплоидное число хромосом. Было бы важно установить число хромосом у различных типов костяники Алтая, Армении и Кашмира, так как не исключена возможность, что именно они являются древними исходными типами, число хромосом у которых, если предположение правильно, должно бы быть диплоидным, т. е. $2n = 14$. Относительно костяники каменистой, найденной Пржевальским (1946, 2-ое изд.) в 1875 г. во Внутренней Монголии (в горах Муни Ула на среднем течении Хуанхэ), можно сделать такое же предположение.

R. saxatilis — своеобразное и интересное по своему ареалу растение. Нет сомнения, что и его прародиной, как и других бореальных видов подрода *Cylactis*, имеющих обширные ареалы, была Азия. Однако современный ареал костяники каменистой в основном расположен на западе (в Европе), тогда как имеющиеся в юго-восточной Азии разрозненные ареалы, обусловленные простирающимися между ними пустынями, полупустынями и

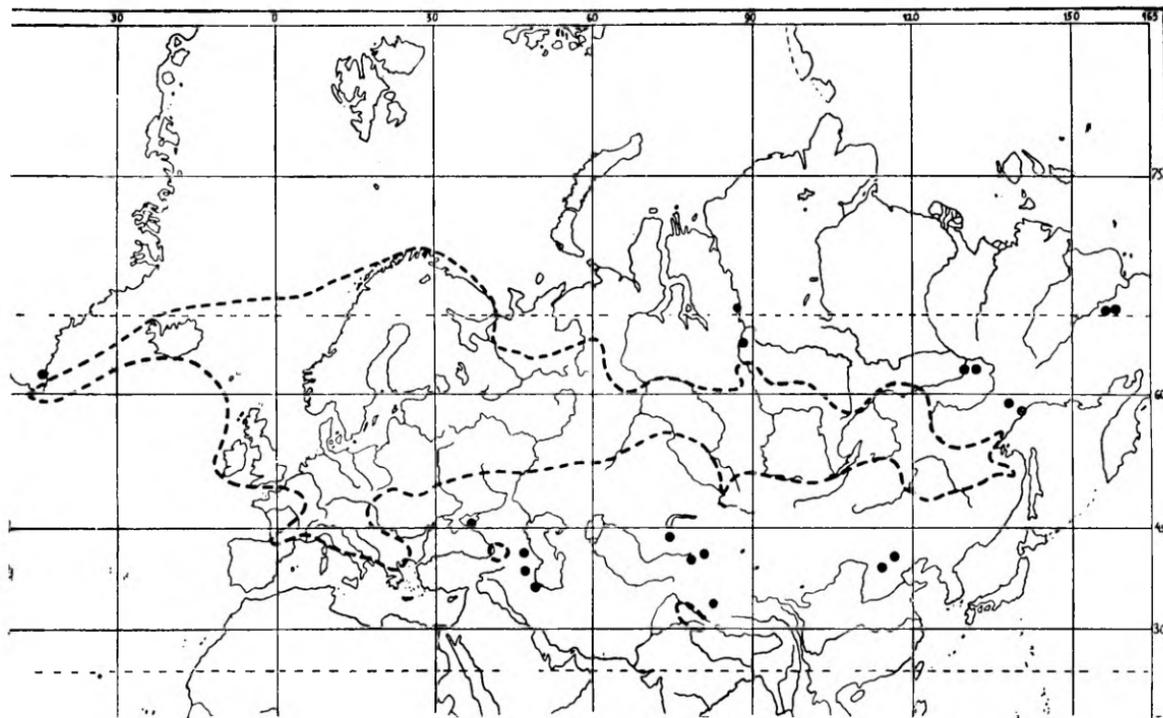


Рис. 13. Ареал вида филогенетического ряда *Saxatilis* (подрод *Cylactis*); костяника каменная, *Rubus saxatilis* L.

степями, представляют как бы форпосты этого вида. Между тем фактически это не форпосты, а скорее островные обиталища этого вида; это эндемические реликты, не подвергшиеся или мало подвергшиеся воздействию плейстоцена, т. е. тому воздействию, которое является одним из главнейших факторов образования современного ареала *R. saxatilis*.

К сожалению, предположение о возможном существовании в юго-западной Азии диплоидных типов вида *R. saxatilis* трудно поддается проверке. Однако типы, встречающиеся в растительности Алтая, не являются недоступными и их кариоцитологическое изучение представляло бы собой благодарную задачу.

Костяника каменная в филогенетическом ряду *Saxatiles* является видом, имеющим наиболее обширный ареал. Хотя в зависимости от промежуточных аридных областей она имеет небольшие разрозненные части ареала в Гималаях и внутренней Монголии, она представляет собой по существу европейско-сибирский вид, ареал которого охватывает почти всю Европу, начиная от Пиренеев, Центральную и Южную Сибирь и, заметно разрежаясь, почти достигает Охотского моря (Липмаа, там же). Она встречается на Фарерских островах и в самой южной части Исландии и Гренландии, на 60—61° северной широты.

Поскольку костяника встречается в области древних поселений Гренландии, предполагают [Остенфельд (Ostenfeld). 1926], что она занесена туда древними скандинавами; таким образом, ее гренландский ареал, возможно, антропохорного происхождения. Этот вид был впервые открыт в 1829 г. в южной части Гренландии, в окрестностях фьорда Тазерминт, у развалин древнескандинавского поселения и был обнаружен вторично там через 60 лет. Порсильд (Porsild, 1932) не разделяет вышеприведенного взгляда и полагает, что местообитание костяники в Гренландии вполне могло возникнуть и без участия человека. Липмаа (1938) придерживается той же точки зрения; он сомневается в том, чтобы ареал костяники мог быть значительно расширен с помощью человека.

Вопрос о Тазерминтском местопроизрастании костяники остается неясным. Если еще в начале плейстоцена существовала материковая связь между Европой и Северной Америкой, то Гренландия должна была служить связующим звеном между обоими материками. Сьюорд (Seward, 1931) сделал попытку изобразить графически эту связь между Европой и Северной Америкой. На карте, изображающей период максимального оледенения, связь между Гренландией и Исландией, с одной стороны, и между Исландией и Англией, с другой, уже прервана, однако направление и границы ранее существовавшей связи ясно зафиксированы. Стеффен (Steffen, 1937) стоит на той точке зрения, что миграция растений между Европой и Северной Америкой происходила в двух направлениях. Первый путь — путь миграции высоко-арктических видов — пролегал через Шпицберген и северную Грен-

ландию, второй же — путь арктических и субарктических видов — шел, наоборот, через Исландию и южную Гренландию. Учитывая эту точку зрения, можно предполагать, что, хотя большая часть флоры Гренландии и погибла в ледниковые времена, здесь все же, как показывают исследования, в течение всего этого периода продолжали существовать области консервации растений, даже в центральной и северной части Гренландии [Гелтинг (Gelting), 1934]; таким образом, нельзя отвергать возможность того, что *R. saxatilis* в Гренландии является доледниковым реликтом, который в течение всего плейстоцена произрастал в консервационной области южной Гренландии.

В эдафическом отношении костяника каменная малотребовательна; будучи в основном лесным растением, она довольствуется песчаной почвой верещатника и болотными кочками; ее кальцефильность представляется сомнительной, хотя в Западной Европе она имеет местами кальцефильный характер [Келлер и Гамс (Keller et Gams), 1922—1923]; относительно ее распространения в Эстонской ССР нельзя сказать, чтобы она чаще встречалась на известняках, чем в южной Эстонии.

7. *Rubus pubescens* Rafin. in Med. Repos. N. York, Ser. III, 2 (1811) 333; Wiegand and Eams Fl. of Cayuga Lake Basin, N. York. Cornell Univ. Agricult. Exp. Station Mem. 92 (1925) 262; Marie-Victorin Fl. Laurent. (1935) 331. — *R. triflorus* Rich. in Frankl. Journ., ed. 2 (1823) 19; W. J. Hooker Fl. boreali-americana I (1840) 181; Robinson et Fernald in Gray's New Manual, ed. 7 (1908) 487 — *R. americanus* Britt. in Mem. Torr Bot. Club V (1894) 185. — *R. americanus* (Pers.) ap. Britt. and Brown Ill. Fl. N. Un. St. II (1897) 201; Focke Spec. Rubor. I (1910) 25. — *R. saxatilis* var. *americanus* Pers. Synops. plant. II (1807) 52. — *R. saxatilis* var. *canadensis* Michx. Fl. bor.-am. I (1803) 288. Костяника опушенная.

Гемикриптофит системы Раункиэра, жизненная форма костяники каменной. Более или менее опушенная. Плодушие стебли прямые, 10—40 см высоты, без шипов; бесплодные стебли плетевидные, на втором году выпускающие цветоносные стебли. Листья похожи на листья костяники каменной, но часто почти пятерные; листочки обычно немного уже и более заостренные, чем у костяники каменной. Цветки белые, немного больше цветков костяники каменной, одиночные или в соцветиях, состоящих из 2—4 цветков. Цветоножки сравнительно длинные, часто железисто-щетинистые. Плод состоит из 12—20 красных костяночек; косточка морщинистая (рис. 14 по Гукеру, 1840, табл. 62 и по Бритону и Брауну, 1897, рис. 1897).

Распространение. В лесах и болотах США и Канады от Нью-Фаундленда до Аляски, на юге до штатов Нью-Джерси,

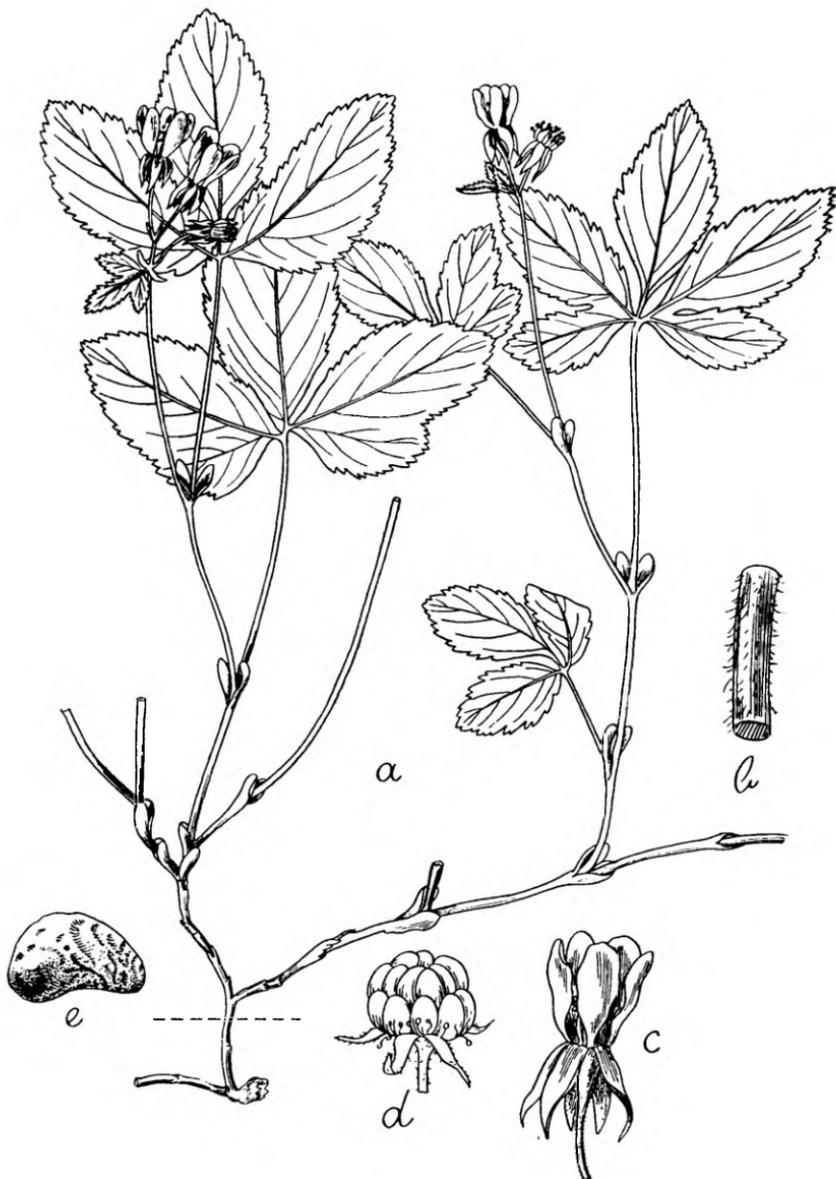


Рис. 14. Костяника опушенная, *Rubus pubescens* Rafin. (подрод *Cylactis*, филогенетический ряд *Saxatiles*, жизненная форма костяники каменной): *a* — цветущее растение с прямым и ползучим стеблем и с корневой частью; *b* — обрезок средней части стебля (в увеличении); *c* — цветок (в небольшом увеличении); *d* — сборная многокостянка (в небольшом увеличении); *e* — косточка (в увеличении); (*a* и *c* по Гукеру, *d* — по Бриттону и Брауну, *b* и *e* — оригинальные).

Айова и Небраска. Одно обособленное местопроизрастание на дальнем севере, на реке Макензи. (См. ареал, рис. 15).

R. pubescens изображен в труде Гукера (Hooker, 1840, табл. 62). Во флоре Торрея и Грея (Torrey et Gray, 1838—1840) об этом рисунке имеется замечание, что он хорош, но листочки изображенного растения как в верхушечной, так и в нижней части менее сужены, чем у встречающихся в США представителей этого вида. Рисунки, приводимые в работах Бриттона и Брауна (Britton et Brown, 1897) и Фокке (1910), по-видимому, больше отвечают замечанию Торрея и Грея; различия обусловлены несомненно варьированием вида.

Вид очень близок к костянике каменистой и охарактеризован в качестве ее северо-американского компонента. Наряду с различиями, приведенными в диагнозе, заслуживает внимания то обстоятельство, что его шипы полностью редуцированы. Поскольку у нашей костяники по большей части имеются шипики, *R. pubescens* в отношении жизненной формы более редуцирован, чем близкородственный ему вид.

Таксономия костяники опушенной еще не выяснена. Помимо вышеуказанных расхождений в работах Гукера, с одной, и Торрея и Грея, с другой стороны, отметим, что Гукер (1840) наряду с *R. triflorus* (в качестве синонима которого дается еще *R. aegopodioides* Ser.) приводит также один нью-фаундлендский вид — *R. mucronatus* (Ser. in DC. Prodr. II 565); по Макауну (Macoun, 1883) это синоним вида *R. triflorus* в более широком понимании. Из диагноза Гукера выясняются некоторые различия этих таксонов; так, стебель у *R. mucronatus* опушенный, опушены также одноцветные с обеих сторон листья. Ввиду различия исходных основ в диагнозах трудно установить, соответствует ли встречающийся в Канаде *R. pubescens* Rafin. [Мари-Викторен, (Marie-Victorin), 1935, стр. 330, рис. 96] в точности виду *R. mucronatus*, или нет.

Вопрос таксономии костяники опушенной до сих пор остается нерешенным; Хустих и Петтерсон (Hustich et Pettersson, 1944, 1945) в своих работах о флоре восточного побережья Лабрадора рассматривают этот таксон в качестве коллективного вида. В настоящей работе мы исходим из *R. pubescens* как коллективного вида и приводимая нами карта (рис. 15) представляет ареал коллективного вида. Вследствие недостаточности гербарных материалов таксономическое решение вопроса о таксонах *R. pubescens* в настоящей работе невозможно. Затруднительно также точно установить распространение ареала коллективного вида в северо-западном направлении. По Макауну (Macoun, 1883) этот ареал простирается по всему материк Северной Америки от Атлантического океана до Тихого, а по Робинзону и Фернальду (Robinson and Fernald, 1908) от Лабрадора до Аляски. Наряду с общим протяжением ареала в западном и северо-западном направлениях неясен был вопрос и о том, имеем ли мы здесь дело с непре-

рывным ареалом, или же в его западном или северо-западном секторе имеются разрозненные части ареала.

Исходя из опубликованного недавно исследования Гультена по ареалогии амфиатлантических видов (Hultén, 1958), проблему ареала костяники опушенной можно считать выясненной. На основе исследований Дима (Deam, 1940) и Радда (Rudd, 1951), Гультен на карте 85 своего труда приводит ареал костяники опушенной, который, согласно карте, не простирается западнее 131-ой параллели, т. е. заканчивается в округах Юкона и Макензи. На юго-востоке США непрерывный ареал простирается не южнее 42° сев. шир., причем обозначен и ряд изолированных местопроизрастаний южнее границы ареала. Замечательно одно местопроизрастание костяники опушенной в дельте реки Макензи, т. е. далеко на севере, на полярной границе леса, включенное все же Гультеном в ареал вида — по-видимому, в предположении возможности и более южного произрастания вида в долине реки Макензи.

Что касается характера современного ареала коллективного вида *R. pubescens* (= *R. triflorus*), то почти на всем своем протяжении он сформировался в послеледниковое время; только в самой юго-восточной части, на запад от реки Миссури (штат Монтана), ареал и изолированные местопроизрастания простираются несколько к югу от границы максимального оледенения в Северной Америке. Совершенно изолировано от ареала местопроизрастание в устье реки Макензи, которое находится на границе сплошного оледенения Северной Америки (см. карту максимального оледенения Северной Америки, Фернальд, 1929, и рис. 21 в настоящей работе). Таким образом, этот вид позднее был вытеснен из своего ареала ледникового времени, граница которого проходила к югу от края материкового льда; его нынешний ареал послеледниковый, т. е. вторичный, и отщепление новых типов в его границах было обусловлено послеледниковыми климатическими, экологическими и фитогеографическими факторами.

По экологии костяники опушенной имеются некоторые данные в работе Мосса (Moss, 1932), посвященной растительности центральной части Канадской провинции Альберта, своеобразному парковому ландшафту с рощами больших и меньших размеров (т. н. Grove Belt), примерно на 53° сев. широты. Костяника опушенная произрастает в тополевых рощах из *Populus tremuloides* Michx. и *P. balsamifera* L., с примесью *Betula papyrifera* Marsh. и *Picea Albertiana* S. Brown; из более низких деревьев и кустарников растут: *Alnus incana* (L.) Moench, *Cornus stolonifera* Michx., *Salix planifolia* Pursh, *S. pseudomonticola* Boll, *Betula glandulosa* Michx., *Corylus rostrata* Ait., *Ledum groenlandicum* Oeder, *Ribes americanum* Mill., *R. glandulosum* Grauer, *R. hudsonicum* Rich., *Rubus strigosus* Michx., *Rosa Fendleri* Crép., *R. Macounii* Greene, *Vaccinium canadense* Kalm, *V. caespitosum* Michx., *V. vitis-idaea* L. и др. Из длинного списка травянистых растений назовем следую-

щие: *Rubus arcticus* L., *Circaea alpina* L., *Majanthemum canadense* Desf., *Trientalis europaea* (Pers.) Pursh. Почва — преимущественно разного цвета моренная глина.

Относительно внутренней части Лабрадора, прилегающей к его западному побережью, имеются некоторые данные по ценологии костяники опушенной у Хустиха и Петтерсона (Hustich and Pettersson, 1945). Примерно на 53° сев. широты здесь протекает впадающая в залив Сэнвич река Уайт Бэр Ривер; в долине этой реки простираются густые заросли, образуемые ольхой серой, *Alnus incana* (L.) Moench, в более влажных местах которых встречается костяника опушенная вместе с видами: *Clintonia borealis* (Ait.) Raf., *Habenaria obtusata* (Pursh) Rich., *Smilacina trifolia* (L.) Desf., *Trientalis americana* (Pers.) Pursh, *Cornus canadensis* L., *Ranunculus lapponicus* L. и др.

На острове Эскимо в восточной части озера Мельвиль, расположенного на восточном побережье Лабрадора, на 54° сев. широты, указанное растение произрастает вместе со следующими видами: *Salix glauca* L., *Achillea millefolium* L., *Hierochloë odorata* (L.) Wahlbg., *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., *C. canadensis* (Michx.) P Beauv. и *Parnassia multiseta* (Ledeb.) Fern.

Следует назвать еще одну область распространения *R. pubescens*. Это фьорд Уайльд Байт, на 55° сев. широты. Здесь в ущельях, сложенных гранитами и кварцами, наш коллективный вид встречается вместе со следующими растениями: *Streptopus amplexifolius* (L.) DC., *Solidago macrophylla* Pursh, *Rubus arcticus* L. (coll.), *R. chamaemorus* L., *Cornus canadensis* L., *Vaccinium caespitosum* Michx., *Pedicularis euphrasioides* Steph., *Moneses uniflora* (L.) Gray.

8. *Rubus japonicus* (Maxim.) Focke in Abh. Nat. Ver. Bremen IV (1871) 192, 198; Focke Spec. Rubor. I (1910) 28. — *R. triflorus* Rich. β . *japonicus* Maxim. in Mélang. Biol. Bull. Acad. Sc. de St. Pétersb. VIII (1871) 375 — *R. caesius* Thunbg. Fl. Japon. (1874) 216. — Костяника японская.

Жизненная форма костяники каменистой. Гемикриптофит системы Раункиэра. Очень похожее на *R. pubescens* травянистое растение, но в отличие от последнего большинство листьев дланевидно-пятиерные. Плодушие стебли прямые, немного железистые и иногда с одиночными шипиками. Соцветие состоит из немногих цветков. Костяночек 10—25; они меньше, чем у костяники опушенной; косточка гладкая.

Распространение. Горные леса Японии; эндемический вид, встречающийся в тенистых лесах, окружающих подножие вулкана Фудзияма.

Близкое родство вида с костяникой каменистой, с одной стороны, и с костяникой опушенной, с другой, представляется оче-

видным. Ввиду наличия шипов он занимает промежуточное положение. Максимович (1871) и Гукер (J. D. Hooker, 1878) считают его, с другой стороны, близким к встречающейся в Сиккимских Гималаях поленике земляничной, *R. fragarioides* Bertol. (филогенетический ряд *Fragarioides*). (См. ареал, рис. 11).

R. japonicus является малоизвестным видом; его материал даже в больших гербариях представлен скудно или вообще отсутствует. В качестве эндемика, имеющего незначительный ареал, он, по-видимому, мало варьирует.

9. *Rubus transmontanus* Focke in schedae et in Spec. Rubog. I (1910) 27 — *R. hesperius* Piper in Erythea V (1898) 103. — Костяника загорная.

Гемикриптофит системы жизненных форм Раункиэра; жизненная форма костяники каменистой. Похожее на костянику каменистую травянистое растение, голое или со щетинистыми железками, иногда с опадающими игольчатыми шипиками, которые всегда короче и менее шершавые, чем у костяники каменистой и опушенной. Листья похожи на листья костяники опушенной; листочки сверху скудно опушенные, снизу пушковатые. Железистые щетинки встречаются на молодых побегах, листовых черешках, в верхней части цветоносного стебля и особенно на цветоножках. Цветки верхушечные, в небольшом числе, сближенные, меньше цветков костяники опушенной. Тычиночные нити сплюснутые. Гипантий блюдчатый. Плод красный.

Распространение. Северо-запад Северной Америки, восточная часть штата Вашингтон; в Канадской провинции Альберта берега реки Колумбия, близ Ревелстока. (См. ареал, рис. 15).

Из диагноза видно, что этот вид образует одно из промежуточных звеньев между костяниками каменистой и опушенной; он — один из таксонов последней, который Фокке по праву рассматривал в качестве вида. К тому же, это растение, ареал которого изолирован и ограничен пространством между Каскадными и Скалистыми горами, является реликтовым эндемиком. Поскольку небольшой ареал вида *R. transmontanus* расположен на границе оледенения в ледниковое время, при этом обособленно от современного ареала костяники опушенной, хотя и весьма близко к нему (см. рис. 21), представляется вероятным, что по окончании ледникового времени этот вид был неспособен расширить свой ареал на освободившиеся ото льда области. *R. transmontanus* — консервативный эндемик, утративший динамику распространения.

Большинство видов филогенетического ряда *Saxatiles* являются эндемиками с ограниченными ареалами и только два из них, *R. saxatilis* и *R. pubescens*, имеют большие ареалы; при этом вопрос об ареале костяники опушенной пока еще окончательно не решен, так как только установление отдельных компонентов

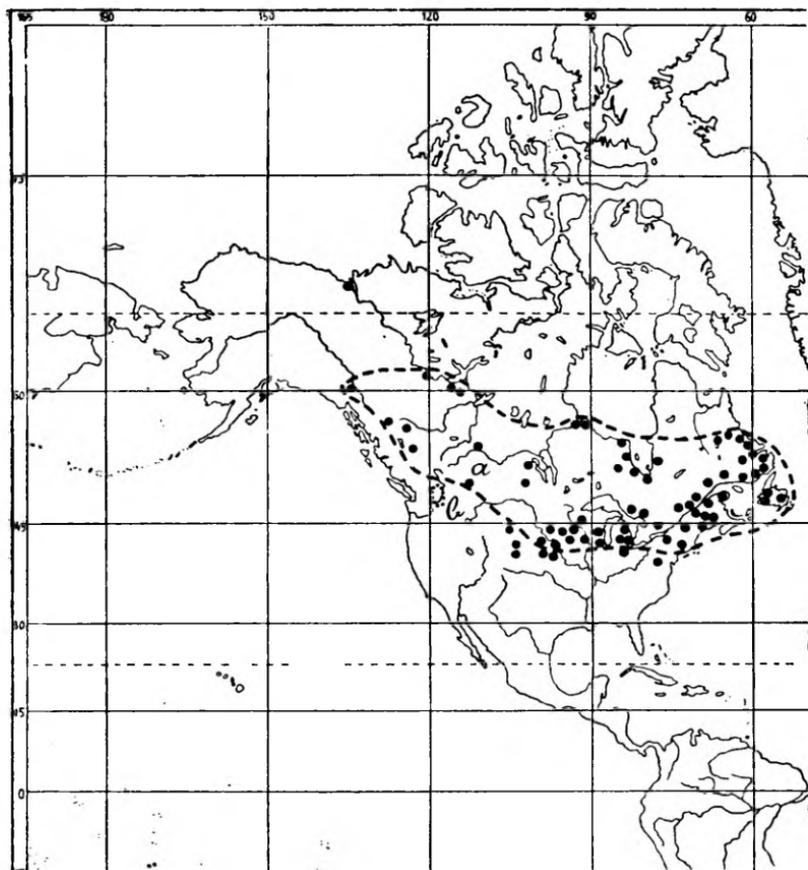


Рис. 15. Ареал видов филогенетического ряда *Saxatiles* (подрод *Cylactis*): *a* — *Rubus pubescens* Rafin.; *b* — *Rubus transmontanus* Focke.

коллективного вида и их ареалов внесет в него необходимую ясность.

Костяника каменная является наиболее широко распространенным видом филогенетического ряда и по величине ареала следует в подроде *Cylactis* за поленикой арктической. Это обстоятельство заслуживает быть отмеченным, так как вокруг костяники каменной сосредоточена группа видов со значительно более ограниченным ареалом, состоящая из одного коллективного вида (*R. pubescens*) и двух эндемиков (*R. transmontanus* и *R. japonicus*), которые Фокке (1910, стр. 29) характеризует как собственно костяники, *Saxatiles veri*. Фокке включает в этот более тесный родственный круг еще виды *R. defensus* и *R. simplex*, но родство этих последних с *R. saxatilis* несомненно более отдаленное. Эйхвальд (1952) объединяет эти два вида вместе с *R. Clarkei*

в другую филогенетическую группу, *Subsaxatiles*, которая все же является менее однородной.

Сравнение диагнозов видов ряда *Saxatiles* показывает, как близки костянике каменистой и таксоны бореальной костяники опушенной, и эндемик горных лесов Японии, *R. japonicus*. Эндемик северо-западной части Северной Америки, *R. transmontanus*, также имеет много общих черт с указанными костяниками. Можно утверждать, что эти четыре вида вместе с выделенной в особый филогенетический ряд (*Humulifolii*) костяником хмелелистой *R. humulifolius* (Евросибирь) отщепились от общего исходного типа; мы рассматриваем отдельные этапы их эволюционного развития, как звенья филогенетической цепи, которые могут быть связаны друг с другом без затруднений таким образом, что не будет отсутствовать ни одно более крупное промежуточное звено. Более молодыми в этой филогенетической цепи являются как тетраплоидный *R. saxatilis*, имеющий обширный, сложившийся в послеледниковое время ареал, так и находящийся в фазе формирования видов *R. pubescens*, ареал которого также почти полностью возник в послеледниковое время. Более древние звенья — азиатские эндемики группы *Subsaxatiles*, реконструкция филогенеза которых труднее ввиду отсутствия промежуточных звеньев.

Если исходить из юго-восточной Азии как колыбели рода *Rubus*, то из вышеупомянутых, происходящих от одного исходного типа видов *Saxatiles veri* в настоящее время ареалы двух простираются на запад (*R. saxatilis* и *R. humulifolius*), а ареалы трех — на восток (*R. japonicus*, *R. pubescens* и *R. transmontanus*).

Интересно, что в основной исходной области подрода *Cylactis*, в центральном и юго-западном Китае, ни один из этих видов не представлен (за исключением встречающегося во Внутренней Монголии, в горах Муни-Ула, *R. saxatilis*), и это, в свою очередь, вместе с эволюцией жизненной формы, указывает на относительную молодость данных видов. С другой стороны, в центральном Китае представлен таксономически несколько обособленный *R. simplex*, входящий в группу *Subsaxatiles*, а также два вида ряда *Fragarioides*, которые, с одной стороны, ближайшим образом связаны с группой *Saxatiles veri*, с другой же стороны, с рядом *Arctici* (см. ниже). Эти связи являются неоспоримыми, несмотря на то, что в ходе борьбы за существование ряд промежуточных таксонов оказался выключенным.

3. Филогенетический ряд *Humulifolii* Focke Spec. Rubor. I (1910) 28.

10. *Rubus humulifolius* C. A. Mey. in Beitr. z. Pflanzenk. d. Russ. Reiches, V (1848) 57; Крылов Фл. Алтай II (1903) 409; Sudre Rubi Europ. (1908—1913) tab. 214; Юзепчук во Фл. СССР X (1941) 15; Focke Spec. Rubor. I

(1910) 28; Hjelt Consp. Fl. Fenn. V, 4 (1919) 51. — Костяника хмелелистная.

Э к с и к а т ы: Herb. Fl. Ross. № 1571; Fl. Finl. Exs. № 262.

Жизненная форма костяники хмелелистной. Хамефит системы Раункиэра. Растение высотой 10—30 см, с одревенелой нижней частью стебля и с ползучим корневищем. Плодущие побеги простые, прямостоячие или восходящие, рассеянно шиповато-щетиновые, голые или опушенные и с тонкими неодинаковыми щетинками. Листья трехлопастные, часто шире своей длины, нередко с двухлопастными боковыми листочками, неравномерно удвоенно-пильчатые, сверху щетинисто-волосистые, снизу опушенные и с мелкими шипиками по жилкам; листовые черешки длинные, желобчатые. Прилистники линейные, у верхних листьев иногда незаметные. Цветки верхушечные, одиночные, или по 2—3, на длинных цветоножках, поникающие. Чашелистики прямостоячие — оттопыренные, ланцетные, длиннозаостренные, снаружи опушенные. Лепестки длиннее чашелистиков, ланцетные, заостренные, белые, опадающие. Тычинки держатся долго, короче чашелистиков, сближенные, нити наружных тычинок расширенные, остальные нитевидные. Плодолистиков 5, голые; зрелые костяночки числом 1—3, красные, кисловатые. Косточка крупная, 5—6 мм длины, сетчато-морщинистая, с многоугольными ячейками. (См. рис. 16; К. А. Мейер, 1848, табл. 1).

Вид описан из Кировской области. Тип в Ленинграде. Число хромосом: $2n = 28$.

Нижняя часть скелетной оси (стебля) костяники хмелелистной на протяжении 4—10 см одревенела и покрыта тонкими щетинистыми шипами. По своей жизненной форме она относится к хамефитам системы Раункиэра; ее почки возобновления возвышаются над поверхностью почвы. В этом отношении она сходна со многими хамефитами северных областей, у которых возвышающиеся над землей почки возобновления зимуют под снежным покровом.

Растет во влажных хвойных лесах, влажных кустарниковых зарослях, на торфяных болотах.

Распространение. Центральная Финляндия, Карельская Лапландия, Урал, Западная и Восточная Сибирь, Приамурье. (См. ареал, рис. 17).

Один из имеющих обширные ареалы видов подрода *Cylactis*. Фокке выделил его в монотипный филогенетический ряд *Humulifolii*, каковой точки зрения придерживается и автор настоящей работы, хотя костяника хмелелистная весьма близка к группе *Saxatiles veri*. Описывая этот вид, К. А. Мейер (С. А. Meyer, 1848) указывает на его близость к костянике каменистой. Важнейшие отличительные признаки — хамефитность и лопастные листья. Последний признак в подрode *Cylactis* не является особенно константным, так как два входящих сюда вида, *R. stellatus*

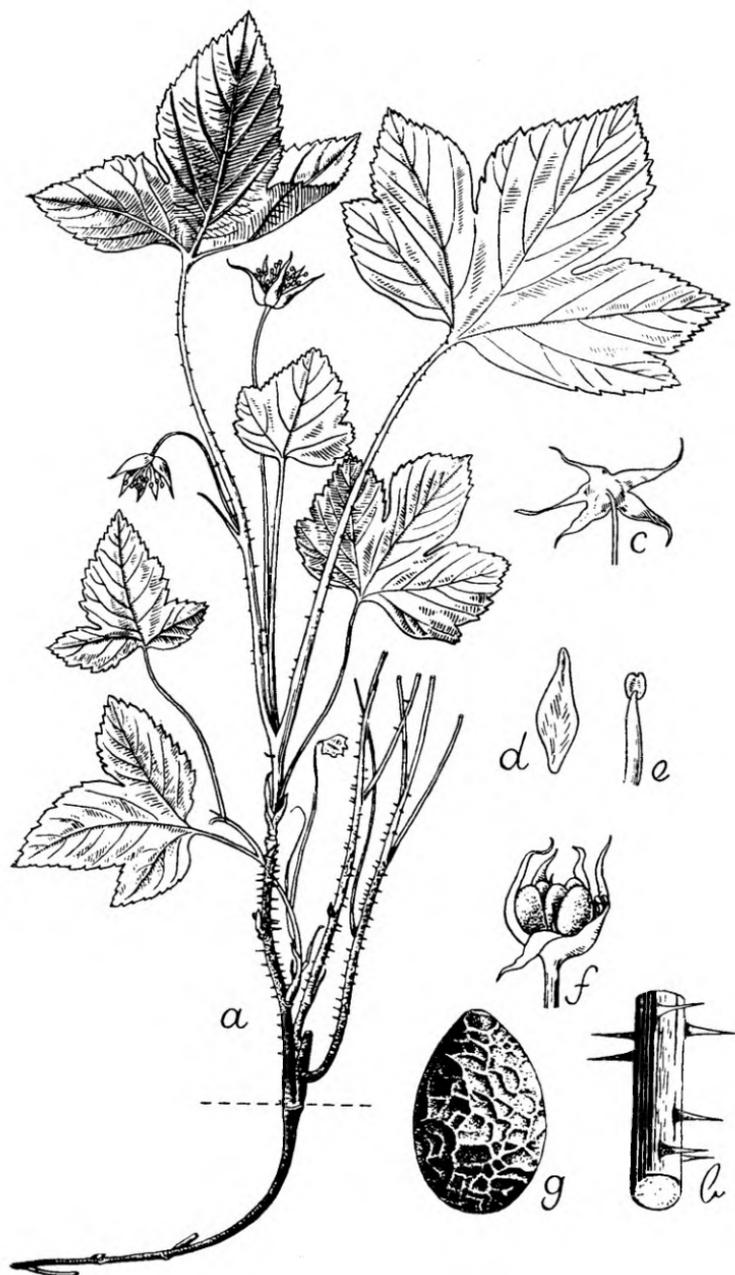


Рис. 16. Костяника хмелелистная, *Rubus humulifolius* С. А. Меуер (подрод *Cylactis*, филогенетический ряд *Humulifolii*, жизненная форма костяники хмелелистной): *a* — цветущее растение; *b* — обрезок шиповатого стебля (в увеличении); *c* — чашечка; *d* — лепесток; *e* — тычинка (в увеличении); *f* — сборная многокостянка с чашечкой; *g* — морщинистая косточка (в увеличении).

Sm. и *R. allophyllus* Hemsl. имеют как лопастные, так и тройчатые листья.

R. humulifolius является примером дивергенции, имевшей место в филогенетическом ряду *Saxatiles*. Современные ареалы костяники каменистой и костяники хмелелистной параллельны и в Сибири по большей части совпадают; доледниковые ареалы обоих видов могут быть частично реконструированы лишь в отношении костяники каменистой (см. Липмаа, 1938); в значительной мере ареалы обоих видов (а таковой костяники хмелелистной, возможно, и полностью) сформировались в послеледниковое время. Нет сомнения в том, что плейстоцен был важным стимулирующим фактором в становлении последнего вида. В другой работе Эйхвальд (1952) стоит на той точке зрения, что тетраплоидный *R. humulifolius* является сформировавшимся в плейстоцене таксоном, непосредственные исходные формы которого в настоящее время отсутствуют, и что он может быть видом, возникшим в условиях ледникового времени.

Особенность распространения *R. humulifolius* заключается в том, что это в основном растение таежной зоны Сибири. Наиболее северные точки его ареала расположены на реке Оби, на 65°22' сев. широты. Своеобразно также распространение костяники хмелелистной в районе нижнего течения Енисея; Бреннер (Brenner, 1910) обнаружил ее в окрестностях устья Нижней Тунгуски (около 65° сев. широты); по географической широте это совпадает с местонахождением в бассейне Оби, которое также входит в таежную зону (*territorium silvosum*) Другое местонахождение на р. Енисее расположено на далеком севере близ Дудинки, в устье Енисея, примерно на 70° сев. широты, т. е. фактически в Арктике (*territorium arcticum*). Из анализа, произведенного Бреннером на расстоянии около 13 км к югу от Дудинки, видно, что костяника хмелелистная произрастает здесь вместе с видами: *Cardamine pratensis* L., *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl., *Linum perenne* L., *Geranium pratense* L., *Rubus chamaemorus* L., *Epilobium dahuricum* Fisch., *Saxifraga punctata* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz., *Andromeda polifolia* L., *Pinguicula villosa* L., *Thymus serpyllum* L., *Carex chordorrhiza* Ehrh., *C. glareosa* Wahlb., *C. capillaris* L., *C. pedata* L., *C. globularis* L., *Poa alpina* L., *Equisetum pratense* L. и др. Из кустарников упоминаются *Salix nigricans* Sm. и *S. myrtilloides* L. Вполне очевидно, что это не список видов арктической флоры, но видов бореальных, между которыми находится и *Thymus serpyllum* — растение термофильное, во время вегетации предпочитающее сильную инсоляцию.

Совершенно очевидно, что наличие указанной бореальной растительности вместе с костяникой хмелелистной объясняется благоприятными условиями вегетации на берегах нижнего течения великой реки. Дудинское местонахождение лежит вне основного ареала вида; произрастание вида в расположенном на той же

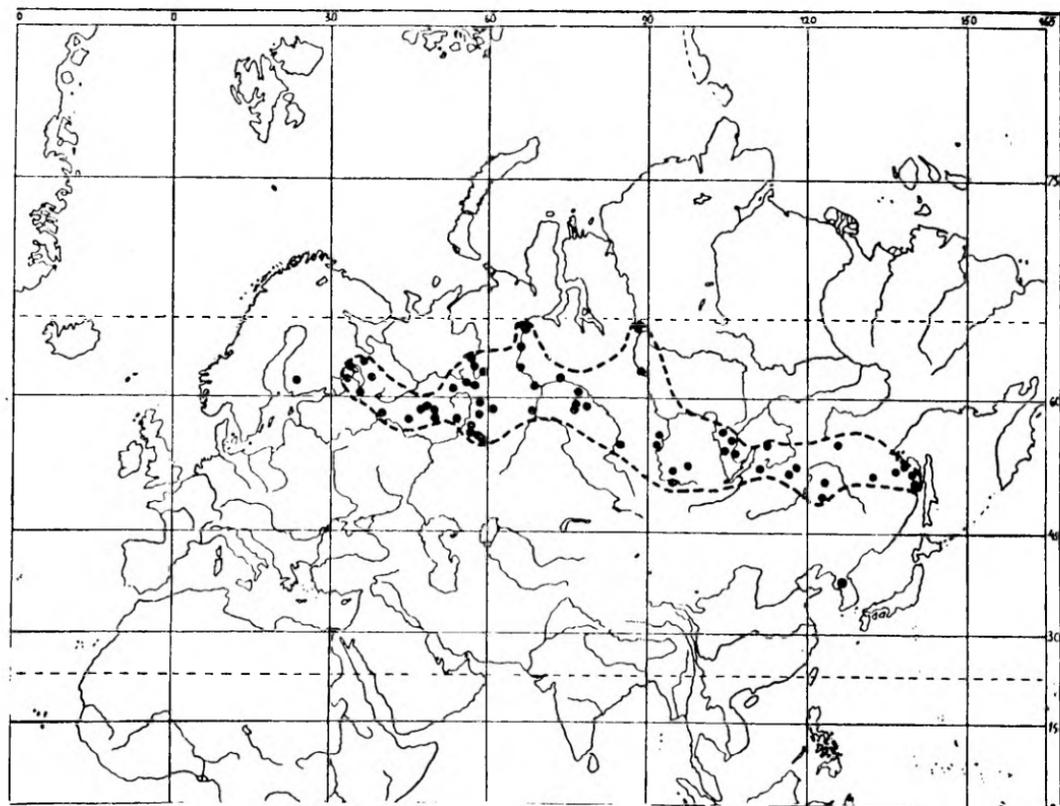


Рис. 17. Ареал вида филогенетического ряда *Humulifolii* (подрод *Cylactis*): костяника хмелистная, *Rubus humulifolius* С. А. Meyer.

широте тундровом поясе вдали от Енисея представляется маловероятным.

Лежащим вне южной границы ареала *R. humulifolius* следует считать указанное Комаровым (1904, стр. 480) местонахождение в Северной Корее (на Пейшанском базальтовом плато); это, по-видимому, реликтовое местонахождение, где представлен и *R. arcticus*.

4. Филогенетический ряд *Fragarioides* Eichwald (1952) 321.

1. Чашечка покрыта шипиками или щетинистыми волосками; листья лапчатые или тройчатые.
13. *Rubus allophyllus* Hemsl. стр. 129
- Чашечка голая или покрыта обыкновенными или железистыми волосками; листья тройчатые 2
2. Цветоносные побеги (стебли) и цветоножки железисто-волосистые
12. *Rubus Franchetianus* Lév., стр. 127
- Побеги и цветоножки голые или с простым опушением, в котором иногда встречаются и железистые волоски
11. *Rubus fragarioides* Bertol., стр. 121
11. *Rubus fragarioides* Bertol. in Mem. Bonon. XII (1861) 236 et in Miscell. bot. XXII (1861) 16, t. 5; J. D. Hooker Fl. Brit. Ind. II (1879) 332; Lévillé Rubi sinens. in Bull. Acad. Int. Geogr. bot. XVIII (1909) 20. — *Rubus arcticus* var. *fragarioides* Focke Spec. Rubor. I (1910) 24. — Поленика земляничная.

Жизненная форма поленики арктической. Гемикриптофит системы Раункиэра. Небольшое растение, меньше поленики арктической, с ползучим корнем. Из подземной, одревенелой части растения развиваются травянистые, лишенные шипиков цветоносные стебли, носящие от одного до двух тройчатых, иногда почти пятерных листьев; листочки обратно-яйцевидные или почти округлые, с клиновидным основанием, острозубчатые. Стебель, листовые черешки и цветоножки слабо опушены. Цветки одиночные, поникающие, белые, 1,8 см в диаметре; лепестки короче чашелистиков, ланцетные, заостренные; чашелистики яйцевидно-ланцетные, заостренные, голые. Плод, по-видимому, состоит из пяти костяночек; о спелых плодах данные отсутствуют.

ssp. *pubescens* Franch. ap. Lév. in Bull. Acad. Int. Geogr. bot. XVIII (1909) 20. — *R. Franchetianus* Focke (1914) 15. — Цветоножки, черешки листочков и чашечка опушены, иногда и с железистыми волосками.

Распространение вида: Эндемик умеренного пояса Гималаев. Распространен в Сиккиме на высоте 3000—4000 м, в болотистых местах (ареал, см. рис. 18).

Распространение подвида: Провинция Юньнань юго-западного Китая. Данных относительно экологии нет (ареал, см. рис. 18).

Поленика земляничная имеет сходство с поленикой арктической; очевидно, поэтому Фокке (1910, стр. 24) рассматривал ее как разновидность последней, var. *fragarioides*. *Rubus fragarioides* — низкорослое растение с ползучими корнями, хорошо приспособленное к условиям существования в болотистых местах на склонах гор. Шипы у этой поленики редуцированы полностью, что, как мы видели, не свойственно ореофитам подрода *Orobatus*. Вегетативно она сходна с *R. arcticus*, но, пожалуй, в еще большей мере с *R. acaulis*. Строение цветков и их меньший размер, наоборот, указывают в известной степени на признаки филогенетического ряда *Saxatiles*, однако поникшие цветки являются, в свою очередь, признаком ряда *Arctici*. Таким образом, этот вид — как бы промежуточное звено между рядами *Arctici* и *Saxatiles*. Принадлежит к жизненной форме поленики арктической, он филогенетически старше.

Представленный в Юньнани подвид поленики земляничной, ssp. *pubescens* Franch., отличается лишь опушенностью, частично железистой, своих цветоножек, листовых жилок и чашечек.

Как поленика земляничная, так и указанный подвид имеют, по-видимому, весьма ограниченные, отстоящие друг от друга на 1100—1200 км ареалы, притом в горах. Ясно, что мы имеем здесь дело с видом и подвидом или, вернее, с видом и географически обособленным от него таксоном, у которого должно было быть общее с ним происхождение и общий ареал, а географическая изоляция которых наступила позднее, т. е. дивергенция имела место на более позднем этапе филогенетического становления. Вопрос о том, вид или подвид является более древним, исходным типом, может быть удовлетворительно разрешен лишь на фоне геологического формирования юго-восточной Азии. По меньшей мере северный Юньнань является составной частью древнего, т. н. Ангарского материала или Катайзии (в широком смысле), тогда как Гималайская горная система поднялась из моря и стала формироваться флористически в третичном периоде.

Таким образом, имеются основания считать ssp. *pubescens* более старым, а тип, известный под названием *R. fragarioides*, более молодым этапом в ходе филогенетического становления. Мы продолжаем рассматривать ssp. *pubescens* в качестве подвида лишь по той причине, что о нем в нашем распоряжении имеется слишком мало данных.

Ввиду редкости обоих типов их материал даже в крупных гербарных центрах обычно скуден или совсем отсутствует, — об-

стоятельство, крайне затрудняющее решение вопросов таксономии, ареалогии и жизненной формы редких видов.

Так, отсутствуют данные о зрелых плодах поленики земляничной Гималаев, что не позволяет решить вопроса о том, к какому из двух филогенетических рядов (*Arctici* или *Saxatiles*) этот вид ближе в отношении плодов.

Дильс (Diels, 1913), исходя из Гукера (Hooker, 1885), составил профили вегетации ряда горных систем Азии (в том числе Сиккимских Гималаев и Западного Китая) по поясам. В более низком поясе Сиккимских Гималаев, на высоте 500—1500 м, господствуют влажнотропический лес, на высоте 1500—2500 м широколиственный лес, тогда как на высоте 2600—3600 м растут леса, в которых преобладают хвойные деревья (*Picea*, *Thuja*, *Abies*, *Larix*, *Pinus*, в кустарниковом ярусе рододендроны). В этом последнем поясе произрастает богатая видами травянистая флора (мытники, лилейные, лютиковые, зонтичные, сложноцветные). В этот пояс, начиная с высоты 3000 м, входит и нижняя ступень ареала *R. fragarioides*.

За поясом хвойных лесов, на высоте 3600—4300 м, следует в Сиккимских Гималаях кустарниковый пояс (в котором представлены виды из родов *Berberis*, *Rosa*, *Spiraea*, *Potentilla*, *Rhododendron*, *Lonicera*) и не очень богатые видами субальпийские луга. В этом поясе, до высоты около 4000 м, встречается в Гималаях *Rubus fragarioides*.

Отметим дополнительно, что за субальпийским кустарниковым поясом в Сиккимских Гималаях, на высоте 4300—4900 м, следует нагорный степной пояс, тогда как граница вечного снега находится на высоте 5000 м.

R. fragarioides распространен, таким образом, в поясе, где только зимой бывает снежный покров, к чему своей жизненной формой и приспособлен этот вид.

12. *Rubus Franchetianus* Léveillé Rubi sinens. in Bull. Acad. Geogr. bot. XVIII (1909) 71; Focke Spec. Rubor. III (1914) 15. — *R. fragarioides* Bertol. var. *adenophora* Franch. in Pl. Delav. (1889—1890). — Поленика Франше.

Жизненная форма поленики арктической. Гемокриптофит системы Раункиэра. Цветоносные стебли и цветоножки густо железисто-опушенные; листья тройчатые с обратно-яйцевидными или продолговатыми листочками; листочки с усеченной верхушкой, глубоко зубчатые; боковые листочки немного короче верхушечного.

Распространение. Провинция Юньнань в юго-западном Китае. Данные о местопроизрастании и экологии отсутствуют; по-видимому, горное растение. (См. ареал, рис. 18)

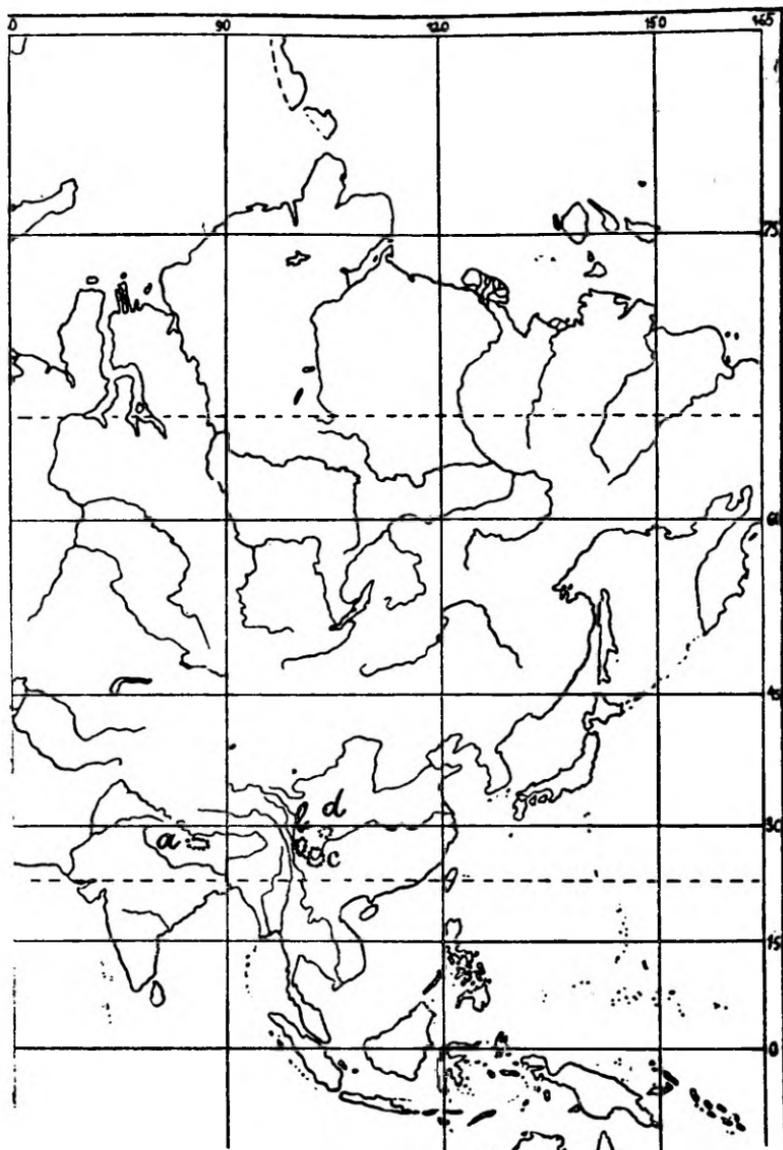


Рис. 18. Ареалы видов филогенетического ряда *Fragarioides* (подрод *Cylactis*): *a* — *Rubus fragarioides* Léveillé; *b* — *Rubus fragarioides* Léveillé var. *pubescens* Franch.; *c* — *Rubus Franchetianus* Léveillé; *d* — *Rubus allophyllus* Hemsley.

R. Franchetianus — всего менее известный вид ряда *Arctici*; его диагноз, даваемый главным образом по Франше (Franchet, 1889—1890), весьма недостаточен. Автору настоящей работы не пришлось видеть этого растения, так как в гербариях оно пред-

ставлено очень редко. Как и другие виды ряда *Fragarioides*, оно должно быть отнесено к жизненной форме поленики арктической.

R. Franchetianus таксономически несомненно близок к *R. fragarioides*; Фокке (1914) объединил оба вида, причем установленную Франше разновидность *R. fragarioides* var. *pubescens* он считает синонимом *R. Franchetianus*. Следует все же учитывать обособленные ареалы обоих типов, указывающие на то, что мы имеем дело с древними эндемиками, с особыми географическими расами, которые современная систематика предпочитает рассматривать в качестве видов в том случае, когда имеются налицо и морфологические различия.

Левейе (Léveillé, 1909) находит, что *R. Franchetianus* близок к *R. japonicus*. Впрочем, это та точка зрения, которой придерживаются в отношении *R. fragarioides* Гукер и Максимович (см. *R. fragarioides*)

У *R. Franchetianus*, как и у близкородственного ему вида, *R. fragarioides*, шипы редуцированы, по-видимому, полностью. Данные о плодах отсутствуют.

13. *Rubus allophyllus* Hemsl. in Journ. Linn. Soc. XXIX (1892) 304; Léveillé Rubi sinens. in Bull. Acad. Geogr. bot. XVIII (1909); Focke Spec. Rubor. I (1910) 118 et III (1914) 16. — Поленика разнолистная.

Жизненная форма поленики арктической. Гемикриптофит системы жизненных форм Раункиэра. Похожее на *R. arcticus* растение около 15 см высоты со слабыми, опушенными стеблями, несущими 2—3 листа. Листья на длинных черешках, округло-сердцевидные, тонкие, более или менее трехлопастные с округлыми лопастями; или же листья тройчатые с округлыми листочками на коротких черешочках, острозубчатые, в особенности сверху немного шершавые. Прилистники удлинненно-яйцевидные, цельнокрайные или трехзубчатые, длиной около 8 мм. Цветки одиночные, около 2 см в диаметре, часто с жесткоопушенными цветоножками. Лепестки узкие, заостренные, с отогнутой верхней частью, снаружи со щетинистыми волосками или маленькими шипиками, с внутренней стороны беловойлочные. Тычинки многочисленные, с плоскими нитями. Плодолистики малочисленные, гладкие. Плод неизвестен.

Распространение. Горы Омишань (Омейшань) в провинции Сычуань юго-западного Китая, на высоте 1100—2500 м; собран Э. Фабером. (См. ареал, рис. 18)

Благодаря удовлетворительным диагнозам, этот вид определенно ограничен. Указанное в его диагнозе сходство с *R. arcticus* очевидно, но при ближайшем рассмотрении бросаются в глаза и различия. Цветки белые, в противоположность красным цветкам *R. arcticus*. Особенно следует отметить наличие как простых, так и сложных листьев.

Редукция вегетативных частей этого вида не является столь полной, как у большинства видов ряда *Arctici*, особенно в части шипов. Стебель растения опушенный, но чашечка покрыта щетинистыми волосками и шипиками; это промежуточная ступень приспособления, так как у входящих в род *Rubus* высокогорных ореофитов (из подрода *Orobatus*) шипы сохранились; у горного *R. allophyllus* шипы вообще редуцированы, но сохранились на чашечке. В филогенетическом ряду поленик земляничных (*Fragarioides*) *R. allophyllus* стоит несомненно далее, чем удалены друг от друга *R. fragarioides*, его подвид *ssp. pubescens* и *R. Franchetianus*. Будучи видом, приспособленным к климату горного пояса, *R. allophyllus* имеет признаки, в большей или меньшей степени свойственные всем видам подрода *Cylactis*: редуцирование вегетативных частей с трансформацией в травянистое растение вместе с редукцией шипов.

Об экологии *R. allophyllus* мы имеем данные из некоторых работ, посвященных флоре Китая. Гора Омишань находится на восточном склоне Тибетского нагорья, где отдельные вершины достигают высоты в 5000 м. Флора обильна и богата видами. Согласно Уильсону (Wilson, цитируем по Дильсу, 1901) на горе Омишань на высоте 1100 м господствуют изобилующие видами смешанные леса, которые на высоте около 1800 м переходят в пояс хвойных лесов, достигающий высоты в 3000 м. Более точные данные о флоре Омишаня приводятся Лимприхтом (Limpriht, 1922) и сводятся вкратце к следующему.

Расположенная в субтропическом климатическом поясе гора Омишань в китайской провинции Сычуань входит в систему горной цепи, известную под названием Далингшань. Гора Омишань известна древним храмом, вследствие чего и леса здесь сохранились; высота горы достигает 3380 м, длина ее в направлении с юго-запада на северо-восток 25 км, ширина примерно в два раза меньше. Географическое расположение — 29° 45' северной широты.¹ Флора находится в близкой связи с горной флорой Юньнаня. Благодаря тому, что леса Омишаня сохранились, границы вертикальных вегетационных поясов здесь хорошо прослеживаются как между поясами лиственного и хвойного леса, так и между границей последнего и поясом бамбуков и рододендронов. По данным Лимприхта лиственный лес достигает высоты в 2000 м, и, следовательно, *R. allophyllus* распространен главным образом в этом поясе (на высоте 1100 — 2000 м.), доходя высоты 2500 м в пояс хвойных лесов, который простирается до высоты в 2800 м, где начинается субальпийский кустарниковый пояс.

В богатом по видовому составу поясе лиственных лесов здесь представлены из хвойных деревьев *Cunninghamia lanceolata* Hook., из кустарников *Skimmia melanocarpa* Rehd. et Wils., *Evo-*

¹ Эти данные приводятся на основе карты провинции Сычуань, приложенной к работе Лимприхта.

nymus cornuta Hemsl. и *Viburnum hupehense* Rehd. Из травянистых растений следует назвать орхидеи *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames, *Bletilla ochracea* Schltr., *R. szechuanica* Schltr. и *B. striata* (Thunb.) Reichb. f., кроме того, *Polygonum runcinatum* Hamilt., *Anemone japonica* (Thunb.) Sieb. et Zucc., *Caltha palustris* L., *Chrysosplenium Davidianum* Decne., *Androsace Paxiana* Knuth, *Lysimachia trientalioides* Hemsel. Пояс хвойных лесов образуют одна пихта (*Abies*) и *Cunninghamia lanceolata* Hook. Под последними в изобилии произрастают *Anemone Davidii* Franch., *Polygonum runcinatum* Hamilt.; на влажных скалах, кроме того, *Pinguicula alpina* L., *Tiarella polyphylla* D. Don, *Stachyurus himalaicus* Hook. f. et Thoms., *Ligustrum sinense* Lour. и *Morina Bulleyana* Forrest. et Diels.

Это та вегетация, к которой относится и *R. allophyllus*, однако Лимприхт в кратком перечне растений его не называет; можно предположить, что этот вид не только имеет ограниченный ареал, но и в единственном известном до сих пор местообитании является довольно редким.

Филогенетический ряд *Fragarioides* занимает место между рядами *Saxatiles* и *Arctici*; но его виды таксономически настолько близки, что их объединение в один ряд земляникоподобных полежник (*Fragarioides*) вполне обосновано.

Хотя флора Китая не изучена исчерпывающим образом и каждая экспедиция обычно открывает много нового и дополнительного, представляется вероятным, что два китайских вида, *R. Franchetianus* и *R. allophyllus* — эндемики с ограниченными ареалами так же, как и третий, *R. fragarioides* Сиккимских Гималаев. Будучи видами географически более теплого климата, они, благодаря горно-субальпийскому характеру своего ареала, сходны с видами умеренного климатического пояса также и в отношении адаптационных явлений жизненной формы; эта последняя отличается от таковой ореофитов, произрастающих в более высоких поясах (срн. подрод *Orobatus*, раздел V).

Указанные виды таксономически близки к имеющим большие бореальные ареалы видам рядов *Arctici* и *Saxatiles*, но они не обладают динамикой расселения и являются консервативными эндемиками с ограниченными ареалами.

Виды ряда *Fragarioides* по филогенезу старше, чем таковые ряда *Arctici*. Возможно, что число хромосом у них диплоидное, как это свойственно более древним типам.

5. Филогенетический ряд *Arctici* Focke Spec.

Rubor. I (1910) 24 (ex parte).

При составлении таблиц определения и диагнозов видов критического филогенетического ряда *Arctici* были, кроме отчасти скудных гербарных материалов, использованы и северо-американ-

ские флористически-систематические монографии Гультена (Hultén, 1946) и Бэйли (Bailey, 1941). Получилась следующая таблица определения:

1. Листья трехлопастные, реже тройчатые, сравнительно толстые с жестковолосистыми жилками нижней стороны. Цветок одиночный, красный, с узкими лепестками до 15 мм длины; чашечка, цветоножки и стебель опушены, без железистых волосков

15. *Rubus stellatus* Sm., стр. 160

- Листья тройчатые, тоньше, тонкоопушенные; цветки одиночные или до трех, красные или розовые; лепестки до 14 см длины; чашечка голая, опушенная или железисто-волосистая 2
- 2. Растение обычно не выше 10 см. Стебель без железистых волосков; листочки небольшие, до 4 см длины; чашечка снаружи голая или почти голая; лепестки длиной 12—14 см

16. *Rubus acaulis* Michx., стр. 169

- Растение высотой до 30 см; стебель с железистыми волосками 3
- 3. Лепестки длиной 5—9,5 мм; чашечка снаружи опушенная, обычно и с железистыми волосками; листочки мягковолосистые, тонкие; верхушечный листочек не длиннее 5 см

14. *Rubus arcticus* L., стр. 132

- Лепестки уже и длиннее; листочки толще и с более жесткими волосками; верхушечный листочек длиной в 6 и более мм

Rubus arcticus × *stellatus*

(*R. alaskensis* Bailey), стр. 162

14. *Rubus arcticus* L. Spec. pl. ed. I (1753) 708; Seringe in DC. Prodr. II (1825) 565; W. J. Hooker Fl. boreali-americae I (1840) 182; Ledeb. Fl. Ross. II (1844—1846) 70; Norman Norge arkt. fl. II (1895) 232; Крылов, Флора Алтая II (1903) 409; Focke Spec. Rubor. I (1910) 24; Hjelt Consp. fl. Fenn. V, 4 (1919) 52; Комаров, Флора полуостр. Камчатки II (1929) 240; Hultén Fl. of Kamtchatka III (1929) 50; Hiitonen Suom. Kasv. (1933) 450; Hultén Fl. of Alaska and Yukon (1946) 993; Eichwald in Teadusl. tööd Tartu Ülik. 150. aastap. (1952) 325 et in Eesti NSV floora II (1956) 288. — Поленика арктическая, мамура. Э к с и к а т ы: Bunge Fl. exs. 250; Eesti Taimed II, 17.

Жизненная форма поленики арктической. Гемикриптофит системы жизненных форм Раункиэра. Травянистое растение с одревенелой корневой шейкой и ползучим нитевидным разветвленным корнем. Стебли 10—30 см высоты, простые, реже немного

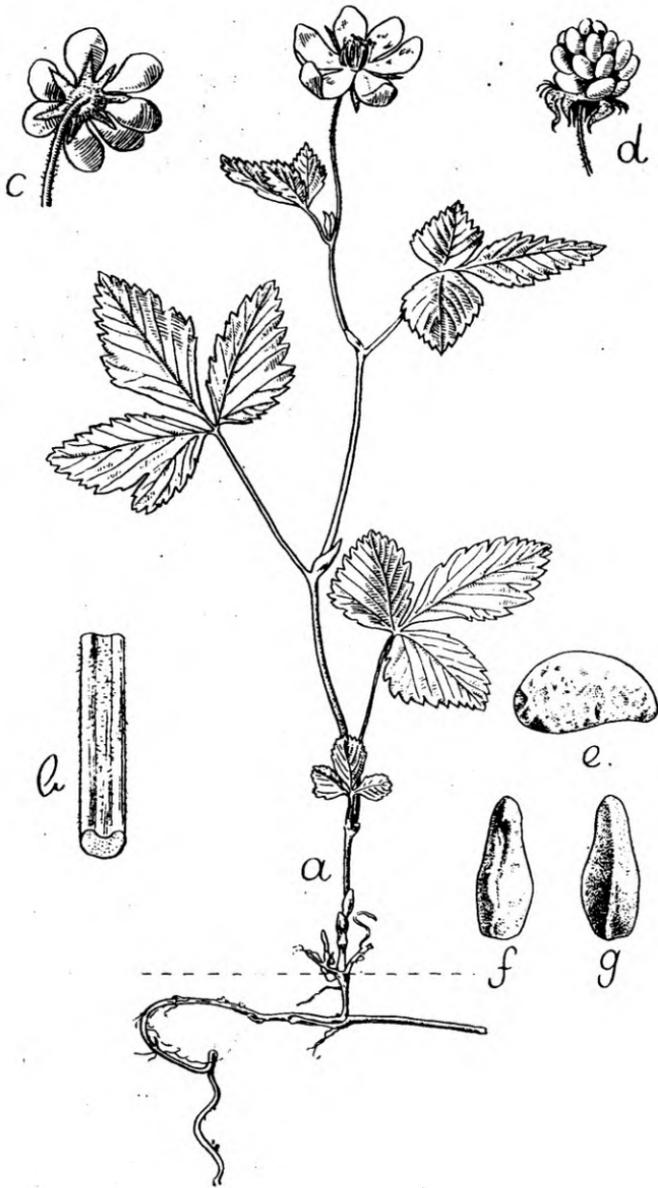


Рис. 19. Поленика арктическая, *Rubus arcticus* L. (под-
род *Cylactis*, филогенетический ряд *Arctici*, жизненная
форма поленики арктической): *a* — цветущее растение
с ползучим корнем; *b* — обрезок стебля (в увеличении);
c — цветок снизу; *d* — сборная многокостянка с чашеч-
кой; *e* — косточка сбоку (в увеличении); *f* — косточки
с брюшной стороны (в увеличении); *g* — косточка со
спинной стороны (в увеличении).

разветвлены, прямостоячие или восходящие, голые или немного опушены, иногда с железистыми волосками, часто в междоузлиях зигзагообразно искривленные, при основании с чешуйками, выше с 2—6 листьями, без шипов. Прилистники сравнительно крупные, обратно-яйцевидные, тупые. Листья тройчатые, черешки их довольно длинные; листочки тонкие, с обеих сторон зеленые, сверху почти голые, снизу с редкими прижатыми волосками, грубо двояко-зубчатые с городковатыми зубчиками; конечный листочек обратно-яйцевидно-ромбический, большею частью с заостренной верхушкой и часто с клиновидным основанием, на коротком черешочке; боковые листочки широко обратно-яйцевидные, часто двупастьные (*f. subquinqueloba*), почти сидячие. Цветок на конце стебля одиночный, кроме того еще до двух боковых; цветки довольно крупные, около 2,5 см в диаметре, из 6—10 лепестков, обоеполые или не вполне однополые и тогда двудомные, темно-розовые, редко белые (*f. albiflora*), душистые; лепестки обратно-яйцевидные, иногда с выемчатой верхушкой, реже верхушка расщеплена (*f. schizopetala*) или зубчатая (*f. dentipetala*). Чашечка, в особенности ее основание, опушена и немного железисто-волосистая; чашелистики ланцетные, во время цветения оттопыренные, при плодах отвороченные. Тычинки многочисленные, прикрывающие более короткие столбики; нити тычинок в нижней части расширены. Пестиков около 20 (—40), в пыльниковых цветках меньше. Многокостянки темнопурпуровые, состоящие из сросшихся между собою костяночек, ароматные и прекрасного вкуса; косточка гладкая (см. рис. 19)

Число хромосом $2n = 14$.

Вид описан в Швеции, тип в Лондоне.

Вследствие высококачественных плодов костяника арктическая имеет на севере хозяйственное значение, особенно в ликерной промышленности; поэтому она уже вводится в культуру в СССР и в Финляндии. Распространение и биологию поленики арктической в Финляндии изучила Саастамойнен (*Saastamoinen*, 1931). Экспериментальное изучение биологии и экологии вида с прикладными заданиями было в Союзе ССР выполнено Черновой (1955).

Распространение в Евразии. Северная граница ареала проходит, начиная с севера Скандинавии, через Кольский, Канинский и Ямалский полуостров до нижнего течения Енисея и Хатанги. В устье последней реки, на полуострове Таймыре, находится самое северное место произрастания вида ($73^{\circ} 30'$ сев. шир.). Восточнее, в нижнем течении реки Лены северная граница лежит на 71° с. ш. Далее граница проходит до Чукотского полуострова, Камчатки и Курильских островов. Южная граница ареала проходит, начиная с центральной Швеции, через Эстонию и южнее Ленинграда до Перми и Урала (самый южный пункт — 54° сев. шир.), через Алтай и северную Монголию до острова Сахалина и южных Курильских островов, где самый южный пункт находится на острове Этефору (45° сев. шир.) Курильской дуги.

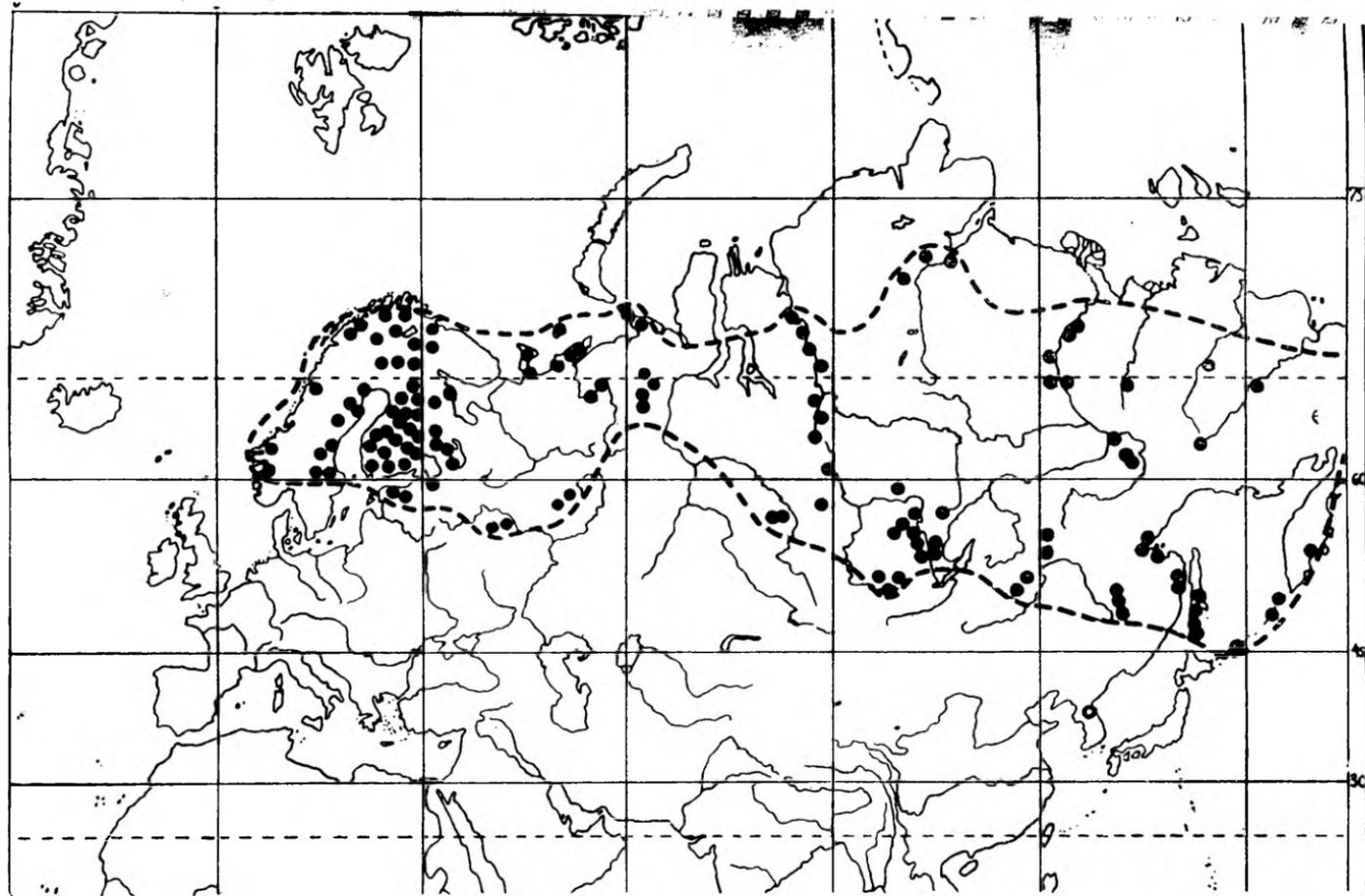


Рис. 20. Ареал вида филогенетического ряда *Arctici* (подрод *Cylactis*): ареал поленики арктической, *Rubus arcticus* L. в Евразии.

Южнее сплошного ареала встречаются изолированные местопроизрастания; самое отдаленное из них находится в Северной Корее (ареал, см. рис. 20 и 21).

Вопрос о произрастании *R. arcticus* в Северной Америке отличается сложностью и анализируется вместе с проблемой распространения северо-американской поленики бесстебельной (*Rubus acaulis*).

Разновидности и формы поленики арктической

На протяжении своего обширного ареала поленика арктическая является варьирующим видом; некоторые из приводимых ниже форм являются локализованными экотипами и как таковые представляют собою зачатки новых видов. *R. arcticus* обычно варьирует в общем облике, опушении, толщине листьев, зубчатости листьев и лепестков и в окраске последних. Описаны следующие разновидности и формы:

var (ssp. *grandiflorus* Printz Vasc. pl. Saghal. (1917) 13, по Ledeb. Fl. Ross. II (1844—1846) 70; Kjellm. Phanerogamfl. Bering Str. (1883) 339. — Цветки размером больше обыкновенных, с более длинными и более узкими чашелистиками и лепестками. Листочки с более длинными черешочками, чем у типичных экземпляров. Разновидность эта отмечена из Чукотки (залиты Св. Лаврентия и Коньям; последний, по-видимому, в пространстве залива Сенявина) и по Принтцу (Printz, 1917) на южной оконечности острова Сахалина. По-видимому, этот таксон сформировался в условиях прохладного океанического климата вне сплошного ареала вида и в строении репродуктивных органов стоит вероятно даже ближе к северо-американскому *R. acaulis*, чем к континентальному *R. arcticus*.

var. (ssp.) *kamtschaticus* Focke Spec. Rubor. I (1910) 24; Комаров, Фл. полуостр. Камчатки II (1929) 241. — Более высокого роста, опушенное или почти войлочное («magis pilosus seu subvillosus») растение; лепестки шире обычного. Собрано в Петропавловске на Камчатке [Шамиссо (Chamisso, in Linnaea II, 8)]. Комаров (1929) отмечает, что диагнозу Фокке соответствует только часть камчатского материала поленики арктической, именно растущие в тенистых местообитаниях индивидуы. Это, по-видимому, таксон, возникновение которого было вызвано тенистыми условиями прохладного океанического климата. Вместе с разновидностью var. *grandiflorus* Printz, этот таксон соответствует географической расе, и поэтому было бы правильнее считать обоих подвидами.

f. *subquinqueloba* Ser. in DC. Prodr. II (1825) 565. — Боковые листочки с добавочной лопастью, и листья поэтому ка-

жуются почти пятерными. В Эстонии эта форма не редкая; возможно, что она встречается на протяжении всего ареала.

- f. *triloba* Sael. in Mela et Cajand. Suom. Kasv., изд. 5-е, 1906, стр. 334; Hjelt Consp. Fl. Fenn. V, 4 (1910) 58. — Листья простые, трехлопастные. В Эстонии не найдена и, по-видимому, очень редкая форма.
- f. *schizopetala* Neum. in Hjelt Consp. Fl. Fenn. V. 4 (1910) 58. — Верхушка лепестков расщеплена. Нередко встречается в Финляндии. Автор видел эту форму и в гербарных материалах в Ленинграде; произрастает в Эстонской ССР. По-видимому, с этой формой более или менее идентична следующая
- f. *dentipetala* Uyeki et Sakata in Acta Phytotax. et Geobot. VII, I (1938) 16, с диагнозом: «petala margine dentata», т. е. лепестки с зубчатым краем. Собрана в Корее (Каннань, на высоте 2300 м).
- f. *pleniflora* Mela Kasvioppi (изд. 2-е, 1884) — Лепестки многочисленные (8—10), с перекрывающимися краями, напоминают махровые цветки. В Финляндии, не редка и в материалах Эстонской ССР
- f. *monstrosa* Hiit. Suom. Kasv. (1933) 459. — С ненормальными цветками; чашелистики листочковидные и до 20 лепестков. В средней и юго-западной Финляндии. В Эстонской ССР не найдена.
- f. *albiflora* Mela Kasv. (изд. 2-е, 1884) — Var *leuciticus* Laest. — Лепестки белые, немного короче чашелистиков. Как и большинство форм, эта форма найдена в Финляндии. Бреннер (Вренпег, 1909—1910, стр. 68) указывает, что она найдена в долине реки Енисей, 1400 км севернее Енисейска. Форма с белыми цветками была обнаружена и в Эстонии, в местности Каансоо. Лепестки ее белые с едва заметным розоватым тоном, жилки розоватые. Замечательно, что в Эстонии плоды этой формы светлее нормального. Форма издана в эксикате Eesti Taimed II, 68.

Поленика арктическая образует нижеприводимые гибриды, из которых один обнаружен и в Эстонской ССР:

Rubus arcticus × *stellatus* (*R. alaskensis* Bailey), см. *R. stellatus*.

Rubus arcticus × *chamaemorus* (*R. neogardicus* Juzepcz. in Fl. URSS X, 1941, 13) — Первые данные о нахождении этого гибрида имеются у Колмовского (1896, стр. 247), который собрал его в северной части Тихвинского уезда, на лесистом берегу Селетского озера, близ деревни Пивозеро, 8. VII. 1894. Позже его описал Траншель (Tranzchel, 1925); по этому описанию гибрид бесплодный; он имеет

глубоко-трехлопастные, жесткие листья и опушенные пло- долистики (в числе около 25). — Тип гибрида в Ленин- граде.

Rubus arcticus × *idaeus*. — *R. binatus* H. Lindb. in Meddel. Soc. pro Faun. et Fl. Fenn. 35, 143 (с 1 табл. рис.). — Гибрид впервые обнаружен в Финляндии, в Куусамо (Hjelt, 1919, стр. 63), позже и в южной Финляндии, в Уусимаа (Hiitonen, 1933, стр. 459). Стебель прямостоя- чий, 30—35 см высоты, коротко опушенный; листья снизу с бархатистым опушением; цветок одиночный, краснова- тый.

Rubus arcticus × *saxatilis*. — *R. castoreus* Laestadius in Nov. Act. Upsal. XI (1839) 246, 296. — Возможно, что гибрид этот описан уже до Лестадиуса Жилибером (Gilibert, Hist. pl. Europ., 1718) под названием *Rubus lithuanicus*. — Гибрид издан в эксикатах: Fries, Herb. Norm. III, № 43; Fl. Finnl. exs. №№ 263, 722; Eesti Taimed II, № 69 (см. рис. 22)

Собранный в Эстонской ССР *Rubus castoreus* морфологически стоит ближе к костяннике каменистой, чем к поленике арктиче- ской; у единичных индивидов изредка встречаются надземные плетевидные стебли. Обычно растение прямостоячее, встречаю- щихся у *R. saxatilis* шипиков у гибрида мало или они отсут- ствуют. Цветки очень похожи на цветки *R. saxatilis*, но они не белые, а розоватые. Гибрид бесплодный; иногда развиваются одиночные костяночки. В Каансоо, в местах произрастания обоих исходных видов, он не был редким; его костяночки были сходны с костяночками *R. saxatilis*.

По Хьельту (Hjelt, 1919) *R. castoreus* имеет в Финляндии много местонахождений, главным образом в северной и централь- ной части страны. Гибрид не вполне однороден, как об этом сви- детельствуют найденные в Эстонии индивиды со стерильными по- бегами. У гибридов доминируют признаки то одного, то другого из исходных видов. Это зависит, по-видимому, от того, какой вид является материнским и какой отцовским партнером. Наряду с типичным *R. castoreus*, в Финляндии встречается еще *R. pseudotriflorus*, имеющий белые цветы, сходные с тако- выми *R. saxatilis*. В случае преобладания признаков того или другого из исходных видов различные гибридные таксоны назывались также f. *persaxatilis* и f. *perarcticus* (Хьельт, там же, стр. 68). До сих пор в Эстонии гибрид был найден лишь в Каансоо. Здесь он встречался главным образом в разреженных широколиственных лесах характера лесолугов, где ввиду совме- стного произрастания обоих исходных видов скрещивание было нередким явлением. Лес, в котором он произрастал в большом количестве, не удалось в свое время взять под охрану. Теперь это место обращено в сельскохозяйственные угодья и гибрид погиб.

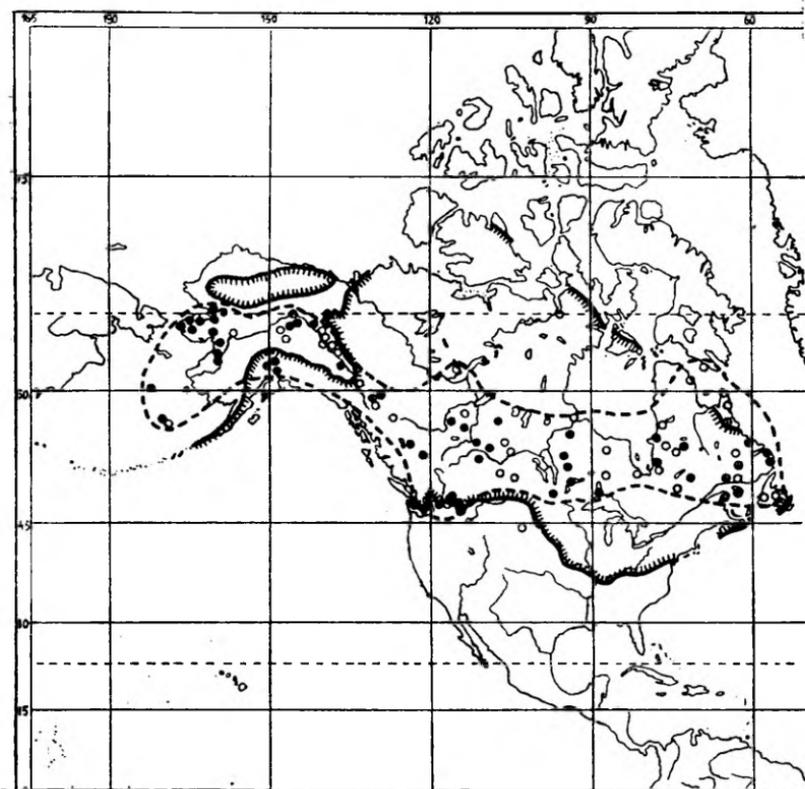


Рис. 21. Ареалы видов филогенетического ряда *Arctici* (подрод *Cylactis*): поленика арктическая, *Rubus arcticus* L. и поленика бесстебельная, *Rubus acaulis* Michx. в Северной Америке: ● — *Rubus arcticus*; ○ — *Rubus acaulis*; ⊕ — местонахождения коллективного вида *Rubus arcticus*. Зубчатой линией отмечена (по Андерсону, 1936) граница максимального оледенения Северной Америки.

Сенянинова-Корчагина и Корчагин (1951) сомневаются в гибридности *R. castoreus*. На основании наблюдений в верхнем течении притока Мезени, Пижмы и на каменистых обнажениях и щебневых отмелях притока последней Четласа и произведенного морфологического анализа они считают данный таксон разновидностью костяники каменистой с красными цветками, называя его *Rubus saxatilis* var. *rubriflora* Senj.-Korc. Указанные авторы находят, что установленная ими новая разновидность отличается от костяники каменистой лишь окраской лепестков и что за отсутствием других отличительных признаков нет оснований считать ее гибридом.

Автор настоящей работы не имел случая видеть найденные в бассейне Мезени растения и поэтому не может судить об их таксономической принадлежности. Что касается собранного

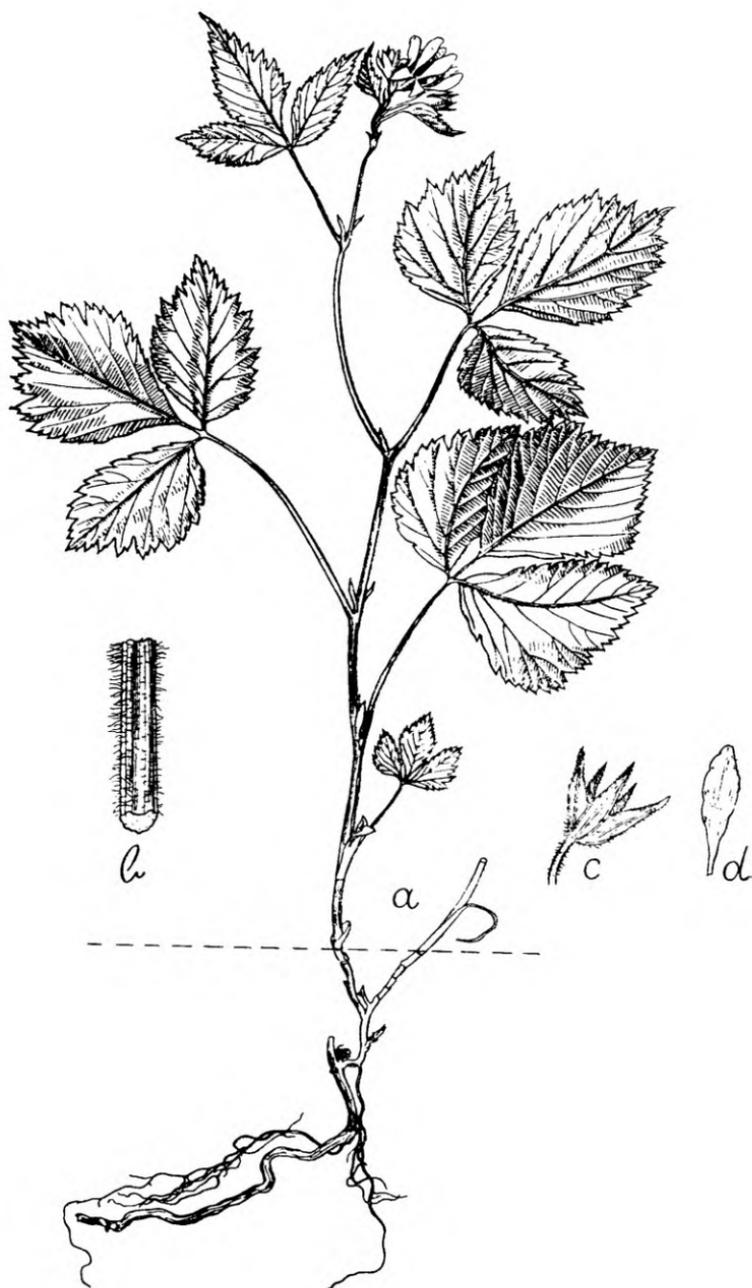


Рис. 22. Гибрид *Rubus castoreus* (*R. arcticus* × *R. saxatilis*):
a — цветущее растение с корневыми частями; *b* — обрезок
стебля (в увеличении); *c* — чашечка; *d* — лепесток.

в Эстонии материала по *R. castoreus*, как он представлен в эскизном «Растения Эстонии» II, 69, то нет никаких сомнений в том, что мы имеем здесь дело с гибридом. Основания для этого следующие:

1. Провести различие между малорослыми индивидами костяники каменистой и поленикой арктической в вегетативном состоянии иногда нелегко; малорослые индивиды костяники часто совершенно голые, не имеют однолетних вегетативных плетей и листьями более или менее похожи на поленику арктическую. Таким образом, и определение гибрида обоих видов затруднительно.

2. В Эстонской ССР, насколько известно автору настоящей работы, таксон с красными цветами был обнаружен лишь в Каансоо, вместе с поленикой арктической, причем ранее он произрастал здесь в большом количестве. О том, чтобы «костяника каменистая с красными цветами» была найдена у нас где-либо в другом месте, нет ни литературных данных, ни материалов в гербариях.¹

3. Найденный в Каансоо *R. castoreus* почти стерилен; только в двух случаях удалось обнаружить плоды, состоящие лишь из одиночной или из двух костяночек, хотя растение цвело обильно.

4. У *R. castoreus* в Каансоо встречались, хотя и очень редко, индивиды с ползучими надземными плетями (признак костяники каменистой). У поленики арктической таких ползучих стеблей никогда не наблюдалось.

Две важнейших вышеуказанных разновидностей *R. arcticus* являются скорее подвидами, так как это несомненно географические расы. На протяжении обширного ареала поленики арктической число отщепившихся и отщепляющихся таксонов, развивающихся в виды, несомненно больше. В гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР имеются индивиды с более или менее кожистыми листьями, особенно среди материалов, происходящих из Северной Монголии. Приведем несколько примеров.

1. У истоков реки Тола в Маньчжурии на склоне гольца Бан-Барата, входящего в горную цепь Кентэй-алин, в горно-тундровой растительности Н. и В. Иконниковыми-Галицкими были собраны 13 июня 1929 г. весьма своеобразные индивиды *R. arcticus*. Это карликовые растения, высотой всего лишь в 2,5 см, у которых одиночный цветок расположен на уровне собранных в розетку листьев. По своей вегетативной форме растение очень напоминает северо-американский *R. acaulis*, но в противоположность более крупным цветам последнего, цветки карликовых индивидов нагорной тундры отличаются особенно малым размером (менее одного см в диаметре), тогда как листья их относительно толстые.

¹ Отметим, что Сенянинова-Корчагина и Корчагин (там же) именуют и обыкновенную костянику с белыми цветами разновидностью, var. *albiflora* Senj.-Korcz.

Высота нагорной тундры Бан-Барата неизвестна, однако карликовая форма несомненно является приспособлением к суровым экологическим условиям. Собранный теми же авторами на другой вершине той же горной цепи материал поленики арктической является по форме вполне нормальным, только листья толстоватые.

2. В тех же Кентэйских горах, у истоков реки Онони, в Чинусеруянской нагорной тундре собраны 3 сентября 1926 г. С. Кондратьевым вообще типичные по форме индивиды с особенно толстыми, кожистыми листьями.

3. В Северной Монголии, на восточном берегу озера Косогол (Хубсугул) 24 июня 1902 г собраны В. Л. Комаровым индивиды крупного роста с нормальным диаметром цветков (до 2,5 см).

4. В области устья реки Амура (на латинской этикетке: Амур, Киси, в болотах 20 июня 1855 г) собраны К. Максимовичем крупные, высотой до 30 см, индивиды с цветками 2,5 см в диаметре и особенно большими, до 8 см в диаметре листьями.

5. На Чукотском полуострове, в бассейне реки Анадырь, в устье впадающего в эту последнюю притока Воротея, В. Н. Васильевым собраны 27 июня 1933 г. крупные, высотой до 20 см, индивиды с особенно толстыми стеблями и сравнительно большими листьями.

Если в дополнение к этим гербарным примерам указать на сообщение Нормана (Norman, 1895) о том, что в северной Норвегии в крайних горных условиях у поленики арктической наблюдаются цветы более крупного, чем нормальный, размера и иметь в виду уже описанные нами разновидности (вернее: подвиды) *grandiflorus* и *kamtschaticus*, то следует прийти к выводу, что *R. arcticus* в пределах своего обширного ареала в Евразии, особенно в его периферийных частях и в суровых условиях горных поясов, обладает замечательными способностями к образованию зачатков новых видов. Это одна из характерных черт прогрессирующего вида, на которой мы остановимся при рассмотрении северо-американского *R. acaulis* (см. следующие разделы).

Хотя у нас имеется, таким образом, некоторый фактический материал для выяснения явлений отщепления новых типов от *R. arcticus* и установления новых таксонов, мы не можем сделать это в настоящей работе, так как автор не имел возможности ни проработать все обширные материалы по *R. arcticus*, хранящиеся в гербариях Союза ССР, ни тем более проследить в широких размерах таксоны этого вида в природе. К тому же, эти задачи не входят в рамки настоящей работы, и их предстоит разрешить будущим исследователям.

Характер распространения поленики арктической, условия ее произрастания, экология и ценотические соотношения трудно прослеживаются в деталях ввиду обширности ареала этого вида. В многочисленных флористических и геоботанических работах одних только ученых Советского Союза собраны огромные материалы по поленике арктической. Приводим из них отдельные вы-

держки, которые дают возможность получить известное представление об условиях произрастания и ценологии поленики арктической в Европе и Азии.

Так, Крылов (1881, стр. 89) рассматривает распространение поленики арктической в тогдашней Пермской губернии (ныне области), на западном предгорье Уральского хребта. Растение встречается здесь на болотистых лугах и во влажных кустарниковых зарослях, но главным образом во влажных еловых лесах и на их опушке. Оно произрастает в большом изобилии по всей области до ее южной границы и в горах поднимается до высшей границы пояса лесов. В лесостепи встречается редко и отмечено здесь лишь в нескольких местах. В первой части работы (1878, стр. 78) Крылов приводит данные о растениях, вместе с которыми *R. arcticus* произрастает на болотистых лугах той же области. Оно встречается в ценозе, в который входят: *Caltha palustris* L., *Ranunculus repens* L., *Comarum palustre* L., *Geum rivale* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Epilobium palustre* L., *Myosotis palustris* (L.) With., *Galium uliginosum* L., *G. palustre* L., *Polygonum bistorta* L., *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br., *Menyanthes trifoliata* L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Eleocharis palustris* L., *Carex vulpina* L., *C. canescens* L., *C. leporina* L., *C. Goodenowii* Gay, *C. gracilis* Curt., *C. caespitosa* L., *C. vesicaria* L., *Juncus filiformis* L., реже и *Pedicularis palustris* L., *Galium trifidum* L., *Viola epipsila* Ledeb., *Lathyrus palustris* L.

Поленика арктическая в Финляндии

О распространении и условиях произрастания поленики арктической в европейской части ареала мы находим данные в специальном исследовании Саастамойнен (Saastamoinen, 1931), посвященном этому виду в Финляндии. Из работы видно, что поленика арктическая распространена по всей Финляндии, за исключением крайнего севера, а также южной и юго-западной части страны. В остальных местах вид встречается более или менее часто. По обилию его местонахождений и интенсивности плодоношения территория Финляндии распадается на зоны. Оптимальная зона, где поленика встречается часто и плодоносит обильно, расположена между 62° и 65—66° северной широты. Климатические индикаторы этой области следующие: продолжительность теплого периода 7 месяцев, средняя летняя температура 12° Ц и амплитуда годовой температуры 24° Ц. К северу и к югу от оптимальной зоны расположены части ареала, где растение встречается довольно часто и плодоносит в достаточной мере, не достигая однако частоты и обилия плодоношения оптимальной зоны. Наконец, в периферийных зонах на севере и на юге местонахождения поленики арктической редки и плодоношение скудно.

Местонахождения поленики арктической в Финляндии делятся на две основных группы: ценозы спонтанной растительности и

полукультурные ценозы. К первой группе относятся ценозы, которые вообще можно назвать болотистыми лугами (открытые болотистые луга и болотистые луга с ивовыми кустарниками); далее следуют лиственные леса северной Финляндии (собственно смешанные леса, так как, кроме берез, рябины и ольхи серой, в их состав входят ель и можжевельник), наконец, кустарниковые заросли на берегах рек и ручьев и пойменные леса, а также незатененная береговая растительность и особенно заросли ольхи серой [*Alnus incana* (L.) Moench] на побережье северной части Ботнического залива.

Согласно Салмину (Salminen, 1948), поленика арктическая представлена в Финляндии самофертильной и самостерильной формами. Первая форма размножается половым путем и распространена в северной и центральной Финляндии. Вегетативно размножающаяся форма характерна, наоборот, для южной части страны.

К числу полукультурных ценозов Финляндии, в которых часто встречается поленика, принадлежат: 1) ценозы, развивающиеся на целинных землях и на вырубках, а также вдоль заново прорытых канав и железнодорожных насыпей, где растение часто даже доминирует; 2) различные полукультурные луга (в том числе и на торфяной почве), где оно растет иногда в большом количестве и обильно плодоносит; 3) молодые леса, возникающие под воздействием культуры, обычно подсечного земледелия.

Из того факта, что поленика арктическая встречается в полукультурных ценозах, явствует, что она обладает замечательной склонностью к апофитизму. То же самое мы наблюдаем и в Эстонской ССР

Поленика арктическая в Эстонской ССР

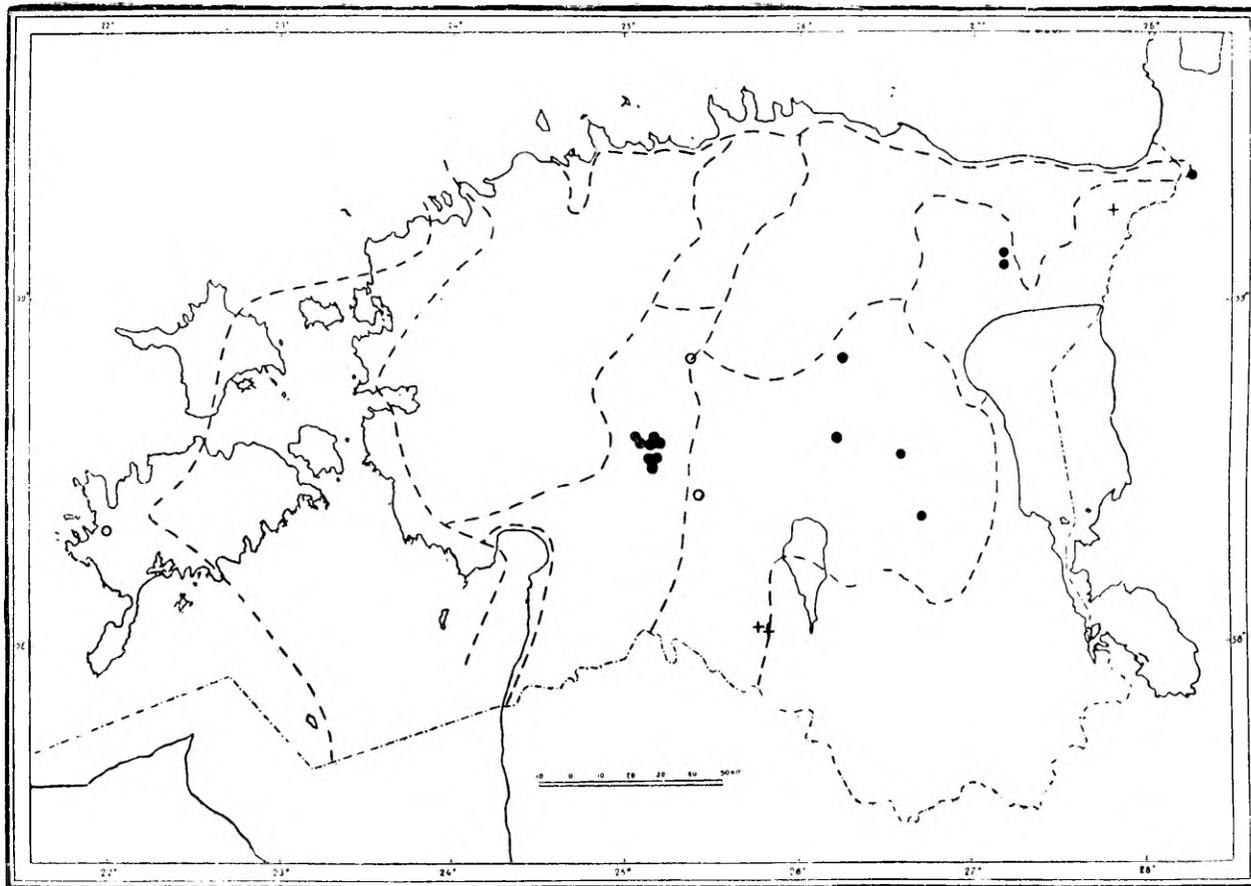
Занимаясь вопросом о поленике арктической в Эстонии, автор пришел в свое время к некоторым выводам, которые нашли выражение в ряде ранее опубликованных работ (Эйхвальд, 1933, 1935—1936, 1937, 1952, 1953, 1956; Липмаа, 1932, 1935). В этих работах южная граница ареала поленики проводилась вдоль северного побережья Финского залива. Таким образом, ее немногочисленные местонахождения в Эстонии оказывались вне ареала и являлись с точки зрения формирования последнего пионерской экспансией или же реликтовыми местообитаниями отступающего ареала. Между тем, в последующие годы в различных частях Эстонии были открыты новые местонахождения поленики арктической, и часть старых местонахождений сохранилась до сих пор. Таким образом, правильнее считать по меньшей мере материковую часть территории Эстонии входящей в ареал поленики арктической. Исходя из этой точки зрения, на прилагаемой к настоящей работе карте распространения поленики (рис. 20) материковая часть территории Эстонии включена в южную периферию ареала.

В Советской Эстонии имеются отдельные локализованные местонахождения поленики арктической бóльшего и меньшего размера. Эти местонахождения носят тройкий характер. В одних из них (хутор Каспре, на северо-восток от озера Хелме Вейсъярв, Тырваского района) растение сохранялось, по-видимому, в течение нескольких лет, произрастая в местах, где условия существования не соответствовали экологическому минимуму вида. Такие или существующие еще меньший срок местонахождения орнитохорного происхождения, т. е. возникают из заносимых птицами семян; нередко они исчезают через несколько лет, как и вышеуказанное местонахождение. (На карте распространения, рис. 23, отмечено крестиком).

Другой характер имело место произрастания поленики в Йыхвиском лесном хозяйстве, в Алутагузе, окончательно исчезнувшее уже в 1926 году. Это место расположено в квартале № 38 Авинцеского обхода, на левом берегу Боровни, притока р. Нарвы. Некоторые местные старожилы, хорошо знавшие поленику, рассказывали, что видели ее в продолжение около 25 лет; она цвела, а иногда и плодоносила. Поленика исчезла после длившегося несколько лет захирения, что было вызвано осушением лесного участка после прорытия водоотводных канав. В начале первой мировой войны поленики в Авинце было много, и тогда здесь рос смешанный лес, состоявший из ели, сосны и березы пушистой. В настоящее время на прежней вырубке растут березы и почвенный покров образуют большие, компактные подушки *Polytrichum commune*. (На рис. 23 это местонахождение также отмечено крестиком).

По-видимому, под воздействием культуры или пастбы исчезло небольшое, около 1850 г. открытое Тегелером местообитание поленики арктической в Пиуметса Тюриского района [Видеман и Вебер (Wiedemann et Weber), 1852], где в настоящее время этого растения нет. (На рис. 23 отмечено крестиком).

Наконец, третий род местонахождений поленики в Эстонии имеет устойчивый характер. Таким местом произрастания поленики является Каансоо, между Сууре-Яани и Вяндра, и первые сведения о нем относятся ко времени около 120 лет тому назад (на рис. 23 отмечено точками). В гербарии Общества естествоиспытателей Академии наук Эстонской ССР имеется экземпляр, содержащий три индивида поленики арктической, в качестве собирателя которой в Каансоо назван «ф. Ратлеф, 1839». Наряду с местонахождением в Пиуметса, это одна из самых ранних известных нам находок поленики; если местонахождение в Пиуметса отпало (на рис. 23 отмечено крестиком), то таковое в Каансоо существует до сих пор и, согласно произведенным исследованиям, оказалось сравнительно обширным. Оно занимает площадь в 40 км², где *R. arcticus* не встречается, правда, повсеместно, но является нередким растением и местами (на болотистых лугах) произрастало даже в изобилии. К числу местонахождений Каан-



Rubus arcticus L

Рис. 23. К ареалу вида филогенетического ряда *Arctici* (подрод *Cylactis*): местонахождения поленики арктической, *Rubus arcticus* L. в Эстонии: ● — современные местонахождения; ○ — старые местонахождения, где растения уже несколько десятков лет не обнаружили; + — не обнаружено, исчезновение.

соо относится и упоминаемое Вилькоммом (Willkomm, 1872) место произрастания поленики арктической близ хутора Саарнийду, на берегу реки Пярну. Поскольку в данной местности проведены большие работы по осушению и культивированию болот, растение в окультуренных местах исчезло, но упорно продолжает расти по краям канав, на обочине дорог и т. д.

В фитогеографическом отношении местность Каансоо входит в проходящий через территорию Эстонии в направлении с северо-востока на юго-запад (NNE — SSW) пояс болот и болотистых лесов, который в фитогеографическом подразделении Липмаа (Lippmaa, 1935) носит название промежуточной Эстонии (*Estonia intermedia*); характерная черта этого пояса — его сравнительно большая нейтральность в отношении распространения растительных элементов как западного, так и восточного происхождения, поскольку ряд типичных видов того и другого происхождения в нем отсутствует. Каансоо является небольшим, площадью в несколько десятков квадратных километров, участком в южной части этого пояса, примерно между $58^{\circ}20'$ и $58^{\circ}40'$ северной широты. С юга он ограничен рекой Навести и большим моховым болотом Леэтва, с запада и востока полуболотистыми лесами и лесолугами, а с севера чередующимися с лесолугами культурными почвами и рекой Пярну. Каансоо представляет собой площадь с ровным, спокойным рельефом, которую покрывают используемые в качестве сенокосов болотистые и полуболотистые луга, поросшие болотной березой пушистой лесолуга и лиственные редколесья с небольшими болотными комплексами в восточной и западной пограничных частях; здесь встречаются отдельные, слегка возвышающиеся над рельефом культурные островки — колхозы и хутора. Вообще природные условия в Каансоо, по-видимому, весьма сходны с таковыми местонахождений поленики арктической в окрестностях Ленинграда (Ruprecht, 1860). Подпочву болотистых лугов и лесолугов Каансоо образуют арктические ленточные глины, которые прослеживаются всюду, особенно на протяжении магистральных канав. Вязкая ленточная глина сама по себе не является подходящей почвой для поленики арктической, но она почти нигде не выходит на поверхность, будучи покрыта смешанным с песком слоем торфа толщиной в 20—30 см, что представляет собой излюбленный данным растением субстрат. В некоторых местах глина залегает глубже и покрыта более мощным слоем песка или торфа. Что касается известнякового горизонта, то в центре Каансоо он залегает на глубине около 15 м.

Местами произрастания поленики арктической в Каансоо свыше двух десятилетий тому назад были: 1. более или менее окультуренные болотистые луга и лесолуга, отчасти также полуболотистые и болотистые кустарниковые заросли; 2. болотистые смешанные леса; 3. широколиственные леса; 4. непосредственно

обусловленные культурным воздействием обочины канав и дорог, полевые межи и т. д.

1. Болотистые луга, лесолуга и кустарниковые заросли были главнейшими местами произрастания поленики арктической в Каансоо. Это подвергшиеся воздействию культуры, изрезанные канавами, по большей части скудные сенокосы, местами, где кустарников больше, используемые лишь как пастбища. Влияние пастбы всюду значительно, так как после сенокоса болотистые луга и лесолуга обычно используются в качестве выгонов. В этих ценозах *R. arcticus* предпочитает моховой покров, который здесь в заболачивающихся местах обилен; растение особенно любит более высокие и рыхлые моховые кочки, где оно может расти и в совсем мокрых местах. В заболачивающихся местах поленику арктическую можно найти и в покрове из видов *Sphagnum*, но здесь она растет в одиночку, цветет скудно и исчезает при дальнейшем ухудшении экологических условий. Общей, способствующей росту предпосылкой является наличие рыхлой, не слишком сырой торфяной или песчаной или же смешанной из этих субстратов почвы. Частота встречаемости вида различна, колеблясь от одиночных индивидов до небольших скоплений, которые часто произрастают на вышеупомянутых рыхлых моховых кочках. Световой режим на лугах почти всегда благоприятен для вида, так как даже на лесолугах с более густой растительностью достаточно света для развития этого гелиофильного растения.

Для ближайшей характеристики местонахождения *R. arcticus* в Каансоо приведем пример одного ценоза на еще не возделанной почве, близ хутора Сеасааре. Это болотистый луг на месте бывшего сосняка; еще и в настоящее время здесь растут редкие сосны высотой до 7—9 м и одиночные ели, а в кустарниковом ярусе ивы. Почва — смешанный с песком болотный торф, микро-рельеф слегка кочковатый с гниющими, вросшими в мох пнями. Поленика арктическая охотно произрастает в моховом покрове этих кочек. Видовой состав растительности следующий: *Pinus silvestris* L., *Picea excelsa* (Lam.) Link (одиночные деревья), *Salix cinerea* L., *S. aurita* L., *S. nigricans* (Sm.) Enand, *S. lapponum* L. *Betula pubescens* Ehrh., *Sorbus aucuparia* L. (одиночные деревца и кустарники). Из мхов и травянистых видов: *Polytrichum commune* L., *Pleurozium Schreberi* (Willd.), *Sphagnum subbicolor* Hampe, *Dryopteris spinulosa* (Müll.) Kuntze, *D. cristata* (L.) A. Gray, *Carex canescens* L., *C. vaginata* Tausch, *C. Goodenowii* Gay, *C. stellulata* Good., *Eriophorum vaginatum* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) PB., *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh., *Molinia coerulea* (L.) Moench, *Poa palustris* L., *Nardus stricta* L., *Calamagrostis lanceolata* Roth, *Juncus conglomeratus* L., *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., *Majanthemum bifolium* (L.) F W Schm., *Rumex acetosa* L., *Galium palustre* L., *Ranunculus auricomus* L., *Comarum palustre* L., *Potentilla erecta* (L.) Hampe, *Rubus arcticus* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V uliginosum* L.,

Trientalis europaea L., *Viola palustris* L., *Peucedanum palustre* (L.) Moench, *Succisa pratensis* Moench, *Alchillea ptarmica* L., *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Cirsium lanceolatum* (L.) Scop.

2. Болотистые смешанные леса. В лесах этого склада, особенно более густых и тенистых, распространение поленики арктической ограничено. В этих лесах интересно проследить локальные сдвиги мест произрастания. На вырубках наблюдается сравнительно быстрое расселение поленики. По мере того, как лес развивается заново и становится более тенистым, происходит приспособление растения в зависимости от быстроты и степени этого процесса. Из более старых, тенистых лесов поленика арктическая, по-видимому, вытеснена или прозябает кое-где вокруг деревьев и пней и не цветет. Однако ее можно найти и в тенистых лесах там, где деревья растут реже, в местах ветролома, на обочине дорог и канав. В болотистых смешанных лесах Каансоо произрастала обнаруженная и в Эстонской ССР форма с белыми цветками — *f. albiflora*.

Более старый лес этого типа имеется в Каансоо также близ бывшего хутора Кивисээди, где *R. arcticus* встречается в ограниченном размере. Это небольшой осинник на торфяной почве, с кочковатым микрорельефом, используемый в качестве выгона для скота. Ранее поленики здесь было много, но в настоящее время она растет всего лишь на площади примерно в 10 м² и в ближайшей окружности отсутствует. Причиной ее исчезновения является, по-видимому, выросший на прежней лесосеке и лесолугу густой, тенистый лес.

3. Широколиственные леса. Леса этого типа встречаются в Каансоо редко, в виде отдельных небольших рощ. Около двадцати лет тому назад вырубка такого леса находилась между хутором Пиллироо и шоссеиной дорогой Каансоо-Вяндра, на расстоянии около 0,5 км от последней и в позднейшее время была возделана под пашню. На этой лесосеке местами росли одиночные деревья и пышно развивался вторичный растительный покров. Поленика арктическая встречалась в тех местах, где травяной покров был не слишком густ, а также на кочках, не затененных растениями. К постоянной в Каансоо спутнице поленики — *Calamagrostis lanceolata* присоединялась местами в большом количестве *C. arundinacea*. Вообще же состав сопутствующих растений носил пестрый характер. И здесь можно было наблюдать форму поленики арктической с белыми цветками, *f. albiflora*, но в сравнительно ограниченном количестве; довольно богато был представлен гибрид поленики арктической и костяники каменистой (*R. castoreus* Laest.). Кроме ели, сосны и березы пушистой, здесь произрастали из деревянистых растений рябина, *Salix cinerea* L. и *Rhamnus frangula* L. — В настоящее время ничего этого не сохранилось. Что и в Финляндии число местообитаний поленики арктической уменьшается, видно из работы Эрви, Ханиоя и Кивинена (Ervi, Hanioja, Kivinen, 1955).

4. Обочины дорог и канав, полевые межи и т. д. не нуждаются в особой характеристике. Поленика арктическая произрастает на песчаной или торфяной почве и в еще не сформировавшихся ценозах, на месте стогов и скоплений хвороста, на лесных подсеках, на открытой почве канав. Хотя поленика является апофитом, места интенсивной пастбы неблагоприятны для ее произрастания; скот ее топчет, и на пастбищах она растет преимущественно на кочках, вокруг деревьев, кустов, камней и т. п. После мелиоративных работ, проведенных в болотном массиве Каансоо, поленика арктическая растет здесь в основном по краям канав и дорог, где ее можно видеть и в настоящее время.

В Каансоо имелись хорошие предпосылки для изучения условий произрастания поленики арктической. Этот вид был представлен там в течение длительного времени, имел сравнительно широкое распространение, и его можно было наблюдать в различных местообитаниях. По плодоношению в благоприятные годы он производил впечатление спонтанного вида. Только в неблагоприятные годы, когда лишь весьма малый процент цветков был способен образовать плоды, становилось ясно, что растение находится у нас на периферии своего ареала. Его плодоношению препятствуют, по-видимому, в наибольшей мере бывающие иногда еще в начале июня ночные заморозки, которые наносят вред цветам и развившимся цветочным почкам. Непостоянность плодоношения является причиной того, что распространение вида с помощью плодов так же случайно, как и само плодоношение, и более верным средством служит распространение вегетативным путем. Такому распространению способствует тонкий ползучий корень растения, который в благоприятной рыхлой почве развивается весьма быстро, образуя из почек возобновления новые индивиды.

Нет сомнения, что Каансооское местообитание поленики арктической, старейший гербарный материал которого относится примерно к середине прошлого столетия, когда воздействие культуры было слабее, чем в настоящее время, является консервацией вида от ранее господствовавшего здесь климатического периода, по-видимому, от субарктического времени. Таким образом, рассматриваемый вид в Каансоо представляет собой послеледниковый, сохранившийся от субарктического климатического периода реликт, в противоположность другим местообитаниям этого вида в Эстонской ССР имеющим, по всей вероятности, секундарное происхождение.

Между местообитанием поленики арктической в Каансоо и другими ее местообитаниями на территории Эстонии имеется, следовательно, коренное различие, так как эти последние, просуществовавшие в некоторых случаях даже десятки лет (наприм. Авинцеское в Алутагузе), носят временный характер.

Следует отметить и тот факт, что поленика арктическая сохра-

нилась в Каансоо на почве, нижний слой которой образуют арктические ленточные глины.

Косвенным доказательством давности произрастания поленики может служить и известное в Каансоо народное название растения — *soomigakas*, что значит «ежевика болотная». Выяснилось, что местные жители, 70-летние старожилы, знают растение под этим названием с детства, когда они слышали его от тогдашних старожилов. Таким образом, указанное название можно проследить на протяжении, по крайней мере, трех поколений. Этот этноботанический довод в пользу давности местообитания в Каансоо основывается на данных, восходящих к более отдаленному прошлому, чем гербарные и основанные на литературных источниках доказательства.

В связи с одним существующим и в настоящее время местонахождением поленики арктической в Ийзаку (Сааревяльский обход, квартал № 4) указывалось (Прехт, «Ээсти Лоодус» № 5, 1935), что в Мязтагузе (близ Ийзаку) растение известно под названием *kõvamaa tiguakas*, т. е. «ежевика твердой земли». В той же статье приводятся устные данные, согласно которым поленика арктическая была найдена и в других местах Ийзаку, напр. в Вирунурме. В Сааревяльском обходе поленика произрастает на расстоянии около 1 км к востоку от деревни Сааревяля, по наблюдениям автора настоящей работы на площади до 1 га, в молодом березняке, а также на опушке граничащего с ним старого смешанного леса, где встречается главным образом на кочках. О том, как давно существует это местонахождение, сведений не имеется.

Исследуя условия произрастания поленики арктической в Каансоо, автор обнаружил там в 1931 г. ржавчинный гриб, оказавшийся (по определению Э. Лепика) *Phragmidium arcticum* Lagerh., причем выяснилось, что поленика местами сильно инфицирована грибом, особенно ее нижние, скрытые в травяном покрове листья. В Каансоо удалось установить все стадии спор этого паразитного гриба (весеннюю, летнюю и зимнюю). В других эстонских местообитаниях поленики *Phragmidium arcticum* до сих пор не был найден; регионально ближайшие данные об инфекции поленики указанным грибом были получены из местности Лиленталь в нескольких километрах к востоку от р. Нарвы, где имеется весьма ограниченное местонахождение этого растения.

Phragmidium arcticum Lagerh. является специфическим грибом поленики арктической и, по-видимому, не развивается ни на одном другом растении. Таким образом, находка этого гриба в Каансоо бросает новый, дополнительный свет на проблему нашей поленики.

Phragmidium arcticum Lagerh. — паразитный гриб, зависящий в своем распространении от поленики арктической и имеющий такой же субарктический ареал. Однако он известен лишь

в пределах Евразии, но не в Северной Америке, где проблема распространения поленики арктической представляется вообще более сложной. О распространении указанного гриба в северной части Союза ССР как в Европе, так и в Сибири, имеется много данных (Tranzschel, Ured. URSS, 1939), с Камчатского полуострова (Траншель, Грибы Камчатки, 1914), с Сахалина и т. д.

То обстоятельство, что паразитный гриб встречается лишь в Каансоо и к востоку от р. Нарвы, где начинается более компактный ареал поленики арктической в северной части Союза ССР а также отсутствие этого гриба (по крайней мере, на основании проведенных до сих пор исследований) в остальных местообитаниях поленики в Эстонии, служат доказательством реликтовости как поленики арктической, так и встречающегося на ней паразитного гриба в Каансоо. Однако иммиграция гриба могла произойти не в субарктический период вместе с растением-хозяином, но позднее, когда распространение поленики арктической на территории Эстонии было более значительным и возможности перенесения инфекции шире, чем в настоящее время, когда здесь имеются лишь кое-где небольшие, иногда с течением времени исчезающие островки поленики.

Если ограниченное распространение поленики арктической происходит как с помощью плодов, так и вегетативным путем (ползучие корни), то более отдаленное расселение может быть лишь орнитохорным. Только так могут быть объяснены находящиеся то здесь, то там местообитания, где растение через некоторое время исчезает.¹

Ограниченные по размерам, разрозненные местообитания, очевидно, орнитохорного происхождения. Возникает вопрос о том, откуда берутся семена, вызывающие к жизни эти новые местообитания.

Исследования показали, что прохождение пищи через пищеварительный тракт птиц происходит сравнительно быстро и продолжается самое большее несколько часов. Таким образом, дальнейшее расселение при посредстве птиц не может простирается на особенно большие расстояния, — иногда это несколько десятков, в лучшем случае несколько сотен километров, вряд ли больше. В пору плодоношения поленики арктической, в июле и августе, нельзя принимать в расчет покрывающих большие расстояния перелетных птиц. Речь может идти только о птицах, питающихся на месте, со сравнительно небольшим радиусом перелетов в течение нескольких часов. К числу таких птиц, питающихся семенами

¹ Одним из таких случаев могло быть отмечаемое Хребтовым (1916) местообитание *R. arcticus* (открытое А. Симонсовым) на расстоянии 5 км от Кихельконна, на о. Сааремаа. В дальнейшем растение здесь не было обнаружено, хотя в этой местности впоследствии неоднократно работали ботаники. Другое, весьма ограниченное по площади местообитание поленики арктической находится близ Томаской болотно-опытной станции АН ЭССР, на берегу озера Каазникъярв, где растение наблюдается в течение ряда лет.

поленики арктической, могут быть отнесены, в первую очередь, скворцы и различные виды дроздов, особенно дрозд-рябинник. Птицы эти, в частности скворцы, совершают дальние перелеты лишь в то время, когда вместе со своими птенцами собираются в большие стаи.

Если принять во внимание достаточное плодоношение поленики в благоприятных местах произрастания, представляется вполне естественным, что в Каансоо, как и в остальных небольших местопроизрастаниях на территории Эстонской ССР продолжается ее распространение в ближайшие окрестности на расстояния до нескольких десятков километров. Распространение же через Финский залив в Эстонию является менее вероятным, хотя и эта возможность не исключена. Восточные районы республики имеют, напротив, непосредственную связь с расположенной на северо-востоке территорией Ленинградской области, где поленика арктическая является более обычным растением.

С помощью почвенных проб, взятых в Каансоо, была установлена кислотность почв, на которых произрастает поленика арктическая. Амплитуда кислотности этих почв составляла рН 5,5 — 4,0. Отдельные пробы дали следующие результаты:

Песок по краям дорог и канав	Ph	5,5
Смешанный с песком торф из подушек мха	„	4,8
Торф болотистого луга, с малым содержанием минеральных частиц	„	4,0

R. arcticus распространен в Эстонской ССР на южной границе своего ареала, т. е. в экологических условиях не только не оптимальных, но даже и не средних. Его произрастание здесь представляет значительный интерес, так как служит примером динамики распространения вида в периферийной части ареала. Мы наблюдаем интересное явление: у вида, оптимальная область произрастания которого расположена на несколько градусов широты севернее, часто задерживается плодоношение, однако не вследствие господствующей здесь более высокой температуры, а, наоборот, в зависимости от поздних, наблюдаемых в начале июня ночных заморозков, когда вегетативное развитие растения уже достигло известной степени и оно весьма чувствительно к понижениям температуры. Экспериментально-биологические исследования Черновой (1955) в Карело-Финской АССР показали, что падение температуры от $+5^{\circ}$ до $+2^{\circ}$ Ц действует губительно на рыльце и пыльцу цветков поленики арктической.

Обусловленное поздними ночными заморозками отпадение плодоношения наблюдается и у других видов. У имеющих съедобные плоды растений, каковы земляника, брусника, черника и морошка приземистая, бывают «урожайные» и «неурожайные» годы. Эти последние и обусловлены, главным образом, заморозками в период цветения.

В связи с важнейшим в Эстонской ССР произрастанием в Каансоо, расположенным между $58^{\circ}20'$ и $58^{\circ}30'$ северной широты и между $25^{\circ}10'$ и $25^{\circ}20'$ восточной долготы, остановимся на одном другом местообитании поленики арктической в Советском Союзе, находящемся значительно южнее. В исследовании Флерова (1902), посвященном флоре тогдашней Владимирской губернии (ныне Ивановская область) имеются данные о поленике арктической, причем автор указывает тамошнюю южную границу ее произрастания. Поленика была обнаружена в трех уездах (Юрьевском, Александровском и Покровском). Географическое расположение — $56^{\circ}10'$ — $56^{\circ}35'$ северной широты, т. е. примерно на два градуса южнее местопроизрастания в Каансоо.

В связи с местопроизрастанием близ деревни Хорошевка Александровского уезда Флеров приводит более подробные данные и по ценологии вида. Поленика арктическая произрастала здесь в болотистых кустарниковых зарослях, причем ее распространение, по словам местных жителей, шло на убыль, что вызывалось работами по осушению болот.

О произрастании поленики арктической в тундровой зоне Европы имеется много данных в советской ботанической литературе. Так, в работе Андреева (1931) о флоре тундры северной части полуострова Канина (примерно $67^{\circ}45'$ — $68^{\circ}45'$ северной широты) рассматривается область между полуостровом Канином и мысом Микулино. Из работы видно, что на таком далеком севере поленика арктическая встречается повсюду, и автор смог обнаружить 28 мест ее произрастания. С точки зрения экологии вида существенно, что Андреев видел цветущие растения редко, а о плодоношении вообще не упоминает.

О ценологических отношениях поленики арктической в Азиатской части Союза ССР

Приведем ряд примеров ценологических отношений поленики арктической в Сибири, Монголии и на Дальнем Востоке, в том числе и некоторые материалы по ее распространению в вертикальных поясах горных областей.

Данные о произрастании поленики на восточных склонах полярного Урала приводятся Городковым (1926). В его работе рассматривается растительность в верховьях реки Соби (около $66^{\circ}30'$ северной широты) Заслуживает внимания указание автора (стр. 14), что здесь, т. е. на широте полярного круга (при этом в вертикальном поясе, следовательно, в более суровых экологических условиях, чем на низменности) плоды поленики арктической созревали уже во второй половине августа, чего никогда не наблюдалось на западных склонах этой части Уральских гор. Первый пример встречающихся в этой области растительных ценозов: кустарники в высокогорной части полярного Урала, выше границы лесов (т. е. в самых суровых экологических условиях);

кустарники составляют несколько видов ив, каковы: *Salix glauca* L., *S. phylicifolia* L., *S. hastata* L., *S. lanata* L., затем *Betula nana* L., *Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., из полукустарников и травянистых видов *Equisetum palustre* L., *Carex lagopina* Wahlbg., *Festuca ovina* L., *Polygonum bistorta* L., *Rubus arcticus* L., *R. chamaemorus* L., *R. humulifolius* C. A. Mey., *Linnaea borealis* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Empetrum nigrum* L., *Cardamine macrophylla* Willd., *Valeriana capitata* Pall.; из мхов: *Hylocomium proliferum* и *Sphagnum Girgensohnii*; между последними также *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium palustre* и др.

Другой пример: на крутых склонах лишайниковой тундры. Покров лишайников, высотой в 5—8 см, состоит главным образом из двух видов — *Alectoria ochroleuca* и *Cladonia alpestris*, среди которых встречаются *Bryopogon divergens*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. chrysantha*, *C. nivalis*, *Cladonia rangiferina*, *C. silvatica*, *Stereocaulon alpinum* и др., тогда как из мхов более обычным является *Aulacomnium turgidum*; из высших растений в этом сообществе лишайников представлены два вида ив — *Salix arctica* Pall. и *S. phylicifolia* L., и поленика арктическая.

Материал о местообитании поленики арктической в поясе альпийской флоры мы находим в работе Сукачева (1912), где рассматриваются растительные ценозы в бассейне Тунгира, притока реки Олекмы (Читинская область Восточной Сибири). Здесь имеются данные о растительности одной горной тундры, которые являются дополнением в рассмотренному выше (стр. .) вопросу об образовании новых экотипов *R. arcticus* в крайних климатических условиях. Из работы выясняется, что альпийский пояс находится здесь (на 53° сев. широты) сравнительно низко и начинается уже на высоте 1210 м; растительность горной тундры образуется в основном двумя видами: это *Cassiope tetragona* (L.) D. Don и *Arctous alpina* (L.) Niedenz., к которым присоединяется кедровый стланик, *Pinus pumila* (Pall.) Mayr; из тайги более низкого пояса встречаются отдельные фрагменты (чахлая даурская лиственница, *Larix dahurica* Turcz.). Там же произрастает и *R. arcticus*. На другой горной вершине (Ганаганский гольц) альпийский пояс начинается на высоте 1230 м, где, наряду с вышеуказанными видами *Cassiope* и *Arctous* простираются густые заросли кедрового стланика. Растительность обеих горных тундр поднимается до высоты в 1600 м, однако поленика арктическая не достигает этой высоты, ограничиваясь нижней и отчасти средней зоной альпийского пояса. Она встречается здесь не часто и преимущественно в местах, где имеется густой моховой и лишайниковый покров. Интересно, что Сукачев отмечает произрастание поленики на глинистом субстрате, тогда как на более легкой, состоящей из щебня почве она отсутствует.

В качестве следующего примера произрастания *R. arcticus* во флоре горных поясов Азии приведем данные из работы Принца (Printz, 1921), где рассматривается один из южных секторов

ареала поленики арктической в Саянских горах в Северной Монголии, недалеко от границы Советского Союза. Указанный автор проследил распространение этого вида в бассейне притоков верхнего течения Енисея (верховья Амыла и Систикемы; Усть-Алгиак) на $52^{\circ}30'$ — 53° сев. широты, где на высоте 1700—1800 м растут субальпийские, по облику девственные таежные леса, образуемые *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr, *P. silvestris* L. и *Larix sibirica* Ledeb. Из лиственных деревьев растут *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L., *P. laurifolia* Ledeb., *Alnus fruticosa* Rupr., *Padus racemosa* (Lam.) Gilib. В заболоченных местах тайги развит сфагновый покров и произрастают виды травяного яруса: *Equisetum palustre* L., *E. arvense* L., *Alopecurus geniculatus* L. var. *sibiricus*, *Carex canescens* L., *C. pauciflora* Lightf., *C. aquatilis* Wahlbg., *C. rhynchophysa* C. A. Mey., *Calla palustris* L., *Typha latifolia* L., *Comarum palustre* L., *Rubus chamaemorus* L., *R. arcticus* L., *Trollius asiaticus* L., *Epilobium dahuricum* Fisch., *Andromeda polifolia* L., *Ledum palustre* L., *Caltha palustris* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *O. microcarpus* Turcz., *Menyanthes trifoliata* L., *Drosera rotundifolia* L., *D. anglica* Huds., *D. intermedia* Hayne, *Angelica silvestris* L., *Parnassia palustris* L., *Galium uliginosum* L., *Valeriana officinalis* L., *Saussurea serrata* DC. и др.

Видовой анализ таежного леса Саянских гор представляет интерес во многих отношениях. Мы видим, что среди лесных деревьев тамошней тайги встречается ряд произрастающих в Эстонской ССР видов (сосна, осина, береза пушистая, из кустарников черемуха). Еще значительнее совпадение видов травяного яруса, так как число отсутствующих в Эстонии видов относительно невелико. Стоящему в стороне от проблем географии растений это представляется поразительным, так как область проанализированной флоры Саянских гор расположена на пять с половиной — шесть градусов широты южнее и на 71 градус долготы восточнее Эстонской ССР. Но здесь мы имеем дело с субальпийским поясом гор, где сохранился древний флористический состав с растительностью бореальной области. То же самое мы наблюдаем и в Тянь-Шане. Поленика арктическая, ареал которой прерывается там, где кончаются горы Северной Монголии, находит в Саянах, в области их южной границы, еще вполне нормальные условия произрастания. В работе указывается, что в Саянских горах встречается типичный *R. arcticus*, причем и время его цветения и плодоношения совпадает с таковым на низменностях, поскольку растение собирали здесь в середине июля с цветами и зрелыми плодами.

Из «Флоры Маньчжурии» Комарова (II, 1904) видно, что в северной части Маньчжурии *R. arcticus* произрастает на болотах и заболоченных местах, а также в лесах, где его можно часто встретить у корней деревьев, иногда целыми скоплениями.

Во «Флоре Камчатки» Комарова (II, 1929, стр. 129) указывается, что *R. arcticus* распространен по всему полуострову; то же самое мы видим из карты распространения, приводимой во флоре Камчатки Гультена (Hultén, III, 1930, стр. 188). где расположение местообитаний особенно сгущено в южной части полуострова и на составляющем продолжение последнего острове Парамушире Курильского архипелага. Комаров отмечает, что поленика арктическая часто произрастает на Камчатке крупными скоплениями, но плодоносит редко, что, по мнению этого автора, обусловлено сложными условиями опыления; в то же время указывается несколько таких местообитаний, где плодоношение вида было обильным. В качестве мест произрастания поленики Комаров называет также леса каменной березы (*Betula Ermani*), береговые валы на морском побережье, болотистые кочки и даже скалы; все это указывает на способность вида приспособляться к весьма различным условиям произрастания. Из работы Гультена (Hultén, I, 1927 и III, 1930, стр. 188) выясняются в общих чертах те растительные ценозы Камчатки, в которых встречается поленика арктическая.

На низменностях Камчатки поленика растет в луговых ценозах, в первую очередь, в сообществе *Thalictrum kemense* — *Sanguisorba tenuifolia* — *Carex*, а также в ценозе *Vaccinium uliginosum* — *Empetrum nigrum*; она встречается и в ценозах верховых болот, в ценозе видов *Carex* — *Myrica gale* var. *tomentosa*.

В горном поясе ольхи кустарной поленика арктическая встречается в сообществе *Alnus fruticosa* — *Calamagrostis Langsdorffii* — *Veratrum album*, а также в луговой растительности того же пояса, в сообществе *Chamaenerium angustifolium* — *Geranium erianthum* — *Majanthemum dilatatum*.

В альпийском поясе поленика арктическая растет в травяном ценозе *Artemisia arctica* — *Solidago virgaurea* — *Viola Langsdorffii* и в альпийском верещатниковом ценозе видов *Vaccinium* (голубика и брусника) — *Empetrum nigrum* — *Rhododendron chrysanthum*.

Гультен отмечает, что время цветения вида на Камчатке — месяцы июнь и июль.

В качестве последнего примера условий произрастания *R. arcticus* в Старом Свете остановимся на Курильских островах с их прохладным океаническим климатом. Анализ флоры Курильских островов — архипелага вулканического происхождения — дает Гультен (1933) Самый южный из островов архипелага, где еще встречается поленика арктическая — Этерофу (или Итуруп), второй к северу от японского острова Хоккайдо. Остров Этерофу расположен на 45° сев. широты, т. е. на целый градус южнее, чем южная оконечность Сахалина, где также произрастает *R. arcticus* и откуда мы имеем более точное описание крупноцветной его расы [*var.* (*ssp.*) *grandiflorus* Printz] 1917) Остров Этерофу является в то же время одной из самых южных точек ареала поленики арктической в Евразии.

На острове Этерофу встречаются леса, состоящие из *Larix dahurica* и *Picea jezoënsis*, а также заросли ольхи кустарной (*Alnus fruticosa*), обычной и на севернее расположенных островах. Здесь имеются заросли кедрового стланика (*Pinus pumila*); из деревьев растет бореальная береза каменная (*Betula Ermani*), но также и вышедший из субтропической колыбели курильский бамбук, *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shib.

Для ориентировки отметим еще, что по Гультену (там же) флористической границей между Японией и Камчаткой является линия, проходящая между маленькими островами Кетой и Ушишир, на 47°4' сев. широты. Таким образом, о. Этерофу во флористическом отношении стоит ближе к Северной Японии, чем к Камчатке.

В настоящем разделе мы сделали попытку дать краткий обзор различных экологических условий, в которых произрастает поленика арктическая на протяжении своего обширного ареала в Евразии, а также тех различных растительных ценозов, к которым она приспособилась. Но приведенные нами примеры составляют лишь незначительную часть тех больших экологических и флористических различий, с которыми этому виду приходится сталкиваться. Более подробное рассмотрение экологических и фитогеографических факторов расселения вида в настоящей работе невозможно.

Вопросы распространения и ареала поленики арктической

R. arcticus является прогрессивным видом с большим потенциалом распространения. Признаки его таксономической дивергенции наблюдаются в периферийных частях его ареала в Евразии и в более высоких вертикальных поясах растительности. Формированию новых таксонов поленики арктической в Евразии благоприятствуют, по-видимому, факторы, господствующие в прохладном океаническом климате Дальнего Востока; то же самое мы увидим в дальнейшем яснее и нагляднее при рассмотрении произрастающей в Северной Америке поленики бесстебельной (*Rubus acaulis*).

Выше мы видели, что в пограничных частях ареала расселение вида зависит от деятельности птиц. Но дело обстоит таким образом и на всем протяжении ареала, и распространение вида с помощью птиц должно бы быть значительно эффективнее в центральных и южных секторах ареала, чем в его северных частях. Осенние перелеты европейских перелетных птиц направлены в основном с севера на юг (или с северо-востока на юго-запад), и в это время года еще имеется известная возможность распространения посредством плодов, тогда как при весенних перелетах в противоположном направлении эта возможность совершенно исключена. Автор находит, что роль перелетных птиц в распространении растения незначительна и на южной перифе-

рии ареала, так как созревание плодов поленики арктической падает на июль и август, когда дальнейшие перелеты птиц еще не начались. Представляется более вероятным, что орнитохорное распространение поленики арктической в Европе обусловлено преимущественно деятельностью местных птиц.

В настоящей работе мы не имеем возможности более подробно остановиться на вопросе о форпостах и «арьергардах» рассматриваемого вида. Приведем лишь некоторые конкретные данные.

Местопроизрастания *R. arcticus* в Эстонии расположены в пределах 59° северной широты. Однако Каансоо не является самым южным из обнаруженных до сих пор в Прибалтийских республиках местообитаний, и чем дальше на восток, тем линия крайних местообитаний поленики проходит все южнее. К югу от Советской Эстонии, в Литве, *R. arcticus* был в свое время обнаружен в трех местах, о чем имеются достоверные данные. Эти местообитания — Солы (Soly), в окрестностях Улкмерге (Wilkomir), примерно на 55°15' северной широты, Мокнюны, к юго-западу от Троков (Troki) примерно на 54°15', и Волчин (Wolczyn) в окрестностях Швенчёниса (Swienciany) примерно на 55°13' северной широты. В отношении четвертого старого местообитания поленики арктической в Велешнице, близ Пинска (Белорусская ССР, примерно на 52°10' северной широты) Гриневецкий (Hryniewiecki, 1932) занимает отрицательную позицию, так как достоверных сведений о нем не имеется, и даже неизвестно, кем этот вид был в свое время в этой местности найден.

То, что поленика арктическая и в настоящее время встречается в вышеуказанных местах, представляется, однако, сомнительным, так как данные об этих ее местообитаниях восходят ко времени более ста лет тому назад и заимствованы из работы Э. Эйхвальда и Горского о флоре Литвы, вышедшей в 1830 году. Нет никаких сведений о том, чтобы этот вид был обнаружен в этих местах в позднейшее время; в новых работах (Hryniewiecki, 1933; Szafer, Kulczynski, Pawlowski, 1924 и др.) повторяются старые данные. Вышеупомянутые местообитания расположены на несколько градусов широты южнее эстонских (особенно далеко проблематичная Велешница); экологические условия для произрастания поленики арктической в этих местах еще менее благоприятны, чем в Эстонской ССР; поэтому весьма возможно, что эти отмеченные в свое время местообитания походили на кратковременные, неожиданно возникающие и снова исчезающие местообитания поленики в Эстонии. Эта точка зрения оправдывается тем фактом, что и в своем наиболее крупном местообитании в Эстонской ССР — в Каансоо — поленика арктическая, несмотря на некоторые присущие ей черты апофитного растения, идет под воздействием культуры на убыль.

Прослеживая далее местообитания поленики арктической, расположенные на периферии ареала или обособленно к югу от него, мы можем отметить таковые в Мытищах под Москвой (примерно

56° сев. широты), в Ивановской области (56°10'—56°35' северной широты) и на Урале (54° сев. широты); отсюда граница ареала идет все южнее, проходя через Саянские горы в Северной Монголии (53° сев. широты), остров Этерофу (45° сев. широты) и плоскогорье Пейшан в северо-восточной Корее (примерно 42° сев. широты).¹

15. *Rubus stellatus* Smith Pl. inedit. III (1791), tab. 64; W. J. Hooker Fl. boreali-americana I (1840) 183; Ledeb. Fl. Ross. II (1844—1846) 71; Focke Spec. Rubor. I (1910) 25; Hultén Fl. Aleut. Isl. (1937) 222; Sharples Alaska Wild. Fl. (1938) 119; Bailey Spec. Bator. V, I (1941) 25, fig. 6; Hultén Fl. Alaska and Yukon VI (1946) 1005; Юзепчук во Фл. СССР X (1941) 13; Васильев Фл. и палеогеография Командорских островов (1957) 134. — *R. stenopetalus* Fisch. in Chloris Voyage pittor. (1822) 10. — Поленика звездчатая.

Жизненная форма поленики арктической. Гемикриптофит системы Раункиэра. Стебель простой, сравнительно густо опушенный, с одним верхушечным пурпуровым цветком. Листья черешчатые, широкие, с сердцевидным основанием, трехлопастные, иногда почти трехраздельные с короткими, широкими, тупыми, при основании цельнокрайними лопастями, крупно и неравномерно городчато-пильчатые, с обеих сторон, особенно снизу, опушенные. Прилистники сравнительно большие, заостренные или острые. Цветок на короткой цветоножке, размером крупнее цветков *R. arcticus* и *R. acaulis*, обыкновенно 7—8-членный. Лепестки крупные, продолговатые, суженные в ноготок; чашелистики узкие, линейно-ланцетные, на одну треть короче лепестков. Плод красный, душистый, приятного вкуса. В остальном похожа на *R. arcticus* (см. рис. 24).

Распространение. Будучи приспособлена к областям с более прохладным океаническим климатом, встречается в тундровой зоне на склонах холмов. Северная Америка: полуостров Аляска и бассейн р. Юкона, в основном — начиная от северного полярного круга вплоть до побережья; на материке самым южным пунктом распространения является Порт Симпсон в Британской Колумбии (54°33' сев. шир.); острова Берингова моря; Командорские острова (о. Беринга и о. Медный),

¹ Данные В. Л. Комарова (1904, стр. 481, 482). Это самое южное из известных до сих пор местобитаний поленики арктической. Горная вершина Чанг-Пейшан находится примерно на 42°30' сев. широты, тогда как Пейшанское плоскогорье у Комарова — более широкое понятие и простирается до водораздела реки Ялу; этот водораздел и горный перевал, где был найден *R. arcticus*, носят у Комарова название Абуцца-Когар; на карте Дальнего Востока, изданной в свое время (1904) генеральным штабом, название перевала Хоханион и высота его 4500 футов (1370 м), а у Комарова — 4900 футов (1490 м).

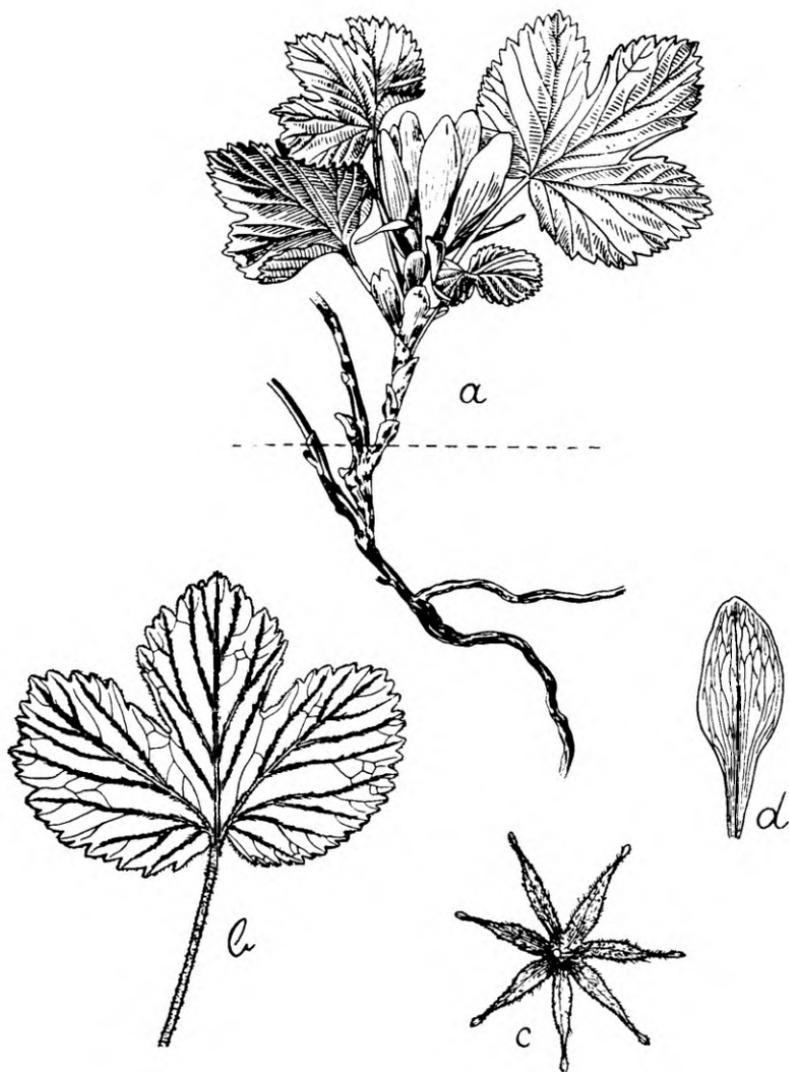


Рис. 24. Поленика звездчатая, *Rubus stellatus* Sm. (подрод *Cylactis*, филогенетический ряд *Arctici*, жизненная форма поленики арктической): *a* — цветущее растение с корневыми частями; *b* — нижняя сторона трехлопастного листа; *c* — чашечка снизу; *d* — лепесток (в увеличении).

острова Уналашка и Кодиак, остров Прибылова; Северо-восточная Азия: мыс Дежнева на Чукотке, близ деревни Ключевская на Камчатском полуострове; побережье Тихого океана: о. Ситка. — По Васильеву (1957) этот вид растет на Командорских островах в болотистой тундре, а также на заросших травой склонах, следовательно, на более сухой почве.

Васильев относит его к числу тех видов, которые имеют так называемый амфиоцифический ареал Берингии (см. ареал, рис. 25).

Описание вида дано в Северной Америке; его тип находится в Лондоне.

Данные о числе хромосом отсутствуют.

Поленика звездчатая — сравнительно обыкновенный вид на всем южном побережье Аляски. Она имеет хозяйственное значение, которое однако ввиду ограниченности ареала носит местный характер. Гультен (Hultén, 1946) указывает, что ее плоды имеют отличные вкусовые качества («have an excellent taste») и что население Аляски охотно собирает их.

Г и б р и д: *R. arcticus* × *R. stellatus* Rydb. N. Am. Fl. V (1913). 457 — *Rubus alaskensis* Bailey Spec. Bator V (1941) 30, рис. 8. — Отдельные местонахождения этого гибрида имеются на протяжении всего ареала *R. stellatus*. Его описал Бэйли (Bailey, 1941) под названием *R. alaskensis* по материалам, собранным И. П. Андерсоном (J. P. Anderson, 1947 в кустарниках; Матакуска, на сырой почве; в болотистой местности Мендехол — все это в южной Аляске).

Диагноз Бэйли вместе с рисунком дает следующее представление об этом растении: прямостоячее, сравнительно крупное растение, высотой около 35 см, опушенное и железисто-волосистое, но без шипов; листья тройчатые, сравнительно толстые; листочки широко-овальные или ромбовидно-овальные, длиной в 5—7 см и почти такой же ширины, коротко заостренные, с пильчатым краем, с верхней стороны голые, с нижней — опушенные, на коротких черешках. На верхушке стебля 2—3 сравнительно крупных цветка. Диаметр венчика — 2,5 см, диаметр чашечки — 2 см (иногда и больше), чашелистики железисто-волосистые, очень узкие, с отогнутой верхушкой.

Данных о плодоношении и плодах этого гибрида не имеется. Ряд признаков говорит за то, что описанный Бэйли в качестве вида *R. alaskensis* представляет собой гибрид *R. arcticus* × *R. stellatus*. Этой точки зрения придерживается исследователь флоры Аляски и Юкона Гультен (Hultén, 1946), учитывая промежуточные признаки. Гультен подчеркивает, что по сравнению с *R. arcticus* этот таксон имеет часть признаков, свойственных *R. stellatus*: у него более длинные и узкие, чем у *R. arcticus*, лепестки, более толстые, жесткие и опушенные листья, почти трехлопастные или тройчатые, с листочками почти без черешочка — признаки, которые никогда не наблюдаются там, где встречается только *R. arcticus*. Этот таксон, в свою очередь, отличается от поленики звездчатой признаками поленики арктической: у него скорее тройчатые, чем трехлопастные листья, до 3 цветков и более высокий рост. Железистые волоски стебля у *R. alaskensis*, которые Бэйли считает специфическим признаком вида, являются, по Гультену, весьма обычными у скандинавских представителей поленики арктической; в отношении *R. alaskensis* они указывают

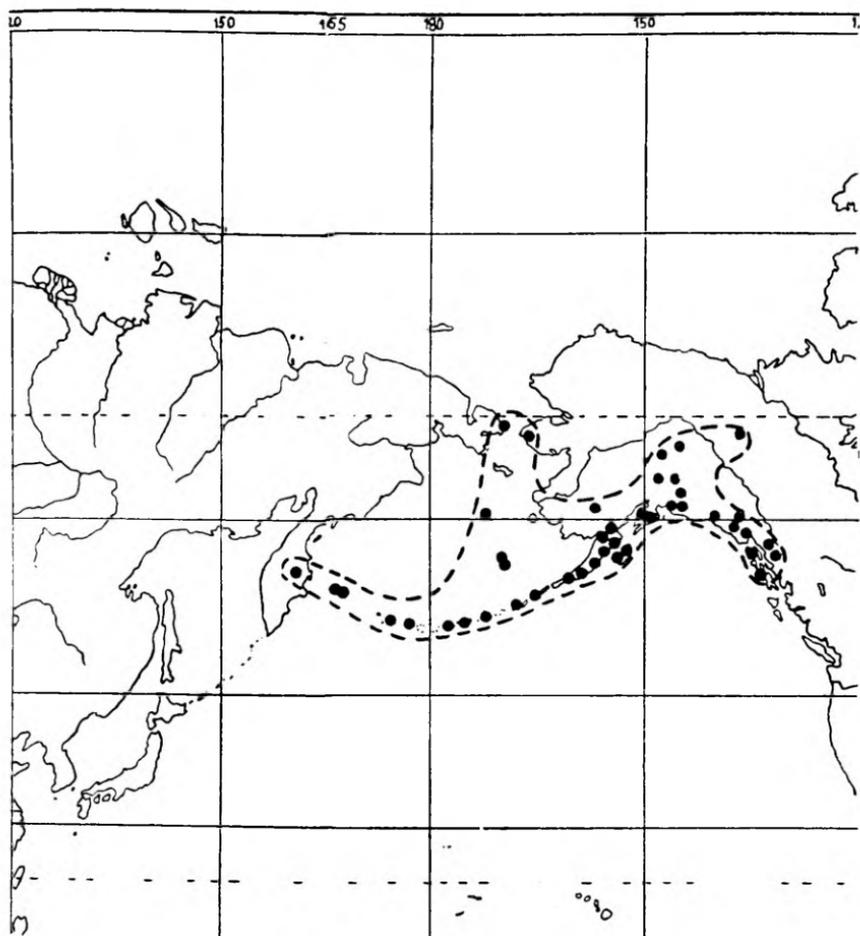


Рис. 25. Распространение вида из филогенетического ряда *Arctici* (подрод *Cylactis*): ареал поленики звездчатой, *Rubus stellatus* Sm.

на происхождение растения от поленики арктической, так как у поленики звездчатой железистые волоски совсем отсутствуют. Пышный рост *R. alaskensis* представляет собой, по мнению автора настоящей работы, явление, свойственное гибридам.

Мнение Гультена о гибридности *R. alaskensis* достаточно обосновано. Данных о числе хромосом у этого таксона не имеется; как гибрид, он, по-видимому, является полиплоидом (см. раздел VIII).

Данные об условиях произрастания и ценологических отношениях *R. stellatus* имеются в экспедиционных материалах А. Краузе, опубликованных Курцем (Kurtz, 1895). Данные касаются области Чилкут, находящейся в районе фьорда Линна юго-восточ-

ной Аляски на 59° — 60° сев. широты. Чилкутские горы, высота которых достигает 2500 м над уровнем моря, образуют водораздел между бассейном р. Юкона и реками, впадающими в фьорд Линн; высота горного хребта достаточна для сгущения водяных паров Тихого океана в такой мере, что эта местность представляет собой одну из наиболее богатых в мире осадками областей с умеренно-прохладным океаническим климатом. У Курца (там же) не имеется прямых метеорологических данных о ближайшей к Чилкуту области, но зато имеются данные о расположенном примерно в 300 км к юго-западу острове Ситка, входящем в архипелаг Александра, где также встречается *R. stellatus*. В отношении климата и количества осадков между этими областями нет, по-видимому, больших различий.

Из данных, относящихся к острову Ситка, видно, что здесь насчитывается в году 200 дней, когда выпадает дождь или снег, и годовое количество осадков составляет 2050 мм.

Данные о температуре на о. Ситка следующие: средняя температура в весенние месяцы — $6,3^{\circ}$ Ц, в летние — $12,6^{\circ}$ в осенние — $7,2^{\circ}$ и в зимние месяцы — $0,4^{\circ}$ Ц. Самый холодный месяц года — январь со средней температурой $0,4^{\circ}$ и самый теплый месяц — август со средней температурой $13,3^{\circ}$ Ц.

В области Чилкут зимой бывает снежный покров, толщина которого нередко составляет 3—4 м. Ввиду прохладной летней температуры часть снега остается здесь еще в июне, а в начале сентября снова начинаются снегопады. В зависимости от этого территория Чилкут покрыта весьма обширными ледниками, которые в этой части тихоокеанского побережья спускаются вниз, местами почти достигая поверхности океана. По другую сторону Чилкутского водораздела, в бассейне р. Юкона, ледники отсутствуют.

Из-за толстого снежного покрова весенний период вегетации начинается здесь относительно поздно. Так, отмечается начало цветения: *Alnus incana* (L.) Moench var. *virescens* — 6 мая, *Caltha palustris* L. — 22 мая и т. д. Вследствие наличия снежного покрова и ледников граница произрастания деревьев также находится весьма низко — примерно на высоте 750 м, а непосредственно на побережье океана эта граница проходит еще ниже.

Таким образом, поленика звездчатая — типичное растение прохладного океанического климата, ареал которого частично захватывает также внутренние области Аляски и Юкона (см. ниже). Можно предположить, что условия ее произрастания на всем тихоокеанском побережье Аляски в основном такие же, как и в области Чилкут.

По Курцу (там же) область Чилкут разделяется в отношении флоры на четыре зоны. В двух из них, а именно в первой, достигающей 30—40 м высоты над уровнем океана, в поясе долин, и в четвертой, тундровом поясе (1000—1500 м) представлен *Rubus stellatus*.

В поясе долин поленика звездчатая растет в формации лиственного леса. В этих, насыщенных осадками лесах из деревьев и кустарников растут *Acer glabrum* Torr., *A. rubrum* L., *Pyrus rivularis* Dougl., *Betula papyrifera* Marsh., *Alnus mollis* Fern., *A. incana* (L.) Moench var. *virescens*, *Salix flavescens* Nutt., *S. Barclayi* Anderss., *S. Barrattiana* Hook., *S. sitchensis* Sanson, *Populus balsamifera* L. (очень часто), *Picea sitchensis* Carr., *Thuja gigantea* Nutt., *Sorbus sambucifolia* Roemer, *Rubus nutkanus* Моç., *R. spectabilis* Pursh (часто), *R. strigosus* Michx., *Rosa nutkana* Presl, *Ribes lacustre* Poir., *Fatsia horrida* (Sm.) Benth. et Hook., *Cornus stolonifera* Michx., *Sambucus racemosa* L. var. *pubens*, *Viburnum ellipticum* Hook., *V. pauciflorum* Rafin., *Vaccinium myrtilloides* Hook., *V. ovalifolium* Rafin. (часто) и *Comandra livida* Rich.

Из травянистых растений в поясе долин растут: *Dryopteris phegopteris* (L.) Christens., *Lycopodium clavatum* L. *Equisetum arvense* L. (очень часто на более влажных местах), *Carex Mertensii* Presc., *Streptopus amplexifolius* (L.) DC., *Majanthemum bifolium* Schm. var. *kamtschaticum*, *Listera cordata* R. Br., *Spiranthes decipiens* Hook. (часто), *Platanthera hyperborea* Lindl., *Actaea spicata* L. var. *arguta*, *Viola biflora* L. var. *sitchensis*, *Aruncus silvester* Kostel., *Geum macrophyllum* Willd., *Circaea alpina* L., *Sium erectum* Huds. (в зарослях кустарников на влажных местах), *Osmorrhiza nuda* Torr., *Hercleum lanatum* Michx. var. *vestitum*, *Cornus canadensis* L., *Pyrola chlorantha* Sw., *P. minor* L., *P. secunda* L., *P. uniflora* L. (часто), *Monotropa hypopitys* L. var. *hirsuta*.

В поясе тундр, на высоте 1000—1500 м, растут только кустарники и травянистые растения, между ними и *R. stellatus*. Видовой состав кустарников небольшой: *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Kalmia polifolia* Wang. (очень часто), *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Betula glandulosa* Michx. var. *rotundifolia*, *Salix arctica* Pall. (разновидности этого вида, var. *Pallasii* и var. *Brownei*).

В сравнении с тундрами Старого Света состав флоры травянистых растений и полукустарников чилкутской океанической тундры богаче видами. Из списка 97 растений назовем следующие: *Lycopodium selago* L., *Tofieldia borealis* Wahlbg., *Allium schoenoprasum* L., *Claytonia sarmentosa* C. A. Mey., *Caltha leptosepala* DC., *Silene acaulis* L., *Astragalus alpinus* L., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers., *Hedysarum boreale* Nutt., *Rubus chamaemorus* L., *R. pedatus* Sm., *Erigeron compositus* Pursh., *E. uniflorus* L., *E. lanatus* Hook., *Vaccinium uliginosum* L., *Andromeda polifolia* L., *Primula cuneifolia* Ledeb., *Pedicularis capitata* Adams.

R. stellatus произрастает в Чилкуте в самом низком и самом высоком вегетационных поясах. Он отсутствует, по-видимому, в достигающем высоты 40—800 м поясе хвойных лесов, образуемом *Picea canadensis* (Mill.) BSP. var. *arctica*, *P. sitchensis* Carr., *Tsuga Mertensiana* Carr и *Abies subalpina* Engelm. Точно также *R. stellatus*, по-видимому, не встречается в расположенном на вы-

соте 800—1000 (1050) м, сравнительно узком поясе кустарниково-вой тундры, к растительности которой относятся *Spiraea betulifolia* Pall. (часто), *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Amelanchier alnifolia* (Torr. et Gray) Roem., *Ribes bracteosum* Dougl., *Alnus mollis* Fern., *Salix fulcrata* Anderss., *S. reticulata* L., *Empetrum nigrum* L., *Juniperus communis* L. var. *nana*, *Tsuga Pattoniana* Engelm., *Abies subalpina* Engelm. и др.

В отношении *R. stellatus* автор имел возможность использовать гербарные материалы Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР (в Ленинграде) Для сравнения с вышеприведенным диагнозом вида остановимся на некоторых экземплярах этих интересных материалов.

Одна из этикеток гербарного материала имеет следующую надпись: *Rubus stellatus* Smith. Near Karluk, Kodiak Island, C. Rutter, June 12, 1897.

Индивиды этого гербарного экземпляра, происходящего с острова Кодиак, карликовые, высотой в 4—5 см от корневой шейки; листья слегка трехлопастные. Цветки 2,8 см в диаметре, лепестки длинной в 1,4 см и посередине шириной в 3 мм; чашелистики опушенные, с заостренной верхушкой, основание чашечки также опушенное. Имеются ползучие корневые части (видны у одного индивида). У одного индивида часть листьев слегка лопастные, у другого листья, напротив, почти до основания рассеченные, почти тройчатые. У одного растения несколько цветоносных стеблей. Листья вообще имеют сердцевидное основание, по общему облику почковидные, в диаметре около 2,5 см, с тупой верхушкой. Растения весьма своеобразны, так как цветки этих маленьких экземпляров сравнительно крупные, пропорционально более крупные, чем у всех других видов рода *Rubus*.

У другого гербарного экземпляра [собран Эшольцем на острове Уналашка (Алеутский архипелаг), этикетка без даты] листья вообще глубоко лопастные, причем некоторые из них также почти тройчатые. Цветки сходны с таковыми предыдущего экземпляра; некоторые из индивидов этого экземпляра крупнее, с листьями до 3 см в диаметре; верхушки лопастей листа не заостренные.

Часть более старого материала по *R. stellatus* в Ленинграде содержит довольно крупные растения. Так, индивиды, собранные неизвестным лицом на острове Ситка, достигают высоты в 12 см и имеют одиночные, совершенно тройчатые листья. Однако цветки этих сравнительно крупных растений имеют обыкновенный размер; особенно обращает на себя внимание кожистость листьев, которые очень напоминают листья *R. chamaemorus*. Листочки одного из растений имеют черешочки длиной до 2 см, что говорит о большом варьировании листьев растения.

Исходя из наблюдений на Алеутских островах, где *R. stellatus* встречается часто, Гультен (Hultén, 1937) находит, что у этой поленики сильно варьирующая форма листьев, вследствие чего так-

сономическое различие между этим видом, *R. arcticus* и *R. acaulis* до некоторой степени неясно. Согласно Гультену, листья одного и того же растения варьируют иногда от почти круглых до глубоко лопастных, в редких случаях даже до тройчатых. То же явление наблюдалось впоследствии у индивидов, выращенных в Лундском ботаническом саду из семян, собранных на Алеутских островах. Гультен стоит на той точке зрения, что таксономическое различие поленики звездчатой затрудняется существованием гибридов, занимающих промежуточные места между тремя близкородственными видами (*R. stellatus*, *R. arcticus*, *R. acaulis*)

Тот же автор полагает, что вопрос о виде *R. stellatus* требует монографического исследования. Несмотря на большие различия между таксонами этого вида, становление новых таксонов ввиду постоянного перехода признаков являлось до сих пор невозможным. Однако монография Бэйли (Bailey, 1941) о северо-американских представителях рода *Rubus* и Гультена (Hultén, 1946) о флоре Аляски и Юкона внесли некоторую ясность в этот вопрос, как мы это видели выше при рассмотрении *R. alaskensis*, который, по-видимому, является спонтанным гибридом.

Фокке (1881) предполагал, что *R. arcticus* как вид может быть косвенно производным от *R. spectabilis*, произрастающего на северо-западе Северной Америки, один из таксонов которого (ssp. *vernus* Focke) встречается в Японии; возникает вопрос о родственных отношениях близкой к *Rubus arcticus* поленики звездчатой с указанным *R. spectabilis*. Отметим, что листья этого последнего вида, которые в большинстве являются тройчатыми, обладают кожистой консистенцией и их верхушечный листочек снабжен черешочком. Японская раса этого вида (ssp. *vernus*), наоборот, имеет лишь лопастные, также кожистые листья. Плоды *R. spectabilis* съедобны, тогда как плоды японской расы (по Фокке), наоборот, сухие.

R. stellatus имеет листья, соответствующие по консистенции листьям *R. spectabilis* и его подвида — признак, который свойствен, например, и морошке приземистой. Но этот признак не является показателем систематической близости, это признак жизненной формы, обусловленной биологически совпадающими конвергентными факторами.

Поскольку, с другой стороны, *R. stellatus* имеет общие биологические черты с октоплоидным *R. chamaemorus*, который несомненно плейстоценового происхождения, т. е. сравнительно молодой вид, то возникает вопрос, что представляет собой *R. stellatus* в ходе филогенеза.

На этот вопрос у нас нет удовлетворительного ответа; отсутствуют данные и о числе хромосом у *R. stellatus*. Логично предположить, что это филогенетически молодой вид с повышенным числом хромосом. Его родство с *R. spectabilis* и подвидам последнего, ввиду отсутствия промежуточных звеньев, выпавших в ходе эволюционного развития, можно лишь предполагать. Наиболее

вероятным представляется отщепление *R. stellatus* от *R. arcticus* в условиях плейстоцена.

С поленикой звездчатой связан вопрос о ее своеобразном ареале. Аляска, острова Берингова моря и пролива, Чукотка и Камчатка ставят проблему формирования ареала поленики звездчатой, которая может быть решена лишь дедуктивно.

Отметим, что поленика звездчатая — растение, приспособившееся к прохладно-океаническому климату и простирающейся в его пределах океанической тундре. Из карты ареала этого вида (Гультен, 1946, и рис. 25 настоящей работы) видно его интенсивное распространение в области южного побережья Аляски, и на Алеутских островах он встречается часто. В Азии обнаружено весьма мало его местообитаний (мыс Дежнева, Камчатка); пока не найдены новые местообитания в промежуточных областях, известные нам местообитания поленики звездчатой являются весьма разрозненными, особенно местопроизрастание на Камчатке.

Из внутренних частей Аляски и Юкона, расположенных вне сферы прямого воздействия океанического климата, имеются все же данные о распространении поленики звездчатой. Одно из ее местообитаний находится в области озера Майо, на верхнем течении реки Стюарт; в достоверности этих данных не сомневается исследователь флоры Аляски Гультен (Hultén, 1946), который обращает внимание еще на ряд менее достоверных сведений о местообитаниях поленики звездчатой во внутренних частях Аляски (Биг-Блэк-Ривер и Татондук-Ривер), которые могут соответствовать действительности, если мы не имеем здесь дела с местообитаниями близкого вида *R. acaulis* в бассейнах указанных рек Аляски.

Во всех других частях ареала поленики звездчатой господствует океанический климат. Назовем, например, остров Прибылова в Беринговом море и острова Диомиды в Беринговом проливе.

Внутренняя часть Берингова моря за чертой, проходящей от острова Уналашка (на Алеутах) к Анадырскому заливу, является относительно мелководной. Батометрические карты показывают, что море достигает здесь глубины более 50 метров лишь в отдельных местах, например, в Беринговом проливе близ островов Диомиды и к юго-западу от острова Св. Лаврентия. Вся эта часть Берингова моря и Берингов пролив представляют собой шельф между Азией и материком Северной Америки. Этот междуматериковый, покрытый сравнительно мелким морем шельф — бывшая суша, древняя Берингия, которая еще в первой половине плейстоцена связывала оба материка, в чем убеждены как биогеографы, так и палеогеографы [срн. Леконт (Leconte), 1877].

На основе данных о глубине Берингова моря Симмонс (Simmons, 1913) указывает, что повышение центральной части морского дна примерно на 180 м превратило бы всю эту область в огромную низменность, прорезанную глубокой долиной на месте

теперешнего Берингова пролива. Такое повышение дна на 180 м превратило бы также Алеутские острова в направленное к западу продолжение полуострова Аляски.

Отсюда логически вытекает, что все местопроизрастания *R. stellatus* на островах Берингова моря являются реликтовыми и восходят к тому времени, когда еще существовала материковая связь между Азией и Северной Америкой.

Такой же характер носит, по-видимому, и местопроизрастание *R. stellatus* на мысе Дежнева, которое, возможно, представляет собой реликтовое обиталище вида, ареальная принадлежность которого указывает на Аляску и острова Берингова моря.

Интересен вопрос о произрастании *R. stellatus* на Камчатском полуострове. Местообитание этого вида было установлено Гультемом (Hultén, 1930) по гербарному материалу, собранному близ деревни Ключевской на Камчатке, и является до сих пор единственным местонахождением поленики звездчатой на этом полуострове. Хотя указанное местообитание сравнительно изолировано, достаточно взглянуть на карту Берингова моря и Алеутских островов, чтобы понять ареальную связанность вида на пространстве от Аляски через Алеутские и Командорские острова до Камчатки. Правда, между Алеутскими и Командорскими островами, а также между последними и Камчаткой море достигает большой глубины, вследствие чего непосредственной связи между ними в плейстоцене предполагать нельзя. Однако расстояния между островами и Камчаткой могут преодолеваться с помощью нормальных средств расселения растений (орнитохорное распространение), так как расстояние от Камчатки до Командорских островов составляет в настоящее время около 500 км, а от последних до западной оконечности Алеутских островов около 750 км. Эти расстояния уменьшаются в применении к реконструируемому древнему материку, поскольку в те времена между Алеутскими островами и Камчаткой были расположены другие острова, при посредстве которых связь с Камчаткой могла быть более тесной (см. раздел XIII).

С точки зрения становления *R. stellatus* как вида, а также формирования его ареала важное значение имеют палеогеографические факторы Аляски, особенно климатические условия этой области в плейстоцене. Заслуживает внимания предположение Гультена (Hultén, 1937^a), что в ледниковое время, когда большие части Аляски были свободны ото льда, там, возможно, господствовал немногим отличавшийся от современного климат. Таким образом, уже в плейстоцене там могла существовать растительность в условиях океанического климата как главного фактора в формировании *R. stellatus* и его ареала.

16. *Rubus acaulis* Michx. et Richard Fl. boreali-americana I (1803) 218; Seringe in DC. Prodr. II (1825) 565; W. J. Hooker Fl. boreali-americana I (1840) 182; Rydb.

N. Amer. Fl. 22 (1913) 137; Marie-Victorin Fl. Laurent. (1935) 329; Bailey in Gentes Herb. V (1941) 27; Hultén Fl. Alask. and Yukon VI (1946) 993. — *R. arcticus* β . Torr. et Gray Fl. N. Amer. I (1838—1840) 451. — *R. pistillatus* Sm. Exot. bot. II (1805) 53, tab. col. 86. — *R. propinquus* Richardson in Frankl. 1-st Journ., ed. 2. App. 19. — *R. arcticus* ssp. *acaulis* apud Focke Spec. Rubor. I (1910) 24. — *R. arcticus* var. *grandiflorus* Ledeb. Fl. Ross. II (1844—1846) 70, non Printz Vasc. pl. Saghal. (1911) 13. Поленика бесстебельная.

Гемикриптофит системы Раункиэра. Жизненная форма поленики арктической. Близкое к *R. arcticus* низкорослое, не выше 10 см растение с тройчатыми листьями. Стебель прямой, не искривленный зигзагообразно, как у *R. arcticus*. Верхушки листочков более тупые, чем у *R. arcticus*. Цветки крупнее, до 2,5 см в диаметре, одиночные красные. Лепестки сравнительно узкие, 12—14 см длины. Гипантий снаружи голый или почти голый и без железистых волосков. Чашелистики узкие, заостренные. В плодах и в остальных признаках похожа на *R. arcticus*.

Вид описан в Канаде. О числе хромосом данных не имеется.

Распространение. Ввиду смешения данных с данными о распространении северо-американского *R. arcticus* вопрос недостаточно ясен. Вид распространен на полуострове Аляска и территории Юкона, в окрестностях Большого Невольничьего озера и от Гудзонова залива до западной части Британской Колумбии, а также на Лабрадоре, Нью-Фаунленде и полуострове Гаспе. По вопросу о распространении более подробно ниже (Набросок ареала на рис. 21)

Гибрид: *R. acaulis* \times *R. arcticus* (Hultén in Fl. Alaska and Yukon VI (1946) 994)

Признаки этого гибрида мы находим в работе Гультена (1946), который описал его на основе гербарных материалов, собранных 1) в горах Аляски (перевал Ричардсона), 2) в области Берингова пролива (Номе) и 3) в центральной части Юкона (Форт Гиббон). От *R. acaulis* он отличается опушенной чашечкой и более короткими и широкими лепестками; при этом на чашечке обычно наблюдаются и железистые волоски (признаки *R. arcticus*). От *R. arcticus* он отличается более низким ростом, более крупными, одиночными цветками и закругленной верхушкой листочков. Исходя из этих признаков, Гультен находит, что его нельзя считать ни тем, ни другим из этих видов. Он является гибридом двух систематически близких видов и, по-видимому, фертильным. За гибридность говорит и то обстоятельство, что растение было найдено в областях, где встречаются *R. acaulis* и *R. arcticus*, а также склонность последнего вида к образованию гибридов как с близкими, так и с таксономически отдаленными, входящими в другие подроды видами.

Rubus acaulis является критическим таксоном филогенетического ряда *Arctici*; в течение более чем полутора столетий, с тех пор как он был описан Мишо и Ришаром (Michaux et Richard, 1803) в качестве вида, на его таксономию высказывались весьма различные взгляды. Одни авторы считают его видом, для других он подвид, для третьих — разновидность, для четвертых — едва заслуживающая упоминания форма. Эти расхождения во взглядах обусловлены различным, в значительной мере субъективным подходом отдельных авторов к понятию вида. Однако в вопросах таксономии необходима оценка, исходящая из эволюции видов.

Таксономические границы между видами *R. arcticus* и *R. acaulis* отличаются сравнительной неясностью при сопоставлении диагнозов обоих видов в отдельных флорах и монографиях. Прежде чем перейти к ближайшим сравнениям, приведем в оригинале первоначальный диагноз Мишо (I, 1803, стр. 198):

«*Rubus herbaceus, pusillus: foliis omnibus subradicalibus, trifoliatis; foliolis sessilibus, lateralibus subtrapezioides, impari rhombo; flore unico, brevipedicellato.*

Obs. *Affinis R. arctico; sed diversa.*

Hab. *In sphagnosis sinui Hudsoni adjacentibus».*

Оригинальный диагноз краток; наиболее важны в нем указание на низкий рост растения и одиночный цветок, менее важным опорным пунктом является описание листочков. Существенное значение имеет указание на то, что растение хотя и сходно с *R. arcticus*, но все же отличается от него.

В дополнение к диагнозу обоих видов и приведенной в начале настоящего раздела дихотомической таблице определения видов филогенетического ряда *Arctici*, остановимся на диагнозах классических флор Северной Америки Гукера (I, 1840), а также Торрея и А. Грея (I, 1838—1840) и комментирующей части диагнозов. Если Торрей и Грей стояли на той точке зрения, что, помимо *R. arcticus* встречаются еще два самостоятельных таксона, *R. acaulis* (syn. *R. pistillatus*) и *R. propinquus* Rich., то для Гукера *R. propinquus* является лишь синонимом *R. acaulis*.¹

¹ В комментирующей части к диагнозу *R. acaulis* Гукер (стр. 183) говорит: «This is assuredly the *R. acaulis* of Michaux, a name which, though not strictly appropriate, it is needless to change. Dr. Richardson observes to me that his *R. propinquus* is the same with *R. acaulis*, growing in woods and producing flagells which run among mosses, not upon the surface of the ground, and that the two-flowered peduncle appears to have been accidental. Chamisso justly observes how near this comes to *R. arcticus*, but I think the shorter, not zigzag, and slender stems, fewer leaves, larger flowers and much longer and sharper calycine segments, with the larger and differently shaped petals of the present, will suffice to keep it distinct. I am not able to say whether the clustering together of the styles be constant. Flowers red, fragrant. Young flowering plants are scarcely a finger's length in height, but after blossoming, the stem are (especially in the woods) a span (23 cm) or more high, and the leaves much increased in the size. The fruit resembles that of *R. arcticus*».

В качестве отличительных признаков Гукер указывает на форму стебля, который у *R. acaulis* прямой, а у *R. arcticus* (ввиду искривлений в узлах) зигзагообразный, затем на размер цветков, которые у *R. acaulis* крупнее, и на чашелистики, которые у него более узкие и заостренные. Рыльца цветков, по-видимому, сближены (Гукер не уверен, всегда ли это имеет место), тогда как у поленики арктической они растопырены. По Гукеру *R. acaulis* вообще отличается более низким ростом, имеет листочки меньшего размера и более слабый стебель.

Взгляды новейших авторов на *R. acaulis* и его распространение также расходятся. Для Мари-Викторена (Marie-Victorin, 1935) он является «американской фацией» *R. arcticus*. Во флоре Лаврентия восточной Канады встречается только *R. acaulis*. Согласно другому автору [Макауна (Macoun), 1883], *R. arcticus* встречается, наоборот, в западной части Нью-Фаундленда, в южном Лабрадоре и на полуострове Гаспе, т. е. в областях, которые входят в ареал *R. acaulis*.

Современный исследователь северо-американских ежевик, Л. Г. Бэйли (L. H. Bailey, 1941) принадлежит к числу авторов, которые даже отрицают распространение типичного *Rubus arcticus* в Северной Америке. Бэйли полагает, что таксон, известный под названием *R. arcticus*, состоит из двух так называемых фаз. Первая из них, «big-plant phasis», т. е. *R. arcticus* Евразии — растение высотой в 15—23 см, в некоторых случаях достигающее 35 см, стройное, опушенное; на стебле часто два цветка с длинными цветоножками, иногда один; нижние листочки обычно с закругленной верхушкой, конечный листочек иногда в 4 см длиной. Второй тип по Бэйли «narrow-leaved phasis», т. е. узколистная фаза, соответствует северо-американскому *R. acaulis*. В большинстве случаев это маленькое растение высотой в 7,5—10 см, длина листочков которого в два раза больше ширины; с нижней стороны листочки часто светлосерые.

В рамках настоящей работы нет возможности ближайшим образом проанализировать таксономические взгляды Бэйли. Его исследование монографическое; оно основано не только на обильном гербарном материале, но и на непосредственных наблюдениях в природных условиях Северной Америки. Однако в работе немало субъективных установок и обоснований, имеющих спорный характер. В решении вопроса о видах *R. arcticus* и *R. acaulis* Бэйли исходит в основном лишь из северо-американских материалов; между тем проблема *R. acaulis* не может быть разрешена без основательного изучения *R. arcticus*, который вне всякого сомнения является исходным видом.

Лучший знаток Флоры Аляски, островов Берингова моря и Камчатки, Гультен в вопросе о произрастании *R. arcticus* в Северной Америке стоит на другой, по убеждению автора настоящей работы более правильной точке зрения, чем Бэйли. Гультен (1946) находит, что вопрос о родственных связях *R. arcticus* на Аляске

является одной из критических проблем флоры этого полуострова. Взгляды Гультена сводятся в общем к следующему:

Филогенетический ряд *Arctici* представлен во флоре Аляски всеми тремя видами (*R. arcticus*, *R. acaulis*, *R. stellatus*); при этом *R. acaulis* и *R. stellatus*, с одной стороны, и *R. acaulis* и *R. arcticus*, с другой, образуют между собою варьирующие гибридные серии. Комплекс указанных трех видов американские флористы трактуют различным образом, результатом чего часто является неправильная таксономическая классификация гербарных материалов. В монографии о северо-американских видах рода *Rubus* Бэйли рассматривает *R. acaulis* как вид с большой таксономической амплитудой, включая в него все представленные в Северной Америке таксоны ряда *Arctici* (за исключением *R. stellatus* Аляски). Далее Бэйли отрицает произрастание евразийского *R. arcticus* в Северной Америке. В действительности *R. acaulis* таксономически более узкое понятие, и в состав этого вида следует включать лишь те таксоны, признаками которых, по сравнению с *R. arcticus* являются более низкий рост, стебли с одиночным цветком и гладкое или почти гладкое основание чашечки, более или менее округленные верхушки листочков, более длинные и узкие лепестки, остроконечные чашелистики и в среднем менее многочисленные тычинки. Поскольку *R. arcticus* и *R. acaulis* образуют гибриды, ясно, что «big-plant phasis» Бэйли фактически включает в себя вид *R. arcticus* и его гибриды с *R. acaulis*. А так как оба вида образуют гибриды и имеют в Америке в общих чертах тот же ареал, то вполне естественно, что их смешанные типы более обычны, чем основные, и что большая часть гербарного материала состоит из сильно варьирующих популяций. «Narrow-leaved phasis» Бэйли образует, наоборот, другую гибридную серию, группирующуюся вокруг *R. acaulis*. Нет никаких сомнений в том, что типичный *R. arcticus* произрастает на Аляске, так как особенно в южных частях полуострова с их океаническим климатом, где *R. acaulis* отсутствует или встречается редко, произрастают таксоны, совершенно идентичные со скандинавскими типами *R. arcticus*. Наконец, *R. acaulis* в понимании Гультена имеет характер континентального вида, и Гультен исследовал сотни индивидов этого вида, происходящих с территорий Аляски и Юкона.

Мы находим, что взгляды Гультена убедительно обоснованы. Подводя итоги проблемам филогенетического ряда *Arctici*, мы вернемся к ним ниже дополнительно (см. разделы XII и XIII)

Сопоставляя с уже рассмотренными диагнозами рисунок *R. acaulis*, приведенный в работе Мари-Викторена (Marie-Victorin, 1935, стр. 30) мы видим, что чашелистики этого растения, действительно, весьма узкие, причем особенно узко, по сравнению с чашелистиками *R. arcticus*, их основание; длина чашелистиков составляет все же несколько более чем половину длины лепестков, что является типичным для *R. arcticus*, тогда как лепестки

R. acaulis на указанном рисунке не так узки и по сравнению с шириной не так длинны, как это указывается в диагнозах. Приведем для сравнения еще один гербарный пример из флоры Лаврентия, т. е. из той области, которую рассматривает канадский автор.

Пример взят нами из северо-американского гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, где один происходящий с полуострова Гаспе гербарный лист снабжен следующей этикеткой: *Plantes de Gaspésie* № 51453, 13. août 1928. *Rubus acaulis* Michx. — *Montagne de la Table*, Botanists Dome; flanc humide decouvert. J. Rousseau et L. Fortier. — Экземпляр получен из Монреальского университета. Из работ Фернальда (Fernald, 1925) и Мари-Викторена (Marie-Victorin) видно, что *Montagne de la Table* или *Tabletop Mountains* и вершина *Botanists Dome* входят в горную систему Шикшок на полуострове Гаспе, высота которой достигает 900—1360 м; в сущности это горное плато, которое во время последнего, Висконсинского оледенения Северной Америки оставалось свободным ото льда, образуя один из известных северо-американских нунатаков, где сосредоточен ряд реликтовых видов, происходящих из предшествовавшего Висконсинскому оледенению интергляциала. Возникает вопрос, принадлежит ли *R. acaulis*, найденный на *Botanists Dome*, к числу этих реликтовых видов. Отметим, что Фернальд (Fernald, 1925) и Мари-Викторен (Marie-Victorin, 1929, 1935, 1938) не рассматривают указанный вид в качестве эндемического реликта нунатаков полуострова Гаспе и Лабрадора.

В упомянутом гербарном образце налицо индивиды различной величины, начиная с карликовых (2—3 см) до растений 7 см высоты (от корневой шейки до верхушки верхнего листа). Цветок одного из карликовых индивидов расположен буквально на поверхности субстрата, окруженный маленькими, почти бесчерешковыми листиками; самый верхний листок с черешком и достигает 2,5 см высоты. Гипантий голый; длина чашелистиков — $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ длины лепестков; они узкие, заостренные, только в верхней части с немного опушенным краем. Диаметр цветка около 2,5 см, длина лепестков 1 см, их ширина немногим более 0,3 см. Листочки с округленной верхушкой, верхний из них с черешком в 1 см длины.

Признаки описанного таксона полностью совпадают с данными классических диагнозов, и нет сомнения в том, что в этом случае мы имеем дело с «чистым типом»; это понятно, так как вызывающий гибридизацию *R. arcticus*, по-видимому, отсутствует не только на полуострове Гаспе, но и в других частях восточного побережья Канады, хотя на его произрастание здесь и указывается в одной из ранних работ Макауна (Macoun, 1883) При сравнении таксона, найденного на вершине *Botanists Dome*, с *R. arcticus* ясно видно, что даже более крупные индивиды этого

таксона совершенно определенно отличаются от типичной поленики арктической.

Приведем дополнительно еще один пример из гербария Ботанического института АН СССР в Ленинграде. На гербарном листе представлены индивиды *R. acaulis* с полуострова Лабрадор со следующей этикеткой: National Herbarium of Canada. Flora of Labrador. *R. arcticus* L. (*R. acaulis* Michx.) Revision by A. E. Porsild 1939. Hab. et. Loc. Cartwright 53°42' N. Lat., 56°58' W. Long. Collector M. O. Malte. July 21—22 1928. — Индивиды, собранные в Картрайте (юго-восточная часть Лабрадора), имеют следующие признаки: цветки одиночные, но уже отцвели и лепестков не видно; полукруглая нижняя часть чашечки (гипантия) гладкая, чашелистики сравнительно длинные, острые. Имеются молодые плоды. Длина одного из 4 гербарных индивидов от корневой шейки до верхушки прямостоячих листьев составляет 10 см, одиночный развивающийся сборный плод находится всего лишь на высоте 3,5 см над корневой шейкой. Верхушки листочков закруглены не вполне, но все же в большей степени, чем у поленики арктической. Ползучий корень хорошо виден. Средний листочек на коротком черешочке. — Очевидна принадлежность и этого таксона к *R. acaulis*, хотя его отличия от *R. arcticus* не так контрастны, как в предыдущем примере. Совершенно своеобразно, по сравнению с поленикой арктической, низкое расположение цветка. Таким образом, и этот таксон является чистым типом *R. acaulis*.

Этим примерам соответствует описание, приводимое в одной из старых работ по флоре Лабрадора [Мейер (Meuser) 1830, стр. 79—80], где оба вида поленики идентифицируются и сопоставляются с *R. arcticus* Скандинавии и Лапландии. В описании говорится (в переводе с латинского): «Стебель лабрадорских растений низкий, иногда едва существует (*vix ullus*); лепестки иногда (но не всегда) более длинные и в этом случае не выемчатые, но иногда с несколько зазубренной верхушкой. Чашелистики, наоборот, более узкие (подразумевается: чем у скандинавского *R. arcticus* — К. Э.). Однако и некоторые из моих лапландских и шведских растений, цветки которых немного меньше, имеют больше цельнокрайних, чем выемчатых лепестков; их чашелистики также не так узки. Что касается столбиков, то у стерильных растений (имеются в виду, очевидно, стерильные цветки) они более сближены, чем у фертильных. Но во всей Лапландии по Валенбергу плоды созревают, а относительно лабрадорских экземпляров Герцберг отмечает, что они не плодоносят. Наконец, нити тычинок шире (подразумевается: чем у *R. arcticus* — К. Э.), — признак, который Серенж (Seringe) приводит для уточнения диагноза *R. pistillatus* и который у европейских экземпляров *R. arcticus* никогда не встречается (*neutiquam desunt*)».

Из описания Мейера видно, что он придерживается широкого понимания вида по Линнею, хотя в его собственном сопоставлении с растениями Скандинавии и Лапландии выявляются четкие различия, те самые различия, которыми обуславливается разграничение видов *R. arcticus* и *R. acaulis*. Автор останавливается, наконец, на различии рылец и тычинок у обоих видов, что в диагнозе новейших флор фактически не рассматривается.

Сравнивая морфологические признаки *R. acaulis* с признаками поленики арктической в Евразии, мы находим в сущности те же различия, которые отмечены в старом диагнозе Мейера. При сопоставлении собранных в Эстонии материалов по *R. arcticus* мы видим, что чашелистики наших растений действительно острые, но их нижняя часть значительно шире, чем у чашелистиков *R. acaulis*. Чашечка нашей поленики арктической снаружи опушенная, отчасти железисто-волосистая. Особенно опушен край чашелистиков, и длина их составляет несколько более половины длины лепестков. Величина цветков у встречающихся в Эстонии растений сильно колеблется (1,5—2,5 см) и зависит главным образом от места произрастания.

Сравнение с эстонскими материалами по поленике арктической показывает, что различие между обоими таксонами достаточно ясно у типичных популяций. Если Гукер (Hooker, 1840) в своих диагнозах говорит о пильчатом крае листочков «obtuse serratis» (*R. arcticus*) и «acute serratis» (*R. acaulis*), то с точки зрения наших материалов это не может служить отличительным признаком; у экземпляров *R. arcticus* из эстонских материалов листочки могут быть как остро-пильчатые, так и тупо-пильчатые, хотя в общем не у одного и того же индивида.

Выше в числе разновидностей и форм *R. arcticus* мы рассматривали одну существенную внутривидовую единицу — var. (ssp.) *grandiflorus*. Остановимся снова на вопросе об этом таксоне, исходя на этот раз из вида *R. acaulis*. Некоторые авторы, как Макауна (Macoun, 1883) и Бэйли (Bailey, 1941) идентифицировали северо-американский *R. acaulis* с встречающимся в областях Восточной Азии с океаническим климатом var. *grandiflorus*. Что Ледебур в свое время (II, 1844—1846) под var. *grandiflorus* понимал подлинный *R. acaulis*, видно из его замечания о распространении: «America arctica ad sin. Kotzebue (Beechey ex Hook. et Arn.)». Краткий диагноз var. *grandiflorus* у Ледебура следующий: «laciniis calycinis angustioribus, petalis obovato-oblongo». Следовательно, и здесь в качестве существенного признака приведены узкие чашелистики. В позднейшее время другие авторы отмечают место произрастания var. *grandiflorus* также и в Азии; так, Чельман (Kjellman, 1883) указывает на Азиатское побережье Берингова пролива, а Принц (Printz, 1917) на Южный Сахалин (в материалах, собранных Мюнстерхельмом) Принц (там же) значительно расширил диагноз Ледебура, дополнив его

снимками сахалинского таксона, которые дают о нем хорошее представление.¹

Что *R. arcticus* var. *grandiflorus* Ледебура и Принца не идентичны, выясняется из диагнозов, а также из рисунков последнего автора. Не вдаваясь в детальное рассмотрение диагнозов, отметим один признак. У Ледебура var. *grandiflorus* имеет узкие чашелистики; в диагнозе Принца ширина чашелистиков не указывается, но на репродукции фотоснимка (таблица III) хорошо видны чашелистики с широким основанием, характерные для *R. arcticus*; однако эти чашелистики сравнительно длинные, почти такой же длины, как и лепестки.

Как уже выше, при описании разновидностей *R. arcticus* было отмечено, *R. arcticus* var. *grandiflorus* Printz является производной расой (подвидом) прохладного океанического климата в противоположность *R. acaulis*, который представляет собой таксон более континентальных областей Северной Америки; оба таксона сходны между собой особенно в отношении величины цветков. Однако, по своим размерам сахалинский таксон крупнее, чем *R. acaulis*, и отличается от последнего рядом других признаков (средний листочек с длинным черешочком, неправильно, сравнительно глубоко пильчатый край листочков и большая ширина лепестков), — Таким образом, вполне оправдывается название этого таксона: var. (ssp.) *grandiflorus* Printz (1917), а var. *grandiflorus* Ledeb. фактически синоним вида *R. acaulis*.

В связи с вопросом о произрастании var. *grandiflorus* в Азии отметим, что Бейли (Bailey, 1941) говорит о *R. acaulis* на Камчатском полуострове. Фактически такое утверждение может основываться лишь на идентификации *R. acaulis* с каким-нибудь другим таксоном, возможно, с камчатской разновидностью (подвидом) *R. arcticus* var. *kamtschaticus* Focke.

Сравнивая таксономические взаимоотношения *R. arcticus* и его камчатской расы с крупными цветками и *R. acaulis* на основе диагнозов и гербарных материалов, мы логически приходим к выводу, что

1. *R. acaulis* — систематически дифференцируемый от *R. arcticus* вид;
2. *R. arcticus* var. *grandiflorus* Ledeb. — синоним *R. acaulis*;

¹ Диагноз var. *grandiflorus* у Принца следующий: «Differt ob specie typica caule viridi et herbaceo, saepe flaccidulo et cacumine nutante — nunquam rigido et lignoso — articulis rectis non flexuosis, ramis et pedicellis nunquam divaricatis. Foliolum terminale vulgo petioli longiore quam formae typicae, vulgo 10—13 mm longo, praeditum. Basis folioli semper recte abscissa vel vulgo angulum obtusum formans, non in petiolum cuneatim decurrens sed petioli distinctissimo. Flores magni, bene evoluti, petiolis ad 14 mm longis duplo longioribus quam latioribus deorsum ad basim versus olivantum productis, coloro pulchro roseo. — Tota planta pilis densiusculis et longis, calyx et folia non recte evoluta pilis albis appressis vestita».

3. *R. arcticus* var. *grandiflorus* Printz представляет собой обусловленную климатическими условиями расу *R. arcticus* с признаками находящегося в молодой фазе становления вида.

После того как мы в общих чертах рассмотрели таксономию двух близких видов, поленики арктической и поленики бесстебельной, перед нами встают новые, связанные с их распространением вопросы. Важнейшие из них следующие:

1. Вопрос об ареале *R. acaulis* в Северной Америке,
2. Проблема ареала *R. arcticus* там же,
3. Вопрос о совпадении ареалов обоих видов и вытекающие отсюда межвидовые отношения,
4. Вопросы ценологических отношений обоих видов,
5. Проблема филогенеза обоих видов.

Рассмотрение этих вопросов продолжается в настоящем и следующем (XII) разделах, тогда как проблемам филогенеза посвящен последний (XIII) раздел работы.

Проблема ареала поленики арктической и поленики бесстебельной в Северной Америке

Вопросы ареала поленики арктической и поленики бесстебельной в связи с их ценологией отличаются сложностью по той причине, что оба эти вида (то *R. arcticus*, то *R. acaulis*) понимались как виды коллективные; в зависимости от этого вопрос о распространении каждого из них в Северной Америке отличается неясностью. Особенно неудовлетворительны данные относительно средней части территории Канады, т. е. той области так называемой Северо-западной территории, которая простирается между Гудзоновым заливом и Большим Невольничьим озером. В общих чертах протяжение ареала *R. acaulis* с востока на запад более или менее ясно; он имеет, по-видимому, форму пояса, охватывающего всю Канаду от Атлантического океана и пролива Дэвиса до Берингова моря. Не совсем ясно распространение *R. acaulis* в вышеупомянутой части Северо-западной территории, но вид представлен и там. Значительно труднее вопрос о северной и южной границах ареала *R. acaulis*; его северная граница неясна потому, что мы имеем здесь дело с ботанически недостаточно изученными субарктическими областями; растения собирались и нотировались здесь в основном экспедициями, причем ряд отмеченных в свое время местопроизрастаний впоследствии не удавалось обнаружить. По-видимому, этим объясняется и тот факт, что некоторые авторы, например, Полуниин (1940), не признают старейших местопроизрастаний на дальнем севере Канады (см. ниже).

Еще большей неясностью отличается вопрос об ареале *R. arcticus* в Северной Америке. Несмотря на наличие старых

данных (Макауна, 1883), согласно которым *R. arcticus* встречается и в самых восточных областях Канады, это, по-видимому, не соответствует действительности. По Мари-Викторену (1935) во флоре Лаврентия представлен лишь *R. acaulis*. Таким образом, ареал *R. arcticus* в Канаде, по-видимому, не простирается далеко на восток от Гудзонова залива. По всей вероятности, этот вид отсутствует и в вышеуказанной части Северо-западной территории. Наоборот, на Аляске и в бассейне реки Юкона произрастание *R. arcticus* установлено достоверно, как это видно из исследований Гультена (1946). Вообще границы ареала *R. arcticus* на Аляске и в Канаде недостаточно ясны и могут быть проведены лишь через некоторые крайние местонахождения (см. ареалы, рис. 21).

Попытаемся ближайшим образом рассмотреть ареалы поленики арктической и поленики бесстебельной в Северной Америке. Поскольку данные об обоих видах нередко переплетаются, их целесообразно рассматривать вместе. Отметим тут же, что ни один из этих видов не привлекал специального внимания исследователей, что является одной из причин недостаточности имеющихся данных.

Материалы для установления современного ареала *R. acaulis* имеются во многих, отчасти трудно доступных американских научных изданиях и сериях. Имеются и сводки этих разбросанных данных, например, у Макауна (Macoun, 1883, стр. 129, и 1886, стр. 514) и Фернальда (Fernald, 1925, стр. 280 и 302). Далее следует назвать Гукера (Hooker, 1840), Мосса (Moss, 1932), Мари-Викторена (Marie-Victorin 1925, 1935), Аббе (Abbe, 1936), Полунина (1940), Гультена (Hultén, 1946). В двух работах Хустиха и Петтерсона (Hustich and Pettersson, 1944, 1945), посвященных флоре Лабрадора, *R. arcticus* рассматривается как коллективный вид. Но, как указано выше, *R. arcticus* не встречается в восточной части Канады (а, значит, и на Лабрадоре), и, следовательно, в тамошней флоре речь может идти лишь о *R. acaulis* с его варьирующими, но все же, по-видимому, не гибридными сериями. Данные Хустиха и Петтерсона следовало бы, таким образом, понимать как относящиеся к варьирующим таксонам *R. acaulis*. На карте (рис. 21) они все же отмечены как местопроизрастания коллективного вида *R. arcticus*.

В первой части работы Макауна (1883) приводятся предельные пункты ареала *R. acaulis* и данные общего характера, причем отдельные пункты и другие данные снабжены указанием в скобках на соответствующего исследователя. Протяжение ареала поленики бесстебельной в направлении с юга на север обозначено от реки Саскачеван (53° сев. шир.) до расположенного на Северо-западной территории Форта Франклин (66° с. ш.), т. е. до северного полярного круга (Ричардсон). Вид встречается в лесах и на болотах в области между Лабрадорм и Скалистыми горами на 52°—56° сев. шир. (Друммонд). Он произрастает в север-

ной части Британской Колумбии (Макауна и Доусон). Наконец, Макауна отмечает, что как рассматриваемый таксон, так и «*portal form*» (т. е. *R. arcticus*) часто произрастают вместе, но их легко различить благодаря более крупным цветам *R. acaulis* (у Макауна *R. arcticus* var. *grandiflorus* Ledeb.) и зигзагообразной форме стебля *R. arcticus*.

Во второй части работы Макауна (1886) приведены следующие дополнительные сведения о распространении *R. acaulis*: Нейн (56°33' сеv. шир.) и Начвак (58°05' сеv. шир.) на северо-восточном побережье Лабрадора; Уэльский мыс на побережье Северного Лабрадора (61°33' сеv. шир.) и верхний остров Саведж (62°30' сеv. шир.) в Гудзоновом проливе (Р Белл). Вид часто встречается на моховых болотах острова Антикости в заливе Св. Лаврентия, а также на вершине Mount Albert в горах Шикшок на полуострове Гаспе (Портер) Поленика бесстебельная произрастает на расположенном в заливе Св. Лаврентия, близ Минганского побережья, островке Св. Женевьевы (St. Суг) и в некоторых местах к западу от Морли (Южная Альберта); в Скалистых горах до Дональда в долине реки Колумбия, на 51° сеv. шир. (Макауна).

Если сводные данные Макауна относятся к Канаде, то в работе Фернальда (Fernald, 1925) мы находим предельные пункты ареала поленики бесстебельной на территории США. Фернальд зафиксировал с помощью таблиц распространение многих видов флоры Северной Америки. На таблице IV (стр. 280) мы находим некоторые крайние пункты ареала *R. acaulis*.

Согласно этой таблице, в восточной части Северной Америки самый южный пункт ареала находится на 47° сеv. шир. (Нью-Фаундленд), а самый северный на 61° сеv. шир. (Лабрадор) Вид встречается на территории, ограниченной заливом Св. Лаврентия и большими озерами. Самый южный пункт ареала в западной части Северной Америки отмечен в штате Вайоминг (44° сеv. шир.), а самый северный на Северо-западной территории (66° сеv. шир.). — На таблице VII (стр. 302) Фернальд отмечает распространение *R. acaulis* на вдающемся в залив Св. Лаврентия полуострове Гаспе, что представляет интерес лишь с точки зрения более ограниченной части ареала.

Некоторые пункты этих сводных данных нуждаются в комментариях. Одним из таких пунктов является верхний остров Саведж (или острова, Upper Savage Island), на 62°30' сеv. шир. и 70° в. д., приводимый Макауном как местопроизрастание поленики бесстебельной, по данным Белла (Bell, 1884). Остров расположен к югу от южного побережья острова Баффина, в Гудзоновом проливе, т. е. в пределах арктического архипелага Канады, но все же на несколько градусов широты к югу от северного полярного круга. Другим местопроизрастанием *R. acaulis*, приводимым Макауном (также по работе Белла), является Уэльский мыс на Северном Лабрадоре, т. е. на берегу Гудзонова пролива и на-

против предыдущего местонахождения. Географические координаты этого пункта — 61°31' сев. шир. и 71°30' в. д.

Два последних местопроизрастания поленики бесстебельной, указанные в свое время Беллом, отвергаются в работе Полунина об арктической флоре восточной Канады (1940). Поскольку Гудзонов пролив регионально входит в область исследования Полунина¹ и названный автор, принимая во внимание данные Белла о целом ряде других видов, без всяких комментариев и обоснований не приводит его же данных относительно местопроизрастаний *R. acaulis*, мы все же считаем эти данные соответствующими действительности, так как местопроизрастание на острове Саведж могло иметь временный характер, т. е. быть орнитохорного происхождения, каковыми являются и многие местопроизрастания *R. arcticus*.²

Одно из старейших и расположенных наиболее к северу (65°30' сев. шир.) местонахождений *R. acaulis* находится по Гукеру (Hooker, 1840) на побережье Берингова моря, в области залива Коцебу; это местопроизрастание зафиксировано Лэйем и Колли (Lay and Collie).

Новые материалы, относящиеся к северо-западной части Северной Америки, мы находим в работе Гультена (Hultén, 1946); здесь помещена составленная пунктирным методом карта распространения *R. acaulis* на территориях Аляски и Юкона. На этой карте произрастание указанного вида отмечено на расположенном в Беринговом море острове Прибылова, что является единственным местообитанием *R. acaulis* в области Алеутских островов и на островах Берингова моря. В прибрежных областях Аляски местопроизрастаний *R. acaulis* мало, они сосредоточены главным образом в бассейне среднего и верхнего течения реки Юкона.

Прилагаемая к настоящей работе карта ареала *R. acaulis* (рис. 21) представляет распространение вида на всей материке Северной Америки, причем в качестве периферийных точек ареала отмечены на севере 66° сев. шир. (Форт Франклин) и на юге

¹ На карте Полунина стр. 2: Subdivision 5, Southern Baffin.

² На мотивы отрицательной точки зрения Полунина проливает некоторый свет история одного другого местопроизрастания. Дело в том, что Фернальд (1925) в качестве самого северного местообитания *R. acaulis* называет полуостров Лабрадор (61° с. шир.). Полунин сомневается в действительном существовании этого местообитания, так как оно находится непосредственно на юго-восточной границе исследуемой им области; и поскольку гербарные доказательства отсутствуют, он не включает его в свою флору, хотя и замечает тут же, что *R. acaulis* не является редким растением на побережье Лабрадора, например на 60° с. ш. Полунин предполагает, что Фернальд пользовался данными из работы анонимного автора, который (1907) указывает, что *R. acaulis* произрастает на примыкающем к Лабрадору полуострове Чидли, на 61° сев. шир. Учитывая распространение видов филогенетического ряда *Arctici* с помощью птиц, было бы неправильно полностью игнорировать указанное Беллом местонахождение на полуострове Чидли.

44° сев. шир. (штат Вайоминг). Более густо заполненная часть ареала лежит между 47-ым и 60-ым градусами северной широты, тогда как в пределах 60—66° с. ш. число местонахождений незначительно; отчасти это может быть обусловлено малой изученностью флоры этих территорий.

Сравнительно изолированно расположенный пункт на 44° с. ш., указанный Фернальдом (1925, стр. 280), является самым южным из известных до сих пор местопроизрастаний *R. acaulis*. Как мы увидим далее, *R. acaulis* вообще распространен несколько севернее, чем *R. arcticus*; однако, поскольку данные о тех частях ареала, где встречаются оба вида, страдают известной неопределенностью, вышеназванное местопроизрастание в штате Вайоминг на 44° с. ш. может вызывать некоторые сомнения. Если же принять во внимание, что в штате Вайоминг на указанной широте проходят Скалистые горы, то вполне вероятно, что вид произрастает именно в горном поясе, чем и может быть объяснено наличие этого далеко продвинутого на юг форпоста. Еще одним доводом в пользу данных Фернальда (их источника он, к сожалению, не называет) является то обстоятельство, что из тех же областей у нас не имеется данных о произрастании там *R. arcticus*; таким образом, и наличие в этих областях гибридных популяций представляется маловероятным.

Большая скудность местопроизрастаний *R. acaulis* между 47° и 60° с. ш. интересна в том отношении, что в этом же поясе и *R. arcticus* встречается чаще, чем в других местах (за исключением Аляски). Мы видим, что оба вида в своем распространении как бы связаны между собой. В этом поясе лежит, по-видимому, оптимальная зона их распространения, возможно, несколько более узкая, чем расстояние между 47° и 60° северной широты. Из этой зоны *R. acaulis* проникает дальше в направлении на север, чем *R. arcticus*. Сравнивая на карте ареала (рис. 21) части северного сектора обоих видов, мы видим, что за исключением области полярного круга в западной части Аляски, где представлен *R. arcticus*, поленика бесстебельная не встречается севернее 56°—57° с. ш. к востоку от 130-ого меридиана.

Макауна в первой части своего каталога растений Канады (1883) характеризует места, где встречается *R. arcticus* главным образом как моховые болота и еловые леса [*Picea canadensis* (Mill.) BSP.] и приводит перечень местопроизрастаний, где называет Лабрадор и остров Антикости в заливе Св. Лаврентия (Брюне, Brunet), Нью-Фаундленд (Торрей и Грэй), а также вершину Mount Albert высотой в 1200 м в горах Шикшок на полуострове Гаспе, в провинции Квебек. Более старые данные Макауна находятся фактически в противоречии с новой точкой зрения Мари-Викторена (1935), согласно которой *R. arcticus* в области залива Св. Лаврентия вообще не представлен. Этой новой точки зрения следует, разумеется, придерживаться и из нее исходить.

О центральных и западных областях Канады Макаун (там же) приводит следующие сводные данные: *R. arcticus* произрастает на моховых болотах провинции Манитоба в северо-западном углу Озера Лесов (Lake of the Woods); во влажных лесах гор Поркьюпайн той же провинции, на 53° с. ш.; там же в разных местах лесного пояса до реки Пис-Ривер в провинции Альберта и в северной части Британской Колумбии (Макаун); между Оксфорд-Хоус и озером Ни (Кпее) в провинции Манитоба, примерно на $54^{\circ}45'$ сев. шир.; в бассейне реки Черчилль в той же провинции, примерно на $57-58^{\circ}$ сев. шир.; на востоке от Гудзонова залива (Р. Белл); в области залива Коцебу (Берингово море) и залива Доброй Надежды там же, на Аляске (Шамиссо)

Во второй части каталога Макауна (1886) продолжается перечень местонахождений *R. arcticus*, причем на первом месте назван остров Минган между южным побережьем Лабрадора и островом Антикости в заливе Св. Лаврентия (Сен-Сир, St. Суг), однако это указание имеет сомнительное значение в свете новых данных (Мари-Викторен, там же); произрастает на моховых болотах в районе Ред-Рока и Порт-Артура, на северо-запад от Верхнего озера, примерно на $48^{\circ}30'$ сев. шир.; в провинции Альберта, на запад от Морли, на всем протяжении Скалистых гор, на 51° с. ш. (Макаун; отсутствуют данные о вертикальной высоте); в Форте Селькирк на реке Юконе и на территории, носящей то же название, на $62^{\circ}45'$ сев. шир. (Шватка, Schwatka).

Гукер (1840) пишет, что *R. arcticus* на Лабрадоре (без указания местопроизрастаний) отмечен также старыми флористами Пуршем и Колмастером, и в области Гудзонова залива Пуршем; в той же работе уточняются более северные местопроизрастания на Аляске в районе залива Коцебу (данные Шамиссо) указанием на то, что они находятся на острове Шамиссо в заливе Эшольца (примерно 66° с. ш.)

Фернальд (1925) анализирует некоторые крайние пункты произрастания *R. arcticus* в Северной Америке. Согласно этому автору, самые северные местопроизрастания на востоке (Лабрадор) расположены на 52° с. ш., а на западе (Аляска) на 69° с. ш. Наиболее южные пункты на востоке на полуострове Гаспе (Mount Albert) — 48° с. ш. и в Канадской провинции Альберта — 50° с. ш.

Мари-Викторен (1935) останавливается вкратце на распространении *R. arcticus* в восточной части Канады, не внося ничего нового и лишь подтверждая старые данные Макауна и Фернальда; как уже указывалось, этот автор отрицает произрастание *R. arcticus* на полуострове Гаспе.

Наконец, о западной части мы находим ценные данные у Гультена (1946), особенно в виде составленной им карты распространения, где показаны местонахождения *R. arcticus* на территориях Аляски и Юкона. Гультен подошел критически к вопросу о видах *R. arcticus* и *R. acaulis* (см. выше в настоящем разделе), и его

данные являются ценными, хотя и охватывают лишь часть ареала обоих видов.

Из составленной Гультенем карты распространения *R. arcticus* мы видим, что этот вид отсутствует на Алеутских островах, тогда как в районах западного побережья Аляски местопроизрастания расположены местами сравнительно сплоченно. Такие места имеются и на полуострове Сьюарда и в дельте реки Юкон, а также в бассейне реки Кускоквим, протекающей к югу от большой дуги, образуемой рекой Юкон и достигающей 66° с. ш. Наконец, имеются местонахождения и в верховьях Юкона, но здесь они расположены значительно реже. Напомним, что по Фернальду (там же) самый северный пункт произрастания *R. arcticus* находится на Аляске, на 69° с. ш. Однако Гультен не признает этих данных, и на его карте наиболее северные местонахождения вида расположены на большой дуге, образуемой рекой Юкон, и в районе залива Коцебу, на 66° с. ш. В то же время это наиболее далеко к северу простирающиеся местонахождения *R. arcticus* во всей Северной Америке; это также единственное место, где поленика арктическая произрастает несколько севернее поленики бесстебельной, тогда как в других местах дело обстоит наоборот.

Вообще местонахождения *R. arcticus* расположены более сплоченно между 46° и 47° северной широты; известная незаселенность на карте, обусловленная, возможно, недостаточностью данных, наблюдается в области между побережьем Гудзонова залива и лежащими далее к югу большими озерами, откуда не имеется данных и о *R. acaulis*. Что касается Лабрадора, то по Фернальду (1925) наиболее северный пункт распространения *R. arcticus* находится здесь на 52° с. ш., между проливом Бэл Айл и Бэтл Харбор, т. е. на юго-востоке полуострова. Это соответствует местонахождениям западной части Лабрадора и прибрежных областей Гудзонова залива, где самые северные пункты расположены примерно на 52° — 53° с. ш.

В итоге отметим, что ареалы *R. arcticus* и *R. acaulis* в Северной Америке в значительной мере совпадают и что, за исключением Аляски, *R. acaulis* проникает дальше на север, чем *R. arcticus*. Поскольку Фернальд (там же) проводит северную границу *R. arcticus* на Лабрадоре вдоль 52° с. ш., следует предположить, что все пункты далее к северу до нунатаков Торнгэйтский гор и мыса Чадли в северной части Лабрадара (до 60° с. ш.) фактически являются местонахождениями *R. acaulis*. Напомним все же еще раз, что Хустих и Петтерсон (1944, 1945) в работах о северном Лабрадоре рассматривают *R. arcticus* в качестве коллективного вида, тем самым подчеркивая таксономическую гетерогенность *R. arcticus* как широко понимаемого таксона.

Для общей характеристики в значительной мере совпадающих ареалов обоих видов отметим, что в своей большей части они расположены в зоне хвойных лесов субарктической Канады. Леса этой зоны в западной части Северной Америки, в бассейне рек

Юкон и Макензи заходят даже частично за полярный круг [Гаек (Наук), 1926, Карта вегетации мира]. Хвойные леса простираются и в области больших озер северо-западной территории, и к югу от средней части Гудзонова залива, примерно на 60° с. ш.; они занимают территорию Канады в восточном направлении вплоть до побережья Лабрадора, вдоль которого тянется более узкий пояс, характеризующийся как океаническая тундра. В зоне хвойных лесов встречаются оба рассматриваемых вида поленик, предпочтительно в болотистых и более влажных местах, но они произрастают и выше, в лесах и болотах горно-субальпийского пояса.

Важнейшими компонентами субарктического таежного леса Канады являются ель канадская, *Picea canadensis* (Mill.) BSP; ель черная, *P. mariana* (Mill.) BSP; сосна Банкса, *Pinus Banksiana* Lamb.; американская лиственница, *Larix laricina* (Du Roi) Koch и пихта бальзамическая, *Abies balsamea* (L.) Mill. В горах Аляски первое место занимает сосна Муррея, *Pinus Murrayana* Balf. [Макауэн, 1894; Михэн (Meehan), 1891].

К северу от таежной зоны субарктической Канады простирается тундровая зона, которая в бассейнах рек Юкон и Макензи местами глубоко вклинивается в лесную зону. В эту тундровую зону входит полуостров Сьюорд на Аляске, где имеется ряд местопроизрастаний *R. arcticus*. В восточной же Канаде, наоборот, в тундровой зоне встречается главным образом *R. acaulis*, как, например, в узкой полосе тундры вдоль северо-восточного побережья Лабрадора, а также в округах Макензи и Киватина.

Своеобразным является распространение обеих поленик в той части прерий Канады, которая простирается с северо-запада на северо-восток между Скалистыми горами и расположенными в том же направлении большими озерами Канады. Одной из своеобразных черт этой области прерий является сравнительно скученное расположение местопроизрастаний обоих мезофильных видов между 50° и 58° северной широты. Такого явления мы не наблюдаем в пределах евразийского ареала *R. arcticus*, который в Союзе ССР имеет немногочисленные местопроизрастания лишь в лесостепи. С точки зрения экологии обоих видов канадские прерии более благоприятны, чем степи Европы, для произрастания мезофитов, в первую очередь по той причине, что регионально они расположены далее к северу, чем северные секторы понтийских степей Евразии. Во-вторых, режим влажности северных прерий Канады отличается от такового европейских степей, так как прерии начинаются у северо-восточных склонов Скалистых гор и прорезаются рядом вытекающих из них рек. — Пис-Ривер, Атабаска и Саскачеван — с бесчисленным множеством впадающих в них больших и малых притоков. Эта система рек, по крайней мере, на более близком от них расстоянии, создает благоприятные условия

для произрастания мезофильных видов рода *Rubus*. Благодаря наличию рек, канадская прерия не безлесна, т. е. и в этом отношении здесь имеются благоприятные условия для рассматриваемых видов.

Примеры ценотических отношений поленики арктической в Канаде

В целях фитоценологической характеристики остановимся на условиях произрастания *R. arcticus* в области Сагеней (Saguenay) провинции Квебек, которая географически образует южную часть Лабрадора. Мари-Викторен (Marie-Victorin 1935, стр. 36) характеризует ее как флористически более однообразную область, чем соседняя, лежащая к западу область флоры Лаврентия. Здесь встречается ряд характерных субарктических видов, каковы *R. arcticus* и *R. chamaemorus*, *Ranunculus hyperboreus* Rottb., *Rhinanthus borealis* Chab., *Sparganium hyperboreum* Laest., *S. minimum* Fr. и *S. glomeratum* Laest., *Carex rariflora* (Wahlbg.) Sm., *Salix glaucophylla* Fern., *Lycopodium selago* L., *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray, *Botrychium lanceolatum* (S. G. Gmel.) Ångstr. и др.

Западной Канаде посвящено исследование Мосса (Moss, 1932), где выясняются, между прочим, ценотические отношения *R. arcticus* в охарактеризованной выше северной части канадских прерий. Территория расположена в верхнем течении реки Саскачеван в центральной Альберте, на 52°—54°10' с. ш. Прерия здесь не доминирует, она простирается местами между лесными массивами. По своему характеру она соответствует в общих чертах европейской лесостепи, однако сильно отличается по своему флористическому составу.

В собственно прерии провинции Альберта *R. arcticus*, правда, отсутствует, но имеются два лесных ценоза, где он представлен. По обоим ценозам Моссом составлены анализы растительности, которых мы вкратце коснемся.

Лесные ценозы центральной Альберты в окрестностях Эдмонта и в бассейне реки Саскачеван расположены на волнистой территории (высота над уровнем моря 600—900 м). Влияние Скалистых гор здесь мало заметно, так как растущие в предгорье т. н. кордильерские леса расположены непосредственно на западе и граничат с прерией.

R. arcticus отмечается в двух лесных ценозах. Первый из них — богатый видами лес, характерным видом которого является *Populus balsamifera* L. Из высоких деревьев растут еще *Populus tremuloides* Michx., *Betula papyrifera* Marsh. и *Picea Albertiana* S. Brown, из менее высоких деревьев и кустарников *Alnus incana* (L.) Moench, *Amelanchier alnifolia* Nutt., *Cornus stolonifera* Michx., *Prunus melanocarpa* (Nels.) Rydb., *P. pennsylvanica* L., *Salix arbusculoides* And. и др.; очень богат видами и состав травянистых растений ценоза.

Вторым лесным ценозом центральной Альберты с *Rubus arcticus* является лес из *Picea Albertiana* S. Brown; из высоких деревьев отмечены еще *Populus balsamifera*, *P. tremuloides* и *Betula papyrifera*. Из кустарников представлены *Cornus stolonifera* Michx., *Viburnum pauciflorum* Pylaie, *Rubus strigosus* Michx., *Lonicera involucrata* (Rich.) Banks. Состав травянистых растений так же богат видами.

R. arcticus произрастает таким образом и в весьма богатых видами ценозах лесоперерии Канады, которые по своему флористическому составу в большой мере отличаются от лесных ценозов Евразии, расположенных на тех же градусах широты.

Примеры ценотических отношений поленики бесстебельной в Канаде

Органичившись краткими примерами ценологии *R. arcticus* в Канаде, мы остановимся на *R. acaulis*, как на типичном представителе субарктической, а в известной мере и тундровой флоры Канады. Рассмотрим отдельные части его ареала в Канаде и на Аляске.

Бассейн Юкона на Аляске является одной из наиболее характерных частей ареала *R. acaulis* в Северной Америке. Это территория, которая в ледниковые времена не была покрыта материковым льдом (см. карту, рис. 21); последний факт имеет существенное значение с точки зрения географии растений, а в особенности ареологии. В настоящее время в области бассейна Юкона лес встречается вблизи рек, тогда как дальше от рек он переходит в лесотундру и тундру. Это пояс вегетации, которому в известной мере соответствует северная часть сибирской тайги и который в Северной Америке лишь местами исследован более подробно. Гаршбергер (Harshberger, 1928) дает следующую характеристику растительности центральной Альберты в бассейне Тананы, притока Юкона.

Примерно на 65° с. ш. территория между Юконом и Тананой имеет холмистый характер, где высоты достигают в среднем 600 м, тогда как одна вершина, Педро Доме, имеет 810 м абсолютной высоты. Вершины и их склоны покрыты тундрой, напочинающей арктическую, тогда как в более низкой части склонов растет хвойный лес. Типичная тундра мало пригодна для *R. acaulis*, так как этот вид приспособился к тундре лишь немногим более, чем *R. arcticus*. Так, покрытые главным образом хвойным лесом долины, а в особенности их склоны, обращенные к югу, представляют собой места, где имеются возможности произрастания для нетундровых видов, каковым является *R. acaulis*. Основным лесным деревом долин, которое произрастает и в собственно тундре и размножается здесь с помощью корневых отпрысков, является ель канадская, *Picea canadensis*, и растущая вместе с ней сосна Муррея, *Pinus Murrayana*; кроме того: *Salix glauca* L. и *Betula kenaica* Evans. Из кустарников характерна (не столько в лесной

части, сколько в тундре и в переходных областях) *Betula glandulosa* Michx., которая образует заросли, не достигающие метра высоты.

Для характеристики растительности более обширных, чем вышеуказанная, областей территории Аляски и Юкона отметим, согласно Рикли (Rikli, 1934), что леса Аляски представляют собой естественное продолжение восточной субарктической хвойной тайги Северной Америки. Эта тайга сравнительно богата видами; кроме уже названных хвойных деревьев, из лиственных здесь встречаются: *Betula papyrifera* Marsh., на берегах рек и озер обычным является *Populus balsamifera* (L.) Moench. Лес растет в более низких областях и не поднимается выше 300 м, откуда начинается тундра. Характерными видами тайги восточной Канады являются *Larix laricina* (Du Roi) Koch и *Pinus Banksiana* Lamb.; напротив, ель канадская, *Picea canadensis* (Mill.) BSP. представляет собой основной вид леса в бассейне реки Макензи и в дельте этой реки, примерно на 69° с. ш. (68°55' с. ш.), образует наиболее полярный пункт леса Северной Америки.

На полуострове Лабрадор участие ели канадской в лесах меньше. Ее сопровождают *Picea mariana* (Mill.) BSP и *P. rubra* (Du Roi) Dietr., а на юге — и туя, *Thuja occidentalis*. На Лабрадоре имеется много моховых болот и заболоченных местностей; характерными видами последних являются *Betula nana* L., *Ledum palustre* L., *Andromeda polifolia* L., *Rhododendron canadense* (L.) BSP., *Rubus chamaemorus*, местами *R. acaulis*, *Cornus suecica* L., *Empetrum nigrum* L., *Lonicera coerulea* L.

При сравнении северной границы ареала обоих видов ежевик с полярной границей леса там же (Гаек (Hayek), 1925, Рикли (Rikli), 1934) выясняется, что малочисленные местопроизрастания *R. acaulis* расположены в арктической тундре Лабрадора, тогда как преобладающее число местопроизрастаний находится в лесной зоне. Однако это явление не может служить доказательством того, что *R. acaulis* везде очень редок в тундре, так как приводимые данные отчасти могут быть обусловлены недостаточной изученностью тундровой флоры.

В центральной и восточной части территории Канады *R. acaulis* проникает далее в тундру, чем *R. arcticus*. На Аляске же дело обстоит иначе, так как *R. arcticus* является здесь обычным растением во многих местах тундры, тогда как *R. acaulis* более связан с лесами внутренней части полуострова.

Первые скудные данные по ценологии *R. acaulis* в Квебеке мы находим в дневнике открывшего этот вид в 1792 г. Андре Мишо (по Мари-Викторену, 1925, стр. 26). Мишо вел этот дневник во время путешествия из Тадуссака (на реке Св. Лаврентия) к озеру Сен-Жан и оттуда далее на озеро Мистассин. 22 августа, продвигаясь вверх по реке Мистассин к озеру того же названия, путешественник занес в дневник перечень встречаемых видов, из которых часть не вызывают сомнений, тогда как другая часть, ха-

рактируемая названиями родов и краткими сведениями о признаках, была еще не знакома самому путешественнику.

Поскольку поездка совершалась в лодках по реке, заметки относятся к ближайшим окрестностям и не дают сколько-нибудь полной характеристики флоры хвойных лесов этой области. В числе отмеченных Мишо видов упоминается и *R. arcticus*; то же растение описывалось впоследствии под названием *R. acaulis* (поленика бесстебельная). Из сопровождающих видов упоминаются *Myrica gale*, *Gentiana pneumonanthe*, *Potentilla nivea*, *Linnaea borealis* (var. *americana*), *Kalmia glauca*, *K. angustifolia*, *Rubus occidentalis*, *Cornus canadensis*, *Ledum palustre* (= *L. groenlandicum*), *Taxus* sp. (= *T. canadensis*), *Alnus glauca* (= *A. incana*), *Pinus strobus*, *Abies balsamea*, *Pinus larix* (= *Larix laricina*) и др. По видовому составу это, по-видимому, заболоченная территория, соответствующая экологии *R. acaulis*.

Новейший обзор экологии и ценологии *R. acaulis* имеется в работах Хустиха и Петтерсона (Hustich and Pettersson, 1944, 1945) о флоре восточного побережья Лабрадора. Авторы рассматривают его как коллективный вид *R. arcticus*. Имея в виду, что Фернальд (Fernald, 1925) проводит северную границу произрастания *R. arcticus* на Лабрадоре вдоль 52° с. ш., а область исследований вышеназванных авторов начинается от Бэтл Харбор, т. е. с того же 52° с. ш., и простирается до Хеброна на 58°10' с. ш. (следовательно, не достигает северной оконечности Лабрадора), мы можем считать приведенные данные относящимися к варьирующим таксонам *R. acaulis*; поскольку *R. arcticus* не распространен севернее 52° с. ш., гибридизация с этим видом может иметь место лишь в той же области, но не далее к северу.

Все северо-восточное побережье Лабрадора расположено севернее полярной границы леса и относится фактически к тундровой зоне. Находящиеся в северной части Торнгейтские горы входят в ту же тундровую зону, ширина которой превышает местами 200 км; к югу, наоборот, эта зона сужается, обращаясь в узкую полосу кустарниковой тундры. Для климатической характеристики этой территории, по сравнению с климатом северных территорий Союза ССР, отмечается (Хустих и Петтерсон, там же) что климат в Хопдэле на Лабрадоре (52°20' с. ш.) с февраля по август весьма сходен с климатом области, лежащей непосредственно на запад от северного Урала. С другой стороны, средняя осенняя температура внутренней Лапландии равна таковой Хопдэля. Зима на Лабрадоре холоднее, чем в континентальных областях Европы, а летняя температура близка к таковой Канина и Кольского полуострова.

Хустих и Петтерсон (там же) делят исследуемую ими территорию Лабрадора на 51 местность, из которых *R. acaulis* (у названных авторов *R. arcticus* coll.) встречается в 21 местности. Наиболее южная точка распространения вида — Поундские острова (Islands of the Pounds) и Норт-Уэст-Ривер, расположенные при-

мерно на 53°30' с. ш. (т. е. почти на полтора градуса широты севернее, чем указывается Фернальдом северная граница *R. arcticus* — 52° с. ш.); а наиболее северное местонахождение — Хеброн, на 58°12' с. ш. Все местопроизрастания, включая и те, которые находятся дальше от побережья, расположены вдоль фьордоподобных заливов, врезающихся на протяжении десятков километров вглубь страны; а Норт-Уэст-Ривер, на западном берегу озера Мелвилл, находится уже на расстоянии около 200 км от океанского побережья. В других местах внутреннего Лабрадора исследования не производились.

R. acaulis (= *R. arcticus* coll.) произрастает по Хустиху (Hustich, 1925) во всех четырех установленных этим автором областях, подразделение которых следующее:

1. Скалы (Outlying rocks) побережья и островков, где нет никаких кустарников.

2. Побережье и расположенные поблизости более крупные острова.

3. Территория арктического побережья.

4. Внутренняя часть полуострова.

В качестве примера растительности скал побережья и островков приведем Виндзорс Харбор (55°20' с. ш.), скалистый прибрежный остров, достигающий 20 м высоты. Местами здесь моховое болото, местами, между более низкими скалами, открытая торфяная почва. В части мохового болота растительный покров образуют в основном *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. и *Empetrum hermaphroditum* (Lge.) Hagerup, местами же болото покрыто видами *Cladonia*. В небольших промоинах на торфяной почве растут *Menyanthes trifoliata* L., *Tofieldia borealis* Wahlbg., *Kalmia polifolia* Wang., *Myrica gale* L., *Scirpus caespitosus* L., Из растущих на скалах упомянуты: *Dryopteris Linnaeana* C. Christ., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Carex rariflora* Sm., *Pinguicula vulgaris* L., *Rubus acaulis* (*R. arcticus* coll.), *Ledum groenlandicum* Oed., *Carex capillaris* L., *Habenaria obtusata* (Pursh) Rich., *Trientalis americana* Pursh, *Linnaea borealis* L. var. *americana*, *Primula egaliksensis* Hornem., *Pyrola minor* L., *Salix herbacea* L., *Phyllodoce coerulea* (L.) Babingt.

Растительность побережья и более крупных островов. *R. acaulis* упоминается в анализе растительности из местности под названием Уайльд Байт (или Манак), на 55° с. ш. Это расположенный несколько к югу от Макковика небольшой фьорд, окруженный гранитными и кварцитовыми скалами, лишенными растительности. Широкие ущелья (large ravines) здесь поросли редким ельником, который чередуется с участками бесплодной щебнисто-каменистой почвы. Здесь же встречается много небольших, отчасти покрытых снегом мест, где произрастают *Vahlo-dea atropurpurea* Fr., *Hierochloë alpina* R. et. Sch., *Gnaphalium supinum* L., *Athyrium alpestre* (Hoppe) Ryl., *Elephantella groen-*

landica (Retz.) Rydb., *Taraxacum croceum* (coll.), *Cerastium laponicum* Crantz, *Salix herbacea* L., *Polygonum viviparum* L. и др.

На территории арктического побережья местопроизрастания *R. acaulis* упоминаются в трех местностях. Это Нутак, на 57°40' с. ш., горы Каумаэт, на 58°10' с. ш., и Хеброн, на 58°12' с. ш. Все эти местности входят в ту область северного Лабрадора, которая известна под названием Торнгейтских гор, образующих один из нунатаков Северной Америки, которые по крайней мере во время последнего (Висконсинского) оледенения оставались свободными ото льда (Фернальд, 1925, Мари-Викторен, 1935, 1938).

В области арктических Торнгейтских гор почти совершенно не растут деревья, а также и на более далеком расстоянии от побережья нет настоящих лесов; их заменяет здесь лесотундра, как это обычно наблюдается на полярной границе леса.

В анализе флоры Хеброна, помимо *R. acaulis* (= *R. arcticus* coll.), указываются следующие виды: *Antennaria labradorica* Nutt., *Carex membranopacta* Bail., *C. polygama* Schk. ssp. *alpina*, *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Draba hirta* L., *Gentiana nivalis* L., *Sagina caespitosa* (Vahl) Lge., *Senecio discoideus* (Hook.) Britt.

Нутак (или Оккак) находится на южной границе области нунатака; о нем мы имеем следующие данные: здесь растет редкий еловый лес, и снег в расщелинах скал лежит до конца июля. Окаймляющий берег фьорда лес производит впечатление засыхающего. Выше леса, на высоте 200 м над уровнем океана расположено горное плато, где проходит верхняя граница произрастания кустарниковой горной ольхи, *Alnus crispa* (Ait.) Pursh, и встречаются следующие виды: *Anemone parviflora* Michx., *Antennaria canescens* (Lge.) Malte, *A. pygmaea* Fern., *A. hudsonica* Malte, *Arnica alpina* L., *Armeria labradorica* Wallr., *Carex rupestris* All., *C. norvegica* Retz. и др. В каком вегетационном поясе Нутака встречается *R. acaulis*, из работы не видно, так как этот вид упоминается в общем списке видов флоры Нутака. По-видимому, *R. acaulis* произрастает ниже горного плато, поскольку он отсутствует в перечне встречающихся на нем видов. В связи с местностью Нутак мы находим у Мейера (Meयर, 1830) следующую характеристику распространения *R. acaulis* (по Герцбергу): «An Bergen und in Thälern, wo es trocken ist». Таким образом, вид растет и в горах, предпочитая сухие места.

Растительность побережья внутренних заливов Лабрадора. Здесь мы имеем данные о *R. acaulis* из двух местностей. Одна из них Норт-Уэст-Ривер (53°30' с. ш.) на расстоянии около 200 км от побережья океана, на западном берегу большого внутреннего озера, известного под названием залива Мелвилл. Другая местность, т. н. Дабл Мер (54°10' с. ш.), — внутренний залив меньших размеров и входит в систему предыдущего. Наблюдения производились здесь на расстоя-

нии до 11 км от побережья. Берега залива покрыты нормально развившимся лесом, тогда как северный берег плоский и более или менее заболоченный. В перечне видов представлены береговые растения, и обзора ценотических отношений *R. acaulis* в лесной растительности не дается; отмечается лишь наличие торфяного мха (*Sphagnum*) в ельнике.

Мари-Викторен (1938, стр. 35) приводит некоторые данные по ценологии *R. acaulis* в зоне хвойных лесов провинции Квебек. На расстоянии свыше 300 км к северу от Оттавы, на 48°30' с. ш., расположено озеро ледникового происхождения Ожибвэй, берега которого заболочены или заболачиваются, и в местах, уже обратившихся в сушу, каменистая подпочва покрыта торфом. На этом торфе растут весьма однородного вида леса черной или болотной ели (*Picea mariana*). Вместе с елью здесь произрастает *Populus tremuloides* Michx., а из кустарников *Salix humilis* Marsh., *S. pedicellaris* Pursh и *Ledum groenlandicum* Oed. Почвенный покров часто образуют многие виды *Sphagnum*, а из высших растений *Rubus acaulis*, *Smilacina trifolia* (L.) Desf., *Aster radula* Ait., *Solidago macrophylla* Pursh.

Из данных, относящихся к Лабрадору и северо-западной территории, мы видим таким образом, что *R. acaulis* в противоположность *R. arcticus* проникает дальше на север, в тундру. При этом *R. acaulis* предпочитает в тундре защищенные места и в южной части Торнгейтского нунатака не поднимается даже на высоту 200 м, не говоря уже о вершинах нунатака. Поэтому не может быть и вопроса о том, не принадлежит ли *R. acaulis* к числу тех видов, которые сохранялись в продолжение всего времени последнего оледенения Северной Америки в консервационной области Торнгейта.

ХII

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ФОРМИРОВАНИЕ КАНАДСКОГО АРЕАЛА ПОЛЕНИКИ АРКТИЧЕСКОЙ И ПОЛЕНИКИ БЕССТЕБЕЛЬНОЙ

В отщеплении поленики бесстебельной от поленики арктической и в ее формировании как вида решающее значение несомненно имели и имеют климатические факторы.

Путем анализа экологии тундровой растительности (Городков, 1935), полярной границы леса [Гаек (Науек) 1926, Рикли (Rikli), 1934] и арктического климата тундры [Кёппен (Көрпен), 1923, 1938, Витвицкий, 1953] мы получим обзор экологии поленики бесстебельной в тундровой зоне и на подступах к ней.

Как известно, полярная граница леса совпадает в общих чертах с изотермой июля 10° Ц как самого теплого месяца года. Это относится и к материке Северной Америки, где расхождения

между указанной изотермой и полярной границей леса незначительны; совпадение июльской изотермы 10° Ц с полярной границей леса действительно все же вообще для высокоствольного леса, тогда как карликовые деревья лесотундры и арктические тундровые кустарники проникают за полярную границу леса. Это явление обусловлено в основном влиянием летней инсоляции, так как температура воздуха ближе к поверхности почвы, особенно в безветренные дни, значительно выше, чем на высоте древесного яруса. Равным образом травянистые растения непосредственно на поверхности тундры используют значительно более высокий коэффициент температуры, чем таковой древесного и кустарникового ярусов. Кёппен (Köppen, 1938, стр. 237) подчеркивает, что «даже в тех местах, где мерзлота залегает уже на глубине немногих дециметров, почва во время непрерывного сияния солнца согревается до 20° и более при $5-10^{\circ}$ в воздухе, а в застоявшемся между листьями воздухе температура значительно выше».

Влияние непрерывной инсоляции арктического лета особенно сказывается на обращенных к солнцу склонах и имеет огромное значение для арктической растительности, так как только достаточная инсоляция в течение короткого летнего периода дает растениям возможность вегетативно развиваться, цвести и плодоносить, — и тем самым размножаться и распространяться в климатических условиях, которые представляются иногда прямо-таки невозможными для растительной жизни.

Только таким образом мы можем объяснить распространение поленики бесстебельной в тех областях, которые менее пригодны для поленики арктической как вида более высокорослого, приспособленного к условиям таежной зоны. Результатом приспособления к суровым условиям существования и было формирование низкорослого таксона, способного лучше использовать малое количество тепла в тундре.

Плодоношение является одной из труднейших задач в жизни арктических растений; невозможность плодоносить имеет иногда роковое значение для вида; во всяком случае оно является препятствием на пути его распространения. Мы знаем, что у арктических растений, имеющих сухие плоды, каковы крестоцветные, гвоздичные и маки, плоды созревают сравнительно быстро. Созревание же сочных, содержащих сахар плодов требует значительно больше времени и тепла.

В бореальном климате хорошо созревающие мясистые плоды служат важным средством распространения через животных, главным образом через птиц; в холодном же климате мясистые плоды этого значения не имеют, так как обычно не успевают созревать. Это действительно и в отношении поленики бесстебельной, но в еще большей мере в отношении поленики арктической. К сожалению, о плодоношении обоих видов в северных секторах их северо-американского ареала у нас мало данных. Мейер (Meuer, 1830, стр. 79—80) использовал о плодоношении поленики

бесстебельной на Лабрадоре данные миссионера Герцберга и приводит в своей работе заметки последнего, из которых видно, что в вышерассмотренной области Нутак *Rubus acaulis* цветет в начале августа, но не плодоносит. Таким образом, на Лабрадоре, на 57°40' сев. шир. *R. acaulis*, по-видимому, уже не в состоянии плодоносить.

Несозревание плодов *R. acaulis* в части Лабрадора, расположенной примерно на 58° с. ш., по-видимому, трудно согласовать с данными о плодоношении *R. arcticus* на Таймырском полуострове, где этот вид по Миддендорфу имеет полярную границу плодоношения в Боганиде, т. е. примерно на 71°15' с. ш. [Траутфеттер (Trautvetter), 1847 Приложение, стр. 108]. В этой последней работе среди видов, полярная граница плодоношения которых также проходит в Боганиде, упоминаются *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus* и др.; таким образом, все эти виды имеют общую полярную границу плодоношения. Однако из таблицы средних температур (стр. 197) выясняется, что Хатанга лежит фактически на границе тундры и тайги, тогда как часть Лабрадора, расположенная на 58° с. ш., представляет собой тундру. Из других источников (Simmons, 1913, Полунин, 1940) известно, что *Empetrum hermaphroditum* плодоносит в северных областях Арктики, на острове Элсмира, и там же известны плоды низкорослых арктических форм *Vaccinium uliginosum*. Плоды этих видов такие же мясистые, как и плоды *R. arcticus*, и полярная граница их плодоношения и распространения проходит таким образом значительно дальше на севере. Однако в то же время известно, что содержание сахара в плодах поленики арктической и поленики бесстебельной выше, чем у других вышеназванных видов.

В работе Мейера (Meuer, 1830) имеются данные о температуре в Оккаке (или Нутаке) на Лабрадоре. Эти данные, правда, очень давние (1777 и 1778 г.г.) и выражены в градусах Фаренгейта; при пересчете на градусы Цельсия мы получим следующие данные о трех важнейших летних месяцах и январе:

Средняя температура по Ц в Оккаке (Нутаке)

Июль	10,3 (1778); (о 1777 г. сведений нет)	
Август	10,1 (1777) и 10,3 (1778). средняя за 2 года	10,2
Сентябрь	6,8 (1777) и 6,1 (1778),	6,3
Январь	—23,8 (1777); (о 1778 г. сведений нет).	

Эти данные стары и недостаточны. К сожалению, их нельзя проверить и исправить, так как других метеорологических данных из этой местности не имеется. Но косвенная проверка все же возможна с помощью сводных таблиц Витвицкого (1953), относящихся к климату Северной Америки. В таблице имеются данные о температуре двух метеорологических станций, из которых одна,

Хеброн, расположена к северу от Оккака, а другая, Нейн, к югу.

Из Хеброна даны средние температуры за 18 лет наблюдений, из Нейна — средние за 19 лет.

	Сев. широта	Июль	Август	Сентябрь	Январь
Хеброн	58°12'	8,9	8,9	4,7	—20,8
Нейн	56°33'	9,6	9,6	5,7	—21,4
Среднее двух станций		9,2	9,2	5,2	—21,6

Ясно, что при средней температуре в сентябре 5,2° Ц плоды растений, цветение которых происходит в августе, не могут созревать в сентябре. Созревание плодов имеет важное значение для дальнего расселения; если оно отпадает, остается возможность распространения лишь на близкие расстояния (вегетативное размножение с помощью ползучих корней). что означает большое ограничение потенциала расселения, если не считать возможностей орнитохорного распространения.

Таким образом, от летней и осенней температуры Лабрадора зависит созревание или незревание плодов; те же факторы действительны и для полярной границы вида. Приводим ниже некоторые данные о температуре, давая для сравнения соответствующие показатели высокоарктических областей, где отсутствует и тундра.

Средние данные температуры в градусах Цельсия по Витвицкому (1953)

	Сев. шир.	Средняя за год	Средняя за июль	Средняя за январь	Высота м
Хеброн (Лабрадор)	58°12'	—4,6	8,9	—20,8	15
Хопдэл (Лабрадор)	55°27'	—3,0	11,1	—20,0	8
Ном (Аляска)	64°30'	—3,2	9,8	—15,1	7
Мыс Барроу (Аляска)	71°23'	—12,2	4,5	—26,4	7
Арктик Бэй (арктический архипелаг Америки)	73°16'	—13,3	6,1	—28,9	11

Температуры мыса Барроу и Арктик Бэй, где средняя самого теплого месяца ниже или несколько выше 6° Ц, — высокоарктические температуры областей, которые приближаются к т. н. поясу холода.

При выяснении формирования *R. acaulis* как вида и его ареала существенное значение имеют данные о температуре во всех

наиболее северных точках его произрастания. Эти точки следующие:

Форт Франклин, 66° с. ш.

Уэльский мыс, 61°33' с.ш.

Верхний остров Саведж, 62°30' с. ш.

Пролив Коцебу, около 66° с. ш.

Поскольку метеорологические данные из точно фиксированных местностей обычно отсутствуют или недоступны, мы можем получить известный приблизительный обзор на основе изотермических карт. Используем приведенные в работе Берга (1938) данные изотермических карт, составленных Горчинским (Gorczyński). Мы видим, что изотерма июля 8° Ц проходит через южную часть Гудзонова залива к северу от 60° широты. В общих чертах эта изотерма соответствует также Уэльскому мысу и верхнему озеру Саведж (в отношении последнего было бы все же точнее взять 7° Ц). Далее выясняется, что та же изотерма соответствует и Форту Франклин. В западной части Аляски для залива Коцебу, где отмечено произрастание *Rubus acaulis*, мы получаем даже несколько более высокую изотерму июля, примерно 9° Ц. Если эту изотерму сравнить с данными о температуре тех областей Азии, где отмечено произрастание *R. arcticus*, var. (ssp.) *grandiflorus* Printz (залив Св. Лаврентия, около 65°20' с. ш.); залив Коньям (около 64°50' с. ш.); Южный Сахалин (около 46° с. ш.), то для заливов Св. Лаврентия и Коньям мы получим изотерму июля примерно в 6°, а для Южного Сахалина — значительно более высокую, примерно 15° Ц.

Сведем эти данные в таблицу и добавим средние температуры за месяц январь и за год, приведя для сравнения также данные о трех местопроизрастаниях *R. arcticus* в Евросибири (оптимальное в Средней Финляндии, в Северной Финляндии и Хатанга в Северной Сибири).

В приведенной нами таблице отсутствуют данные о температуре за август и сентябрь. Эти данные имеют важное значение для выяснения вопроса о плодоношении, но средние температуры этих месяцев нельзя установить для всех представленных в таблице местностей.

В отношении растительности указанные в таблице местности делятся на две группы. Шесть первых входят в тундровую зону, расположенную к северу от полярной границы леса; пять последних относятся к зоне хвойных лесов (тайги), а седьмая местность — Хатанга — лежит на границе этих зон, т. е. на границе лесов и тундры.

Мы видим, что ареал обоих видов рода *Rubus* (особенно *R. arcticus*) относится к бореальной и субарктической зоне хвойных лесов или тайги; лишь во вторую очередь ареал этих видов захватывает и простирающийся далее к северу пояс лесотундры. В собственно тундровой зоне имеются, наоборот, только весьма

Данные средней температуры (в градусах Цельсия) из разных секторов ареала *Rubus arcticus* L. *R. acaulis* Michx.

Сектор ареала	Сев. широта	Зона	Годичн.	Июли	Января	Примечания
Залив Св. Лаврентия (Чукотский п-ов)	65°20'	Тундра	— 7,5	6,0	—22,0	<i>R. arcticus</i> var. <i>grandiflorus</i> Printz
Залив Коньям (Чукотский п-ов)	64°50'	Тундра	— 7,0	6,5	—21,0	<i>R. arcticus</i> var. <i>grandiflorus</i> Printz
Форт Франклин	66°	Тундра	—14,0	8,0	—34,0	Из крайних местонахождений <i>R. acaulis</i>
Мыс Уэльса	61°33'	Тундра	—10,0	8,0	—25,0	Так же
Верхн. остр. Саведж	62°30'	Тундра	—10,0	7,0	—26,0	Так же
Пролив Коцебу (Аляска)	66°	Тундра	— 7,0	9,0	—24,0	Так же
Хатанга (Таймыр)	71°15'	Тундра-тайга	—14,8	8,0	—37,0	Полярная граница плодоношения <i>R. arcticus</i>
Средняя Финляндия	63°	Тайга	2,0	16,0	— 9,5	Оптимальная зона <i>R. arcticus</i>
Северная Финляндия	68°	Тайга	2,0	10,0	около —10,0	<i>R. arcticus</i> плодоносит в благоприятные годы
Оз. Мистассин (Квебек)	50°15'	Тайга	0,0	15,5	—19,4	Оптимальная зона <i>R. acaulis</i>
Остр. Антикости (Квебек)	49°24'	Тайга	1,7	(VIII) 14,0	—11,4	Так же
Южный Сахалин	46°	Тайга	1,0	15,0	—13,0	<i>R. arcticus</i> var. <i>grandiflorus</i> Printz

разбросанные местопроизрастания, которые можно охарактеризовать как форпосты экспансии и существование которых, по-видимому, весьма неустойчиво.

Лесотундра относится по Кёппену (Körpen, 1923, 1938) к поясу полярного климата, где все месяцы имеют среднюю температуру ниже 10° Ц, тогда как зона хвойных лесов лежит в поясе прохладного климата, где 1—4 месяца являются умеренно-теплыми (температура в пределах 10—20° Ц), а остальные месяцы холодные. — И в климатическом отношении Хатанга занимает промежуточное место, так как средняя температура самого теплого месяца (июля) составляет там 8° Ц.

Мы видим, что в Северной Америке полярная граница распространения *R. acaulis* (здесь он уже не плодоносит) проходит в тундре, где температура наиболее теплого месяца 6—9° Ц. При этом северная широта имеет меньшее значение, так как различия температуры на меридиональном протяжении известной широты весьма значительны в зависимости от степени континентальности или океанического климата, от направления ветров, вертикальной высоты области и других факторов. Так, полярная граница больших циркумполярных ареалов (к которым относится и ареал поленики арктической) нередко проходит в восточном полушарии далее к северу, чем это имеет место в западном полушарии.

На полярной границе ареала *R. acaulis* амплитуда средней годичной температуры невелика, колеблясь от —7° до —10° Ц, и только форт Франклин имеет среднюю годичную —14° Ц, что обусловлено относительно холодной зимой (средняя температура января —34° Ц)

Отметим таким образом, что динамике распространения *R. acaulis* положен предел в тех областях, где температура самого теплого месяца не падает ниже 6° Ц, причем зимняя температура, при наличии достаточного снежного покрова, не имеет решающего значения.

Для сравнения условий температуры в оптимальных областях произрастания *R. acaulis* и *R. arcticus* мы можем использовать подробные данные о поленике арктической в Финляндии [Саастамойнен (Saastamoinen), 1931]. Эти данные представлены в вышеприведенной таблице; укажем дополнительно, что оптимальная зона вида расположена в Финляндии на 61°30'—64°30' с. ш., в восточном направлении с меридиональным падением к югу и сужением от Ботанического залива к востоку. Растение встречается здесь в большом количестве и плодоносит обильно. — Мы не имеем соответствующего обзора оптимальной зоны *R. acaulis*, однако, судя по обилию местопроизрастаний, в эту зону входит центральная часть провинции Квебек (в восточной Канаде). Эта оптимальная область простирается, разумеется, в западном направлении, но здесь мы имеем о ней мало данных, за исключением Аляски, где она заходит значительно дальше на север, чем в восточной части Канады, достигая среднего течения Юкона, к северу от 60° с. ш. — Отсутствуют также сведения о характере и размерах оптимальной зоны *R. arcticus* к западу от Урала и в Сибири.

Предполагая, что оптимальная зона *R. acaulis* находится в центральной части Квебека, и сравнивая данные о температуре в бассейне расположенного там озера Мистассин и на острове Антикости (где *R. acaulis* обычен) с таковыми центральной Финляндии, мы получим для *R. acaulis* несколько более низкие данные. Так, температура июля в оптимальной зоне *R. acaulis* 14° и 15,5° Ц, а в таковой *R. arcticus* 16° Ц. Средние годовые температуры соответственно 0° Ц и 1,7° Ц (*R. acaulis*) и 2,0° (*R. arcticus*).

Средняя температура самого холодного месяца года — 9,5° Ц (*R. arcticus*) и —15,0° и 11,1° Ц (*R. acaulis*).

Мы выяснили, правда, в общих чертах, что *R. acaulis* является видом, приспособленным в течение вегетационного периода к несколько более низкой температуре, чем *R. arcticus*; с этим хорошо согласуется и проникновение этого вида далее на север в Канаде, где оба вида имеют в основном все же совпадающие ареалы.

Хотя аутоэкология видов, помимо температуры, зависит от многих других факторов (свет, осадки, эдафические факторы и т. д.) не подлежит сомнению, что различия во всех других факторах являются менее важными в борьбе за существование этих двух видов, чем наличие определенной, достаточно высокой температуры в течение вегетационного периода.

В отношении температуры *R. arcticus* и *R. acaulis* имеют сравнительно одинаковый оптимум, но последний из них довольствуется, как мы видели, несколько более низкой температурой. Оставляя в стороне южную границу ареала, как имеющую менее существенное значение, мы установили, что именно в северных секторах ареала *R. acaulis* обнаруживает большую приспособляемость к климату тундры, чем *R. arcticus*; мы можем утверждать, что как вид он и является результатом именно большей адапционной способности.

Характеризуя восточно-азиатские таксоны *R. arcticus*, var. (ssp.) *grandiflorus* Printz и var. (ssp.) *kamtschaticus* Focke, мы видим, что особенно первый из них представляет собой климатический экотип (расу) или, вернее, это два экотипа (две расы), так как различия в климате между Чукотским полуостровом и Южным Сахалином, откуда они происходят (если исключить океанический характер климата обеих областей), сравнительно велики, и поэтому отщепление этих таксонов от исходного вида должно было стимулироваться различным образом. Сравнение температур показывает, что Чукотский полуостров лежит в поясе тундрового климата, тогда как на Южном Сахалине господствует температура, близкая к температуре оптимальной зоны *R. arcticus*. — К вопросам параллелизма происхождения этих рас мы еще вернемся в последнем (XIII) разделе настоящей работы.

ХIII

ЭВОЛЮЦИЯ ВИДОВ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РЯДА *ARCTICI*

С точки зрения филогенеза жизненной формы ряд *Arctici* занимает важнейшее место в подроде *Cylactis*. Проблемы филогенеза этого ряда интересны не только в аспекте хода эволюции подрода *Cylactis* или всего рода ежевика; они представляют интерес и с точки зрения становления перигляциальной и постгля-

циальной флоры всего северного умеренного и прохладного климатического пояса. Каждый из трех видов группы *Arctici* представляет собой особый этап формирования вида; каждый из них является отличным от других примером статики и динамики вида.

Таксономическая близость филогенетического ряда *Arctici* к ряду *Fragarioides*, виды которого в статическом состоянии произрастают в китайских провинциях Юньнань и Сычуань, а также в Гималаях, ясно указывает на древнюю связь ряда *Arctici* с теми областями, с которыми в настоящее время ареальные контакты видов этого ряда отсутствуют.

Центральным видом филогенетического ряда *Arctici* является имеющий в настоящее время голарктический ареал *Rubus arcticus*. Ареал этого вида не замкнуто-циркумполярный: он отсутствует в восточной части Канады, в Гренландии, Исландии, а в настоящее время и в Англии.¹

На существовавшую ранее материковую связь Европы с Северной Америкой указывали многие исследователи. Из более новых авторов существование древней связи доказал Фернальд (Fernald, 1925, 1929), исходя из общих для обоих материков видов флоры. Однако для реконструкции доледникового ареала *R. arcticus* недостаточно гипотезы о том, что ранее этот вид мог произрастать в Гренландии и Исландии, тем более, что в настоящее время он в Англии отсутствует, а в Скандинавии, по-видимому, исчез в ледниковое время. Вилле (Wille, 1935) показал, что некоторые современные виды Скандинавии должны были погибнуть в ледниковое время также и в оставшихся свободными ото льда областях норвежских нунатаков [по Биргеру (Birger), 1904, к этим видам принадлежала и поленика арктическая], но по окончании ледникового времени снова иммигрировали в Скандинавию с востока. Предположение, что *R. arcticus* уже в доледниковое время произрастал в Исландии и Гренландии, могло бы быть допущено лишь в качестве рабочей гипотезы, так как доказательств этому не имеется. Как мы видели выше, факты говорят о том, что поленика арктическая отсутствует и в атлантической части Канады.

Для выяснения филогенеза *R. arcticus* остановимся еще раз на приведенном выше (раздел XI) предположении Фокке (Focke,

¹ В работе Бэбингтона и Уильмотта (Babington and Wilmott, 10-ое изд., 1932) упоминается (по «English Botany») о произрастании *R. arcticus* в Шотландии. Но эти данные старого источника признаются в указанной работе ошибкой («probably a mistake»). — По старым данным в Англии было два местообитания поленики арктической: остров Мулл (Isle of Mull) и Бен и Гло (Ben и Gloe). Остров Мулл находится у западного побережья Шотландии, на 56°30' с. ш.; Бен и Гло — гористая область, на 56°45' с. ш., входящая в горную систему Грэмпиан, где отдельные вершины достигают высоты более 1000 м. (Локнагар 1154 м). Принимая во внимание расселение *R. arcticus* с помощью птиц, а также исчезновение возникающих местообитаний, нецелесообразно отвергать эти данные, хотя в настоящее время растение в Шотландии и не встречается. С отпадением Англии современная атлантическая дисъюнкция ареала поленики арктической весьма значительна.

1881), что этот вид, возможно, отщепился от северо-американского вида *R. spectabilis*, современный ареал которого в виде узкого пояса простирается главным образом в обращенной к Тихому океану части Британской Колумбии, к западу от Берегового хребта, захватывая также острова Уналашку, Элизабет-Ситку, Кадьяк, область Ванкувера и мыс Св. Ильи.

R. spectabilis, — растение прохладного океанического климата, современный ареал которого является, по-видимому, реликтовым; возможно, что этот вид имел большее распространение в доледниковое время, возможно, что он произрастал также еще на древней, соединявшей Азию с Северной Америкой Беринговой суше. В пользу последней возможности говорит то обстоятельство, что эта ежевика имеет в Японии близкородственный вид, *R. vernus* (Focke pro spp.); весьма вероятно, что оба таксона — сохранившиеся в ограниченных областях реликтовые эндемики.

R. spectabilis в сущности не ежевика, а скорее малина, так как входит в состав подрода *Idaeobatus*. Это сравнительно крупное растение, в 1—2 м высотой, с тройчатыми листьями, с большими красными цветками и желтыми или желтоватыми плодами приятного вкуса, благодаря которым оно культивируется, главным образом, в Северной Америке.

Морфологическая близость *R. spectabilis* и видов филогенетического ряда *Arctici* позволяет прийти к заключению, что прежде всего *R. arcticus* является таксоном, отщепившимся в свое время от этого или какого-либо другого близкого вида. Это отщепление должно было произойти уже в плиоцене, так как новый таксон имел, по-видимому, в доледниковое время больший или меньший ареал. Эволюция жизненной формы, протекавшая в направлении редукции вегетативных частей, дает основание предполагать, что фактором, стимулировавшим отщепление, было становление в конце плиоцена сурового климата с обильными снегами зимами, что обусловило направление адаптации и результатом чего и было возникновение приспособленного к новым экологическим условиям *R. arcticus* и его производных видов.

Пытаясь реконструировать ход становления *R. arcticus* и его производных таксонов, их формирования вместе с формированием ареалов, мы наталкиваемся на значительные трудности. Эти трудности мы можем охарактеризовать следующими, призывающими к осторожности словами Шрётера (Schröter, 1934, стр. 1003): «Результаты исследования генетической географии растений носят в значительной мере гипотетический характер, и почти всегда имеются возможности толковать эти гипотетическим путем полученные результаты различным образом». Выяснение путей формирования какого-либо растения предполагает наличие геологически, палеонтологически, климатологически и исторически обоснованных фактов; особенно отсутствие или недостаточность палеонтологического материала, как это, к сожалению, имеет место

в отношении рода ежевика, требует крайней осторожности во избежание ошибочных выводов.

Следует полагать, что позднейшие этапы эволюции травянистой группы *Arctici* непосредственно связаны с ледниковыми временами, и в этом кроются главные трудности реконструирования хода эволюции этой группы, так как не только выпало некоторое число доледниковых последовательных звеньев (видов), о которых мы можем иметь лишь гипотетическое представление, но и отсутствуют фактические данные о доледниковых ареалах тех видов, которые в известных областях консервации избежали гибели в ледниковые времена.

В связи с этим важно было точно определить современные ареалы видов ряда *Arctici*; было необходимо выяснить факторы, под воздействием которых установились границы этих ареалов, изучить экологию и ценологию видов, а также выяснить таксономическую градацию их взаимного родства. Рассмотрению этих проблем и были посвящены предыдущие разделы работы, в которых автор стремился хотя бы в общих чертах реконструировать историю становления видов *Arctici* в рамках подрода *Cylactis*.

Мы логически приходим к выводу, что *R. arcticus* сформировался как вид в доледниковый период похолодания, т. е. в плиоцене. Это был период становления доледникового бореального климата и в зависимости от него бореальной флоры, период, закончившийся наступлением ледникового времени. Поскольку нити филогенетического становления всех видов подрода *Cylactis* ведут территориально в центральный и юго-западный Китай, мы имеем основания предполагать, что уже в плиоцене в более прохладных поясах вертикального климата гор указанных областей Китая сформировались или находились в процессе формирования травянистые, низкорослые виды рода *Rubus*, произрастающие там и в настоящее время (виды филогенетического ряда *Fragarioides*). К этим статическим видам Китая (и Гималаев) весьма близок филогенетический ряд *Arctici*, один из видов которого (*R. arcticus*) оказался способным образовать обширный современный ареал.

Один из доледниковых, весьма близких к вышеупомянутым филогенетическим рядам и впоследствии элиминированных таксонов и должен был путем скачкообразного отщепления или гибридизации с *R. spectabilis* (или с другим близким, также исчезнувшим видом) образовать поленику арктическую, обладающую огромным потенциалом расселения и задолго до ледникового времени образовавшую ареал в бореальной Евразии и Северной Америке. Учитывая изначальную роль Китая в формировании видов, входящих в подрод *Cylactis*, а также ограниченный в настоящее время побережьем Тихого океана *R. spectabilis* и близкородственный ему японский вид, мы можем предполагать, что очагом происхождения нового таксона были тихоокеанские области к северу от 55° с. ш., т. е. области, где в доледниковое

время существовала соединявшая Азиатский и Американский материки Берингия. Таким образом, большая атлантическая дисъюнкция современного ареала *R. arcticus* не возникла секундарно в ледниковое время, а является древней дисъюнкцией, областью, в которой этот вид нигде (за исключением Шотландии) никогда не произрастал.

Тектоническое погружение древней Берингии прервало связь между евразийской и северо-американской частями ареала уже сформировавшейся как вид поленики арктической, тогда как наступление ледникового времени явилось причиной ее катастрофической гибели в обширных частях ареала и образования соответствующих областей консервации на территориях, удаленных от края материкового льда.

Наступление ледникового времени обусловило гибель весьма многих, неспособных к адаптации видов; с другой же стороны, оно стимулировало адаптивные изменения у видов, обладавших более или менее значительным потенциалом приспособляемости.

Одним из таких таксонов, сформировавшихся уже в ледниковое время или в конце плейстоцена, мы считаем *R. stellatus*, современный ареал которого ограничивается Аляской, островами Берингова моря и островами, расположенными у северной части тихоокеанского побережья Британской Колумбии. Возникнув в условиях прохладного океанического климата, этот вид пребывает в настоящее время в статическом состоянии, сохраняясь в границах своего ареала. Выше (см. раздел XI) было указано, что *R. stellatus* должен был когда-то иметь более компактный и обширный ареал.¹

Происхождение *R. stellatus* непосредственно связано с *R. arcticus*, на что указывают и встречающиеся иногда у первого из них тройчатые листья. Представляется вероятным, что этот вид отщепился от *R. arcticus* или какого-нибудь другого близкого таксона в условиях весьма прохладного океанического климата в то время, когда возникла связь арктического моря с Тихим океаном путем образования Берингова пролива и моря, что сделало возможным проникновение холодных арктических вод в Тихий океан. — Число хромосом *R. stellatus* неизвестно, чем затрудня-

¹ *R. stellatus* (под названием *R. arcticus*) был собран Куртаховым в 1909 г. близ деревни Ключевской на востоке Камчатки. На этикетке экземпляра, хранящегося в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, имеется надпись карандашом: «... вероятно, было собрано на Беринговом острове, а не на Камчатке. В. Комаров». В. Л. Комаров предполагал, следовательно, ошибку и думал, что данный экземпляр *R. stellatus* фактически происходит с входящего в Командорский архипелаг Берингова острова. Мы имеем здесь дело с типичными индивидами *R. stellatus*: растение высотой в 8 см, один из двух индивидов цветковый; длина лепестков 1,5 см, ширина 3 мм. — Исходя из труда «Флора СССР» (Юзефчук, в X томе, 1941), где акцентируется указанное Гультенем (Hultén, 1930) местопроизрастание *R. stellatus* на Камчатке, мы придерживаемся той же точки зрения. Дедуктивные доказательства в пользу этой точки зрения приведены в разделе XI настоящей работы.

ются предположения о характере его происхождения. Возможно, что мы имеем дело с видом, число хромосом которого не диплоидное ($2n = 14$), а полиплоидное; в пользу этого предположения говорит способствующий возникновению полиплоидов суровый климат. На то, что у *R. stellatus* есть известное сходство с имеющей перигляциальное происхождение морошкой приземистой (*R. chamaemorus*), указывают кожистая консистенция и лопастная форма его листьев. Значительная толщина листьев часто свойственна арктическим видам, и у представителей *R. arcticus* в горной тундре также сравнительно толстые, кожистые листья (см. раздел XI).

R. stellatus является, следовательно, таксоном ледникового времени, сформировавшимся в области современного Берингова моря или на Аляске. Поскольку Аляска в плейстоцене была на большом протяжении свободна ото льда [Симмонс (Simmons) 1913, Колеман (Coleman) 1926, Андерсон (Anderson) 1936], там были возможности для сохранения и распространения субарктических видов, а также для отщепления новых, приспособляющихся к холодному климату таксонов. *R. stellatus*, имея генетически некоторые общие черты с *R. chamaemorus*, сохранился, в противоположность последнему, в статическом состоянии. Его камчатское местопроисрастание является реликтовым, уцелевшим от обширного когда-то ареала вида (см. ареал, рис. 24).

Наибольшей сложностью в филогенетическом ряду *Arctici* отличается проблема *R. acaulis*. Рассматривая подробнее поленику бесстебельную (см. раздел XI), мы остановились на вопросах ареала этого вида и выдвинули некоторые установки. Задача настоящего раздела — исходя из этих установок, выяснить характер родства этого вида с поленикой арктической. Вторая задача — установить способ его возникновения, ход эволюционного развития до настоящего времени и его вероятное направление в будущем, поскольку этот таксон еще не сформировался окончательно.

Происхождение поленики бесстебельной, как и поленики звездчатой, непосредственно связано с плейстоценом, по крайней мере, с его конечной стадией, — северо-американской Висконсинской фазой оледенения. Выше мы неоднократно касались ледникового времени в Северной Америке; в настоящем разделе мы сделаем это в связи с вопросами консервации флоры в ледниковое время.

Проблемам плейстоцена в Старом и Новом свете посвящено немало исследований. Остановимся на некоторых из них, посвященных ледниковому времени в Северной Америке, особенно на тех работах, в которых рассматриваются вопросы формирования флоры в связи с плейстоценом. В большей или меньшей мере на этих проблемах останавливались Симмонс (Simmons 1913), Фернальд (Fernald, 1925, 1929) и Мари-Викторен (Marie-Victorin, 1929, 1935, 1938). С точки зрения геологии четвертичного периода важное значение имеют исследования Колемана (Coleman) (особенно его работа, вышедшая в 1926 г., которая имеет свод-

ный характер и на которой основывается Мари-Викторен в своем анализе отношений северо-американской бореальной флоры и плейстоцена)

Во время максимального оледенения Северной Америки большая часть материка примерно до 70° северной широты была покрыта льдом (см. границы оледенения на карте ареалов, рис. 21). Однако значительная часть арктического архипелага Америки, который в плейстоцене, по-видимому, еще не имел характера архипелага, а представлял собой северную оконечность материка, оставалась свободной ото льда в течение всего ледникового времени. К числу таких не подвергшихся оледенению областей относится северная часть арктического архипелага — остров Бэнкса, о. Сомерсет, полуостров Бутия и весь обширный остров Баффина до его южной оконечности на 62° с. ш. (за исключением северо-восточного, обращенного к Гренландии полуострова Камберленд, который был покрыт льдом); наконец, были свободны от ледяного покрова все еще далее к северу расположенные части современного архипелага, включая остров Элсмира с его северными частями, землями Гринелля и Гранта. В западной части материка была свободна ото льда большая часть Аляски, особенно область, обращенная к Берингову проливу, и внутренняя часть полуострова; вдоль побережья Тихого океана большой ледяной клин простирался от т. н. Кордильерского ледникового щита до Алеутских островов; этот клин был обусловлен наличием Берегового хребта и представлял собой продолжение материкового льда вдоль горной цепи. Местным оледенением было охвачено также северное побережье Аляски.

По вопросу о свободных ото льда территориях как о возможных областях консервации ледниковой флоры существуют различные точки зрения.

Большинство относящихся сюда проблем связано с консервацией арктических видов и поэтому не входит в рамки настоящей работы, поскольку ни один из таксонов ряда *Arctici* не является собственно арктическим видом и, следовательно, не был способен сохраниться так далеко на севере, тем более, что виды ряда *Arctici* отсутствуют в настоящее время во флоре арктического архипелага Америки, и современный ареал одного из них (*R. acaulis*) лишь задевает южную часть названного архипелага. Таким образом, оставшаяся свободной ото льда территория современного арктического архипелага Америки в качестве области консервации видов *Arctici* полностью отпадает.

На втором месте стоит вопрос о консервации в ледниковое время представителей ряда *Arctici* в нунатаковых областях северо-восточной Канады. Как уже выше указывалось в отношении Торнгейтских гор, *R. acaulis* в этих областях в настоящее время вообще отсутствует и встречается лишь в южной части гор, в местах, расположенных невысоко над уровнем океана, тогда как

о произрастании поленики бесстебельной на расположенном далее к северу мысе Чидли вполне определенных данных не имеется.

Таким образом, было бы гипотетичным утверждать, что *R. acaulis* мог принадлежать к числу тех видов, которые сохранились в нунатаках и стали оттуда снова распространяться после отступления материкового льда. Из работ Мари-Викторена (там же) видно, что реликтовые виды нунатаков Канады, действительно, старые, статические таксоны без прогрессирующих ареалов, древнее происхождение которых указывает на Канадские Кордильеры и Аляску. *R. acaulis*, напротив, группа популяций с прогрессирующим ареалом, мигрировавшая позднее в нунатаки полуострова Гаспе; ввиду скачкообразного распространения ряда *Arctici* такое предположение не представляется гипотетичным.

Аляска является единственной возможной областью консервации филогенетического ряда *Arctici* в ледниковое время. Территория Аляски на большом протяжении оставалась свободной от ледяного покрова, и мы можем предполагать, что обращенные к югу склоны защищенных горами долин были здесь такими местами консервации. Симмонс (Simmons, 1913, стр. 163) полагает, что самой обширной областью консервации флоры в ледниковое время была территория, расположенная на запад от реки Макензи, что фактически соответствует территории Аляски и Юкона. Если на Аляске существовали такие области консервации *R. arcticus*, то логически следует прийти к выводу, что именно там, в условиях достаточно сурового климата, создались возможности отщепления поленики бесстебельной от поленики арктической.

На приложенной к настоящей работе карте распространения поленики арктической и поленики бесстебельной в Северной Америке (рис. 21) границы максимального оледенения проведены по Андерсону (Anderson, 1936). Выясняются два интересных факта:

1. Самая юго-западная, небольшая часть ареала обоих указанных видов в США является единственным местом, где граница ареала проходит несколько южнее границы максимального оледенения.

2. Одна из наиболее скученно заселенных областей ареала поленики арктической и поленики бесстебельной находится на Аляске, в бассейне реки Юкона, на территории, которая никогда, даже во время максимального оледенения, не была покрыта льдом.

Эти два факта являются веским доводом в пользу того, что область консервации *R. arcticus* в ледниковое время и территория, на которой *R. acaulis* отщепился от первого, находятся в вышеуказанной части Аляски. А в центральную и восточную часть обширного ареала обоих видов в Северной Америке виды эти иммигрировали по окончании ледникового времени из Аляски.

Таким образом, отщепление *R. acaulis* как таксона произошло в ледниковое время на Аляске. Предположение о том, что обусловленная ледниковым временем дивергенция поленики бессте-

бельной имела место в южных областях консервации *R. arcticus*, значительно южнее больших озер, будучи вызвана положением края материкового льда, представляется маловероятным, хотя из числа ученых Союза ССР Вульф (1944, стр. 337) подчеркивает, что в Северной Америке на юг от края льда простиралась сравнительно узкая тундровая зона, переходившая далее к югу в лесную зону.

Так или иначе, в пользу «молодости» *R. acaulis* говорит то обстоятельство, что он представляет собой еще находящийся в стадии формирования таксон и тесно связан с *R. arcticus*.

Майр (Maug, 1944) говорит (цитируем в переводе): «Каждым новым исследованием подтверждается то положение, что виды происходят от групп индивидов, которые под воздействием физических или биологических препятствий были изолированы от других членов той же популяции и отщепились в течение этой изоляции. Представление об изолированной популяции как о нарождающемся виде имеет наибольшее значение с точки зрения происхождения видов».

В этом четко сформулированном положении Майра мы можем видеть исходную точку для понимания процесса формирования поленики бесстебельной как возникающего вида, хотя Майр рассматривает проблему происхождения животных видов. Дивергенция какого-либо нового таксона (скачкообразным путем или в качестве гибрида) от уже существующего не означает еще становления нового сформировавшегося вида. Для этого необходима изоляция отщепившихся таксонов от большой популяции вида; изоляция препятствует гибридной сегрегации обладающего отличительными свойствами нового таксона с типичными представителями популяции, тогда как в противном случае возникшая дивергенция неизбежно нивелировалась бы.

Если *R. acaulis* окончательно не сформировался в качестве вида, а находится еще в фазе формирования, то это обусловлено его общим ареалом с *R. arcticus*, в пределах которого не создались возможностей для необходимой изоляции. Гибридизация популяций вида (в данном случае *R. arcticus*) с популяциями отщепившегося таксона (*R. acaulis*) была причиной наступления этапа, замедляющего видовое становление последнего. Гультен (Hultén, 1946) показал постоянно происходящие скрещивания обоих таксонов на Аляске; само собою понятно, что такая гибридизация — обычное явление повсюду, где оба таксона произрастают вместе.

Возникает вопрос, не имеется ли на протяжении общего ареала поленики арктической и поленики бесстебельной таких областей, где последняя произрастает отдельно и где таким образом невозможна сегрегация. Такая область имеется, по-видимому, в атлантической части Канады (область флоры Лаврентия); представляется вероятным, что такие области встречаются и в рассмотренной выше тундровой зоне Канады; такими же

являются, по-видимому, и южнее расположенные обособленные местопрорастания *R. acaulis* в Скалистых горах.

Процессы отщепления поленики бесстебельной, очевидно, протекали и протекают в настоящее время политопно, т. е. климатически-экологически обусловленные явления дивергенции наблюдаются в нескольких или даже во многих частях ареала. В таком случае становление политопно возникающих новых таксонов (экотипов), их дальнейшее формирование происходит в большей или меньшей степени различно, в зависимости от экологических условий данного местопрорастания. Таким образом, отщепившиеся популяции *R. acaulis* теоретически представляют собой ряд новых зачатков вида, окончательному формированию которых препятствует постоянная гибридизация с поленикой арктической.

Поскольку политопные таксоны *R. acaulis* монографически еще не изучены, их систематический анализ представляется невозможным. И так как виды по своей таксономической амплитуде не одинаковы и теоретически не могут быть таковыми, то мы вправе рассматривать *R. acaulis* в качестве полиморфного, находящегося в фазе становления таксона.

При сравнении разновидностей (экотипов или рас) *R. arcticus*, var. (ssp.) *grandiflorus* Printz и var. (ssp.) *kamtschaticus* Focke с *R. acaulis* выясняется, что при возникновении новых таксонов наблюдается иногда известный параллелизм. Для *R. acaulis* весьма характерен низкий рост, в особенности же более крупные цветки, чем у поленики арктической, особенно при сравнении с карликовыми индивидами последней. Но в отношении формы цветков, особенно лепестков и чашелистиков *R. acaulis* и отщепившиеся разновидности поленики арктической на Дальнем Востоке пошли различными путями. Это пример различной изменчивости, обусловленной различными экологическими и географическими факторами; мы убеждены в том, что *R. acaulis* и, по меньшей мере, *R. arcticus* var. (ssp.) *grandiflorus* Printz являются примерами дивергенции и что они до конца будут идти различными путями к образованию новых близкородственных видов.

Для характеристики филогенеза рода ежевика мы даем в конце специальной части работы соответствующую наглядную схему (рис. 26) Назначение этой схемы — иллюстрировать приводимые в работе обоснования того положения, что процесс филогенеза рода ежевика был весьма длительным; его начало восходит к конечной фазе мелового периода, когда, по-видимому, стали формироваться древовидные изначальные типы рода. За одним исключением эти изначальные типы не сохранились до настоящего времени.

Исходные типы современных ежевик, в свою очередь, происходят из палеогена. Эти исходные типы имеют жизненную форму шиповато-полулазящих, снабженных крепкими крючковидными шипами растений; жизненные формы этого склада и в настоящее

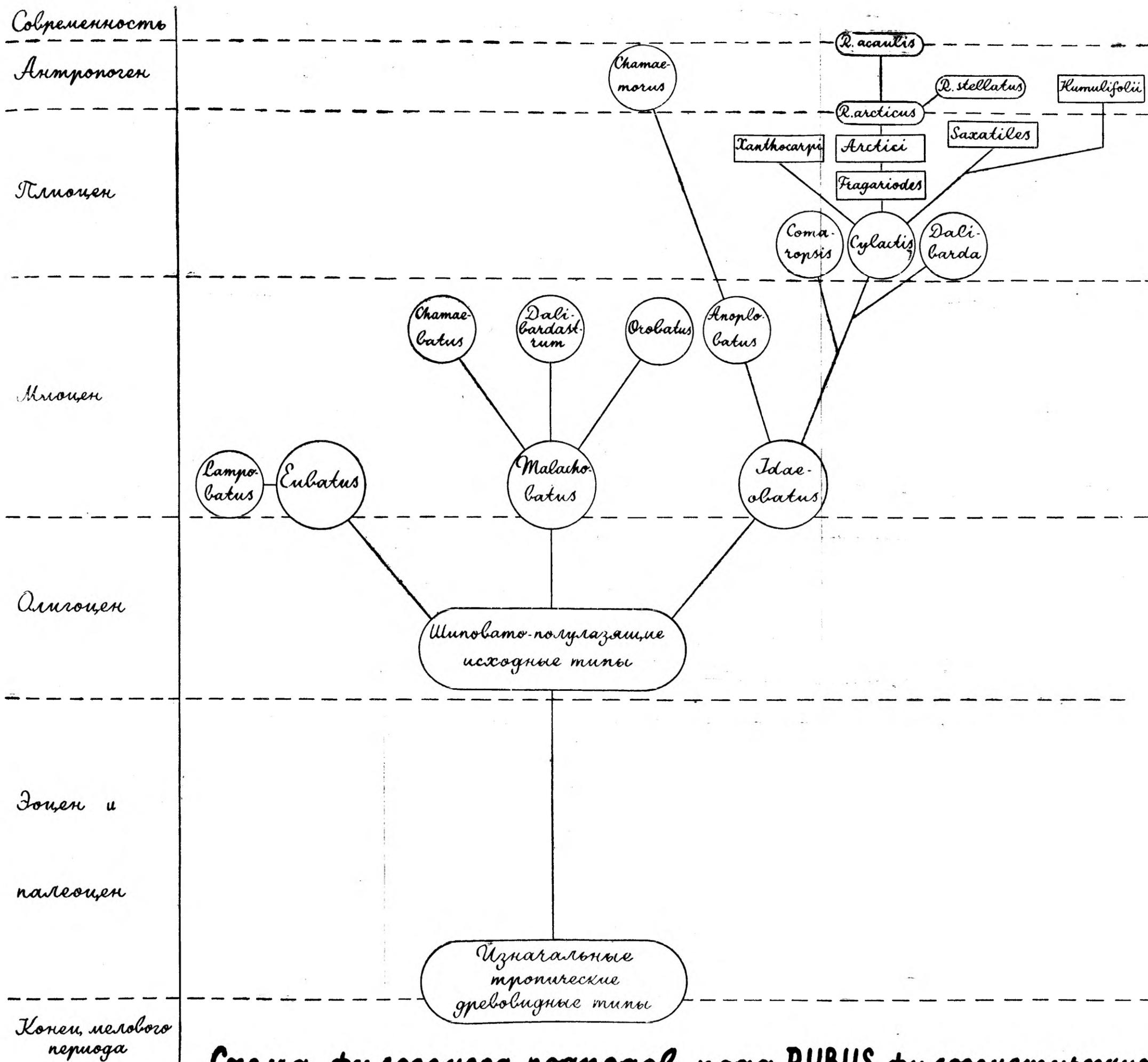


Схема филогенеза подродов рода RUBUS, филогенетических рядов и видов подрода CYLACTIS

Рис. 26. Схема филогенеза подродов рода *Rubus*, филогенетических рядов и видов подрода *Cylactis* (на русском языке приложена также к автореферату диссертации).

время широко распространены в субтропических странах и в субтропическом поясе гор тропических стран.

Типом производным от субтропического шиповато-полулазящего является тип ежевики с полуодеревенелыми турионами. Этот склад жизненной формы происходит из неогена и представляет собой переход к самому молодому, травянистому типу, который стал формироваться в плиоцене и филогенез которого продолжался в течение всего антропогена до настоящего времени.

Схема филогенеза ежевик, данная на рис. 26, доведена до филогенетических рядов лишь в подроде *Cylactis* и до видов в филогенетическом ряду последнего *Arctici*, который является основной темой настоящего исследования.

Arctici — пластичный филогенетический ряд. Большую динамику распространения имеют два его вида — *R. arcticus* и *R. acaulis*. Как видно из схемы, формирование вида *R. acaulis* продолжается и в настоящее время, давая возможность проследивать процесс становления вида в сложных экологических условиях прохладно-бореальной и субарктической областей.

НЕКОТОРЫЕ ВЫВОДЫ ПРАКТИЧЕСКОГО ХАРАКТЕРА

С точки зрения интенсивно развивающегося в Советском Союзе социалистического строительства может показаться нелогичным, что в настоящем исследовании только частично затрагиваются связанные с родом ежевика важные проблемы прикладного характера, — вопросы хозяйственного использования и рациональной селекции отдельных видов этого растительного рода.

Эти в достаточной мере актуальные вопросы не нашли рассмотрения в настоящем, отчасти теоретическом исследовании, посвященном эволюции ежевик, по той причине, что они сами по себе образуют особый круг проблем прикладной ботаники, которые целесообразнее решать в рамках специальной работы. В связи с настоящим исследованием у автора накопился фактический материал и для работы в этом направлении.

Мы остановимся здесь лишь вкратце на практическом, народнохозяйственном значении тех групп ежевик, которые были главным объектом исследования в настоящей работе, т. е. видов филогенетического ряда *Arctici*.

В работе неоднократно подчеркивается проявляющаяся в естественном отборе эволюционная пластичность основного вида ряда *Arctici*, поленики арктической, обусловившая возникновение двух близкородственных видов, — северо-американской поленики бесстебельной и поленики звездчатой в районе Берингова моря и Аляски.

Далее в работе неоднократно указывается на наблюдаемые на протяжении обширного ареала поленики арктической таксономические явления дивергенции в пределах этого вида, наилучшим

примером которых являются кожистолистные популяции нагорных тундр Сибири и в особенности две производных разновидности (подвиды) океанического климата Дальнего Востока, var. (ssp.) *grandiflorus* Printz и var. (ssp.) *kamtschaticus* Focke.

Поленика арктическая, а также отщепившиеся от нее близкородственные виды имеют очень ароматичные, высококачественные плоды, которые весьма ценятся в ликерном производстве и были бы вполне пригодны в качестве добавления к ягодным консервам для повышения их вкусовых качеств.

Во Франции пытались в свое время культивировать поленику арктическую, но это не дало результатов. В последнее время удовлетворительные и хорошие результаты в этом направлении были получены в Союзе ССР и в Финляндии.

Ввиду самостерильности поленики арктической в южных секторах ее обширного ареала, ее культура и селекция несомненно являются более перспективными в оптимальных областях ареала (в Финляндии, между 62° и 65° — 66° с. ш., т. е. значительно севернее Эстонской ССР)

Однако введение в культуру одного, хотя бы и широко распространенного вида далеко не исчерпывает всех возможностей, так как отщепившиеся от поленики арктической таксоны также имеют плоды высокого качества, особенно поленика бесстебельная и поленика звездчатая. Поэтому не будет преувеличением утверждать, что селекция таксонов ряда *Arctici* имеет многообещающие перспективы, поскольку, применяя современные методы, селекционер должен продолжать длительно протекавший естественный отбор одной эволюционной пластичной растительной группы.

Очевидно, что в связи с культивированием поленики арктической сама собой возникала и возникает потребность в ее селекции.

Поленика звездчатая, плоды которой охотно собирает и использует население Командорских островов (Васильев, 1957), — вид прохладного океанического климата, и его культура в соответствующих климатических условиях также могла бы быть перспективной. То же самое можно предполагать и о двух разновидностях (расах) поленики арктической в прохладноокеаническом климате, var. (ssp.) *grandiflorus* и var. (ssp.) *kamtschaticus*. Сведения о плодах и плодоношении этих таксонов, к сожалению, отсутствуют почти полностью.

Имеющиеся данные говорят о том, что таксоны филогенетического ряда *Arctici* не являются растениями, произрастающими лишь на кислотных почвах, что, разумеется, значительно облегчает их культуру и селекцию. Так, поленика арктическая культивируется на нейтральных почвах. И относительно поленики звездчатой нам известно (Васильев, там же), что на Командорских островах она произрастает не только в болотистых местах, но и на более сухих склонах холмов.

Выдвинутые нами задачи отчасти прикладного, практического характера несомненно могут быть разрешены, но автор настоящей работы, не будучи селекционером, не имеет возможности заняться их претворением в жизнь. Возможно, что и эти строки не в состоянии будут дать толчок для работы в указанном направлении. Однако потребность в решении намеченных здесь задач рано или поздно созреет, и найдутся исследователи, которые возьмут на себя этот благодарный труд.

КРАТКАЯ СВОДКА ОСНОВНЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Методы изучения, применяемые филогенетической географией растений, убедительно доказывают, что колыбель покрытосеменных растений находилась в юго-восточной Азии (в древней Кайтайзии). Так, во флоре юго-восточной Азии еще и поныне наблюдается необыкновенное богатство древних эндемиков не только среди видов и родов, но и семейств.

2. Возникновение видов ежевик протекает разными путями. Возраст близтропических полулазящих и бореально-травянистых видов неодинаков. Неодинакова и их систематическая градация.

3. Первым основным и важным фактором происхождения субтропических ежевик древнего склада является палеоген, унаследовавший некоторые изначальные типы, по всей вероятности, уже с конца мелового периода.

4. Вторым важным фактором происхождения ежевик является плиоцен с последовавшим за ним плейстоценом и древним голоценом (временем дриадовой флоры). Изменившиеся к худшему условия существования стимулировали эволюцию всей органической жизни в плиоцене и в начальных стадиях антропогена. Эволюционные процессы этого направления продолжают идти и в настоящее время. Геохронологически второе эволюционное направление намного короче первого.

5. Филогенетическая систематика ежевик не носит прогрессивного характера. У молодых производных типов в репродуктивных органах сохранились древние признаки данного рода.

6. В противоположность этому, в филогенезе жизненной формы ежевик наблюдается непрерывный прогресс. В связи с этим приспособительные процессы систематического развития и эволюция жизненных форм рода ежевика протекали дивергентно. Вследствие этого у ежевик по их жизненной форме обыкновенно определяется и разграничение видов. За исключением видов шиповников (*Rosa*), в семействе розоцветных, а также и во многих других семействах покрытосеменных, редко встречаются формы, аналогичные древним жизненным формам ежевик. Одно из таких исключений наблюдается в боливийских Андах, где наряду с шиповатыми видами ежевик подрода *Orobatus* произрастают поразительно сходные по своей жизненной форме конвергентные виды

Serjania из систематически отдаленного семейства сапиндовых (*Sapindaceae*).

7 Древнейшие, изначальные древовидные типы ежевик, за одним исключением *Rubus arbor*, не дошли до нашей эпохи. Нынешние лазающие ежевики субтропиков являются уже производным типом от древовидной формы ежевик конца мелового периода и палеогена.

8. Древние, но не изначальные типы рода ежевик характерны для субтропического подрода *Malachobatus*. Аналогичные типы встречаются и в других подродах. Это — унаследованные из олигоцена и миоцена полулазающие растения со слабо развитой скелетной осью и с сильными искривленными шипами, при помощи которых они, стремясь к свету, прикрепляются к близкорастущим деревьям и кустарникам. При отсутствии опоры они свисают к земле. Листья их вечнозеленые. Скелетные оси деревянистые, реже (у более молодых типов) полуодеревеневшие турионы. Древняя, но уже производная, жизненная форма ежевик характерна и в настоящее время для не очень тенистых влажных лесов и кустарников субтропических стран. Некоторые из представителей старого типа оказались способными к широкому распространению. Они приспособились к условиям бореального климата и представляют собой разные формы эволюционных адаптаций.

9. Представители древней жизненной формы ежевик филогенетически консервативны. В связи с близостью тропиков, ледниковый период мало стимулировал возникновение новых форм в циклах субтропического подрода *Malachobatus*. Полиморфизм филогенетического ряда *Moluccani* этого подрода — узкоморфологический полиморфизм, который был стимулирован не ледниковым временем, как это происходило в бореальных странах, но был обусловлен или внутренней динамикой ряда, или же стимулирован орогенетическими процессами.

10. Тип сборной сочной многокостянки малины по своему происхождению старше типа сборной сочной многокостянки ежевики, так как он характерен для древнего подрода *Malachobatus*. В морфогенезе систематических признаков тип плода малины унаследовали и некоторые более молодые, производные подроды ежевик.

11. Виды подрода *Idaeobatus* по строению плода в виде сборной многокостянки очень близки к видам подрода *Malachobatus*. Плоды типа малины носят более древний характер, в то время как полуодеревеневшие турионы видов подрода *Idaeobatus* представляют собой новый этап в филогенезе жизненной формы ежевик, ведущей свое происхождение от древесных представителей рода к травянистым. *Idaeobatus* — широко распространенный подрод. В отличие от *Malachobatus*, часть представителей этого подрода приспособилась к климату бореальных, а некоторые даже к климату субарктических стран.

12. Виды подрода *Eubatus* принадлежат к древнему полулазящему типу, но плоды этих настоящих ежевик по своему строению отличаются от малино-плодов подродов *Malachobatus* и *Idaeobatus*. У видов из подродов *Malachobatus* и *Eubatus* в настоящее время, кроме южной Японии, нет ареального контакта. Подрод *Malachobatus* распространен в пределах от юго-восточной Азии до Северной Австралии и до острова Мадагаскара. Подрод *Eubatus* в основном является подродом Нового Света. Европейские и западно-азиатские ареалы его видов — вторичного происхождения.

13. Различия в строении плодов, наличие турионов и обособленное положение ареалов видов подрода *Eubatus*, по сравнению с представителями подрода *Malachobatus* вызвали создание гипотезы о полифилетическом происхождении старых подродов рода *Rubus*. Но это только гипотеза. Дивергенция древних ежевик, по мнению автора, должна была пройти уже в палеогене, когда конфигурация океанов, морей и материков была совершенно иная. Только этим обстоятельством и объясняются большие, отчасти трудно понимаемые различия в пространственном размещении ареалов этих двух древних подродов.

14. Пространственное размещение небольшого близкостоящего к *Malachobatus* подрода *Lampobatus* отчасти совпадает с размещением видов подрода *Malachobatus*. Дивергенция подрода *Lampobatus* произошла также в палеогене или в начале неогена.

15. Происхождение бореально-травянистых представителей рода *Rubus* было вызвано начавшимся в плиоцене похолоданием. В это время стали возникать стимулированные ухудшением климата новые, вегетативно редуцированные таксоны ежевик, приспособившиеся к суровым условиям бореальной зимы с ее обильным снегом. У бореальных ежевик параллельно с редукцией жизненной формы произошла и редукция шипов.

16. Ряд *Arctici* в ходе филогенеза стоит на ключевой позиции в подроде *Cylactis*. Разрешение проблемы становления отдельных видов ряда *Arctici* важно для установления хода филогенеза как для рода *Rubus*, а в конечном счете и для выяснения проблем становления перигляциальной и послеледниковой флоры умеренных и умеренно-холодных стран вообще. Каждый из трех представителей ряда *Arctici* является примером становления видов на различных стадиях и представляет собой несходный пример разных степеней эволюционной динамики или статики видов.

17. Систематически родственный и сходный по жизненной форме с филогенетическим рядом *Arctici*, но более древний ряд *Fragarioides* представлен тремя эндемиками в горных областях центрального и юго-восточного Китая и Гималаев. Виды ряда *Fragarioides* утратили эволюционную динамику, но они указывают на былые, уже давно прерванные ареальные связи с бореальными видами ряда *Arctici*. Для понимания эволюции ряда *Arctici* они представляют исходную позицию.

18. Из этого вытекает, что, как дифференциация, так и расселение ежевик бореального склада в вертикальных зонах старше, чем в горизонтальных или, иными словами, дифференциация и распространение бореально-травянистых жизненных форм ежевик начались в горных зонах теплых стран намного раньше, чем в бореальных равнинных областях.

19. Ежевика по характеру генезиса жизненной формы является пластичным родом. На ухудшение условий жизни в неогене и антропогене некоторые группы ежевик реагировали сокращением жизненного цикла. Это сильно ускорило темп их филогенеза.

20. Позднейшие этапы эволюции бореально-травянистых представителей филогенетического ряда *Arctici* непосредственно связаны с ледниковым временем и голоценом.

21. Адаптация бореально-травянистых ежевик к условиям умеренного и умеренно-холодного климата — явление регрессивного анагенеза.

22. Жизненные формы поленики желтоплодной, каменистой, хмелелистной и поленики арктической наглядно иллюстрируют дивергентный ход регрессивного анагенеза в подроде *Cylactis*. Жизненная форма морошки приземистой носит близкий к ним характер.

23. Сравнительно близкое систематическое родство видов ряда *Arctici* с малиной замечательной (*Rubus spectabilis* из подрода *Idaeobatus*) подтверждает одну из более ранних гипотез, по которой именно поленика арктическая в плиоцене дивергировала от названной или от какой-то другой, близкой к ней малины. Становление этого вида завершилось уже в суровых условиях ледникового времени.

24. Дивергенция поленики звездчатой от поленики арктической или от какого-нибудь близкого к ней вида произошла в плейстоцене — в условиях холодного океанического климата, т. е. в иных условиях, чем дивергенция поленики бесстебельной.

25. Находящаяся в стадии видового становления поленика бесстебельная — самый молодой таксон филогенетического ряда *Arctici*. Начало ее дивергенции от поленики арктической могло иметь место в условиях ледникового времени на свободных ото льда территориях Аляски. Поленика бесстебельная имеет с поленикой арктической почти общий канадский ареал. Отсутствие необходимой изоляции вызвало затяжку в становлении ее как вида. Карликовые формы поленики арктической из сибирских горных тундр (гольцов) не идентичны с канадской поленикой бесстебельной. У поленики арктической цветы намного меньше, чем у поленики бесстебельной.

26. *Rubus castoreus* Laest., найденный в центральной Эстонии (в Каансоо), является несомненно гибридом поленики арктической и костяники каменистой, однако не краснолепестковой формой последней.

27 *Rubus arcticus* var. *grandiflorus* Ledeb. и *R. arcticus* var. (ssp.) *grandiflorus* Printz не идентичны. Первое название — синоним поленики бесстебельной; второе — название разновидности (подвида) поленики арктической, возникшей в условиях прохладного океанического климата, так же как и *Rubus arcticus* var. (ssp.) *kamtschaticus* Focke.

28. В зависимости от орнитохории, распространение прогрессивных видов ряда *Arctici* — поленик арктической и бесстебельной частично носит скачкообразный характер. У статической поленики звездчатой подобного распространения не наблюдается или она крайне ограничена.

29. Октоплодная морошка приземистая возникла в условиях перигляциальных зон ледникового времени. Тундры и бореальные верховые болота — вторичные обиталища этого вида.

30. Из ежевик наиболее ярко выраженным характером неотенического растения отличается морошка приземистая.

31. Методы исследования филогенеза ежевик бореально-травянистого типа применимы и для исследования других бореальных и субарктических семейств, родов и видов покрытосеменных.

32. Детальное изучение жизненных форм ежевик близкотропических стран — задача будущих исследований; они не могут быть выполнены без применения соответствующих экспериментальных методов в природных условиях.

33. Многие ягодно-плодовые ежевики имеют важное значение в народном хозяйстве. Они уже давно введены в культуру; их отбор произошел в давние времена. Это — культурные малины и виды черноплодных северо-американских ежевик. Число же видов со съедобными плодами намного превышает число ежевик, применяемых в культуре. Поэтому вполне перспективно введение в культуру и отбор подходящих для селекции новых видов ежевик.

34. Плоды эволюционно пластичных видов поленик филогенетического ряда *Arctici* из подрода *Cylactis* отличаются высокими вкусовыми качествами; поэтому важен отбор пока ограниченно введенной в культуру на севере СССР поленики арктической (*Rubus arcticus*) и ее климатических рас.

ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В. 1944. География растений. М.
- Американский север. 1950. Географический сборник переводных статей, под общ. ред. Н. Н. Барановского. М.
- Андреев В. Н. 1931. Материалы к флоре северного Канина. Тр. бот. муз. Акад. наук СССР, XXIII.
- Баранов П. А. 1954. Полиплоидию на службу советскому сельскому хозяйству. Бот. журнал, XXXIX, № 2.
- Баранов П. А. 1956. Полиплоидия у растений. Вступительная статья сборника статей «Полиплоидия». М.
- Бекетов А. Н. 1885. Об Архангельской флоре. Тр. СПб. Общ. естествоиспыт.
- Берг Л. С. 1938. Основы климатологии. Л.
- Бочанцев В. П. и Липшиц С. Ю. 1955. К вопросу об объеме вида у высших растений. Бот. журнал, XXXX, № 4.
- Васильев В. Н. 1954. Вид как явление географическое. Бот. журнал, XXXIX, № 3.
- Васильев В. Н. 1957. Флора и палеогеография Командорских островов. М.—Л.
- Васильченко И. Т. 1949. К проблеме вида в свете мичуринской биологии. I. Комаровские чтения II.
- Васильченко И. Т. 1954. К вопросу о скорости процесса видообразования. Бот. журнал, XXXIX, № 3.
- Витвицкий Г. Н. 1953. Климаты Северной Америки. М.
- Вульф Е. В. 1936. Историческая география растений. М.—Л.
- Вульф Е. В. 1937. Полиплоидия и географическое распространение растений. Успехи совр. биологии, VII, № 2.
- Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. История флор земного шара. М.—Л.
- Городков Б. Н. 1926. Полярный Урал в верхнем течении реки Соби. Тр. бот. муз. Акад. наук СССР. XIX.
- Городков Б. Н. 1939. Есть ли родство между растительностью степей и тундр? Советская ботаника, № 6—7.
- Городков Б. Н. 1935. Растительность тундровой зоны СССР.
- Городков Б. Н., Ильинский А. Л. и др. 1935. Карта растительности СССР Пояснительный текст. М.—Л.
- Гричук В. П. и М. П. 1950. К вопросу о характере приледниковых ландшафтов северо-восточной Прибалтики. Вопросы географии, 23.
- Дубинин Н. П. 1958. Об основных факторах естественного мутационного процесса. Бот. журнал, XLIII, № 8.
- Зеленский О. В. 1947. К вопросу вида у высших растений. Бот. журнал, XXII, № 5.
- Ильин М. М. 1951. Основные принципиальные положения к построению новой системы растений. Бот. журнал, XXXVI, № 2.
- Ильин М. М. 1958. Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. Мат. по ист. флоры и растительности СССР III. М.—Л.
- Ильинский А. П. 1937. Растительность земного шара. М.—Л.
- Караваев М. Н. 1958. Конспект флоры Якутии. М.—Л.

- Келлер Б. А. 1918. Основы эволюции растений. М.—Л.
- Кеппен В. К. 1938. Основы климатологии.
- Колмовский А. И. 1896. К флоре Новгородской губернии. Тр. СПб. Общ. естествоисп., XXVI. Отд. ботаники.
- Комаров В. Л. 1904. Флора Маньчжурии II. Тр. СПб. Бот. сада, XXII.
- Комаров В. Л. 1908. Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. СПб. Бот. сада, XXIX, № 1, 2.
- Комаров В. Л. 1929. Флора полуострова Камчатки II. Изд. Акад. наук СССР
- Комаров В. Л. 1940. Учение о виде у растений. Изд. Акад. наук СССР М.—Л.
- Кондратюк Е. Н. 1957. Некоторые замечания о статье В. П. Бочанцева и С. Ю. Липшица «К вопросу об объеме вида у высших растений». Бот. журнал, XXXXII, № 2.
- Криштофович А. Н. 1930. Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Главн. Бот. сада СССР. XXIX, № 3—4.
- Криштофович А. Н. 1936. Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. Советская ботаника, № 3.
- Криштофович А. Н. 1941. Указания на находения ископаемых остатков растений (ежевик). Флора СССР, X.
- Криштофович А. Н. 1955. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. Вопросы геологии Азии, 2. М.
- Криштофович А. Н. 1958. Происхождение флоры ангарской суши. Мат. по ист. флоры и растительности СССР III. М.—Л.
- Крылов П. Н. 1878, 1881. Материалы к флоре Пермской губернии I, II. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., VI.
- Крылов П. Н. 1903. Флора Алтая и Томской губернии II. Томск.
- Культиасов М. В. 1950. Проблема становления жизненных форм у растений. Проблемы ботаники I.
- Купревич В. Ф. 1949. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. Комаровские чтения I.
- Лавренко Е. М. 1938. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. Растительность СССР I.
- Лавренко Е. М. 1946. Основные черты развития флоры и растительности севера Евразии (Палеарктики) в четвертичное время. Тр. Инст. Геогр. Акад. наук СССР, XXXVII.
- Лавренко Е. М. 1947. Геоботаническое районирование СССР Изд. Акад. наук СССР М.—Л.
- Лысенко Т. Д. 1948. Агробиология. Сборник работ по вопросам генетики, селекции и семеноводства. М.
- Лысенко Т. Д. 1948а. О положении в биологической науке. Стеногр. отч. сессии Всесоюзн. Акад. сельскохоз. наук им. В. И. Ленина 31 июля — 7 августа 1948 г. М.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. Перев. с английского Н. О. Юзвашевой. М.
- Мичурин И. В. 1934. Итоги шестидесятилетних работ по выведению новых сортов плодовых растений. М.
- Мичурин И. В. 1939. Принципы и методы работы. Сочинения I. М.—Л.
- Мичурин И. В. 1940. Помологические описания. Сочинения II. М.—Л.
- Некоторые итоги дискуссии по проблеме вида и видообразования и дальнейшие задачи. 1954. Бот. журнал, XXXIX, № 2.
- Нейштадт М. И. 1954. История растительного покрова СССР в голоцене по данным пыльцевого анализа. Вопросы ботаники II. Изд. Акад. наук СССР. М.—Л.
- Нейштадт М. И. 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. Изд. Инст. геогр. Акад. наук СССР М.—Л.

- Орвику К. К. 1956. Стратиграфическая схема антропогенных (четвертичных) отложений территории Эстонской ССР Изд. Акад. наук Эстонской ССР.
- Попов М. Г. 1954. Система покрытосеменных растений в связи с проблемой их эволюции. Бот. журнал, XXXIX, № 6.
- Попов М. Г. 1957. Флора Средней Сибири I. М.—Л.
- Пржевальский Н. М. 1946. Монголия и страна тангутов. Трехлетнее путешествие в восточной нагорной Азии. Под ред. и со вступ. стат. Э. М. Мурзаева. М.
- Прозоровский Н. А. 1956. Ботаническая география с основами ботаники. М.
- Регель Э. 1860, 1861. Поленика (*Rubus arcticus*) как полезное и красивое растение. Вестн. Росийск. общ. садоводства.
- Розанова М. А. 1927. Обзор литературы по роду *Rubus*. Тр. по прикл. бот. и селекции, XVII, № 4.
- Розанова М. А. 1934. Пути формообразования в роде *Rubus*. Бот. журнал, XIX.
- Розанова М. А. 1938. Межвидовая гибридизация в пределах родов *Rubus* и *Fragaria* в связи с вопросами формообразования. Изв. Акад. наук СССР, серия биологическая. М.
- Розанова М. А. 1939. О происхождении сибирской малины в связи с явлением автополиплоидии. Докл. Акад. наук СССР, XXIV, № 1.
- Розанова М. А. 1940. Явление аутосиндеза в роде *Rubus*. Докл. Акад. наук СССР, XXXIX, № 2.
- Розанова М. А. 1941. Отдаленная гибридизация в роде *Rubus*. Вестн. гибридизации II.
- Розанова М. А. 1945. К познанию некоторых видов, подвидов и разновидностей в пределе conspecies *Rubus idaeus* L. Бот. журнал, XXX, № 1.
- Розанова М. А. 1946. Экспериментальные основы систематики растений. М.—Л.
- Розанова М. А. 1947. Вид как экологическая проблема (на примере высших растений). Успехи совр. биологии, XXII, № 1.
- Розанова М. А. 1948. Апомиксия и гетерогамия в подсемействе *Rosoideae* семейства *Rosaceae*. Докл. Акад. наук СССР т. 59, № 5.
- Сенянинова Корчагина В. М. и Корчагин Л. А. 1951. Влияние географической среды на формообразование у растений. Ученые записки ЛГУ, серия биологических наук, вып. 30.
- Сенянинова Корчагина М. В. 1949. К вопросу о классификации жизненных форм. Ученые записки ЛГУ, серия географических наук, вып. 5.
- Серебряков И. Г. 1954. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. Уч. записки Московского городского педагогическ. ин-та им. В. П. Потемкина, XXXVII.
- Серебряков И. Г. 1954а. Морфогенез жизненной формы стланца у туркестанского и казачьего можжевельников. Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биол., т. 59, № 5.
- Серебряков И. Г. 1955. VIII международный ботанический конгресс, экскурсии по Франции и Африке. В той же серии, т. 60, № 1.
- Серебряков И. Г. 1955а. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. В той же серии, т. 60, № 3.
- Серебряков И. Г. и Чернышева М. Б. 1955. О морфогенезе жизненной формы у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae*. В той же серии, т. 60, № 2.
- Синская Е. Н. 1930. К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом. Тр. по прикладн. бот., генетике и селекции, XXV
- Синская Е. Н. 1948. Динамика вида. М.—Л.
- Соколовская А. и Стрелкова О. 1938. Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая. Докл. Акад. наук СССР, XXI, № 1—2.

- Соколовская А. и Стрелкова О. 1939. Географическое распределение полиплоидов I. Исследование растительности Памира. Ученые записки ЛГУ, XXXV, сер. биологическая, № 9.
- Соколовская А. и Стрелкова О. 1940. (Кариологическое исследование высокогорной флоры Главного Кавказского хребта и проблема распространения полиплоидов. Докл. Акад. наук СССР, XXIX, № 5—6.
- Соколовская А. и Стрелкова О. 1941. Полиплоидия и кариологические расы в условиях арктики. Докл. Акад. наук СССР, XXXII № 2.
- Соколовская А. и Стрелкова О. 1948. Географическое распределение полиплоидов II. Исследование флоры Алтая. Учен. записки Ленинградск. государств. педагогическ. ин-та, т. 66.
- Соколовская А. и Стрелкова О. 1948а. Географическое распределение полиплоидов III. Исследование флоры альпийской области центрального Кавказского хребта. В той же серии, там же.
- Стеббинс Дж. Л. 1956. а. Распространение и природа полиплоидных типов; б. Географическое распределение полиплоидов и значение полиплоидии. Перевод статей в сборнике «Полиплоидия», стр. 25—94.
- Сукачев В. Н. 1912. Растительность верхней части реки Тунгира Олекминского окр., Якутской обл. (фитс-социологический очерк). Тр. Амурской экспедиции, вып. 16. Ботанические иссл. 1910 года. СПб.
- Сукачев В. Н. 1938. История растительности СССР во время плейстоцена. Растительность СССР I.
- Суслов С. П. 1947. Физическая география СССР (Азиатская часть). Л.—М.
- Тахтаджян А. Л. 1954. Некоторые проблемы эволюционной морфологии покрытосеменных. Вопросы ботаники II. Изд. Акад. наук СССР. М.—Л.
- Тахтаджян А. Л. 1954а. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд. Ленинградск. ун-та.
- Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.
- Тахтаджян А. Л. 1955. Некоторые вопросы теории вида. Бот. журнал, XXXX, № 6.
- Тахтаджян А. Л. 1957. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. Бот. журнал, XXXXII, № 11.
- Тимофеев Ресовский Н. В. 1958. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. Бот. журнал, XLIII, № 3.
- Тихомиров Б. А. 1946. О значении избежавших плейстоценового оледенения частей Евразийской Арктики для формирования ее флоры и растительности. Природа, № 10.
- Тихомиров Б. А. 1946. Пути формирования растительного покрова арктической Евразии в четвертичном периоде. Советская ботаника, XIV, № 5.
- Толмачев А. И. 1930. Флористические результаты Колгуевской экспедиции. Тр. Полярной комиссии Акад. наук СССР, вып. 2.
- Толмачев А. И. 1954. К истории развития и возникновения темнохвойной тайги. Изд. Акад. наук СССР М.—Л.
- Федоров Ан. А. 1957. Флора юго-западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. Комаровские чтения X.
- Федоров Ан. А. 1958. О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Rugus* L. s. str.). Мат. по ист. флоры и растительности СССР III. М.—Л.
- Флеров А. С. 1902. Флора Владимирской губернии. Тр. Общ. естествоиспыт. при Юрьевском университете, X.
- Хребтов А. 1916. Памятники природы на островах Эзель, Абро и Руно. Феллин.
- Хржановский В. 1951. Лиановидные розы бореальных лесов. Вып. 16 Заметок по систематике и географии растений Тбилисского бот. инст. Академии наук Грузинской ССР.
- Хржановский В. Г. 1958. Розы. Филогения и систематика. Спонтанные виды Европейской части СССР, Крыма и Кавказа. М.
- Цингер В. Я. 1885. Сборник сведений о флоре Средней России. М.

- Цинзерлинг Ю. Д. 1932. География растительного покрова северо-запада Европейской части СССР Тр. Геоморфол. института, вып. IV.
- Цицин Н. В. 1948. Пути создания новых культурных растений (отдаленная гибридизация). Стенограмма публичных лекций 9 января 1948.
- Шафер В. 1956. Основы общей географии растений. Перев. Г. И. Поплавской. М.
- Шишкин Б. К. 1954. К вопросу о видообразовании. Бот. журнал, XXXIX, № 2.
- Шмальгаузен И. И. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л.
- Чернова Е. П. 1955. Поляника (*Rubus arcticus* L.), ее биология и введение в культуру. Автореферат диссертации. Л.
- Эйхвальд К. 1952. К эволюции ежевик бореального типа. Научные труды, посвященные 150-летию Тартуского государственного университета 1802—1952.
- Юзепчук С. В. 1939. Проблема вида в свете учения Дарвина. Советская ботаника, № 6.
- Юзепчук С. В. 1941. Род *Rubus*. Флора СССР X.
- Abbe, E. C. 1936. Botanical Results of the Grenfell-Forbes Northern Labrador Expedition, 1931. *Rhodora*, vol. 38, April 1936.
- Anderson, E. 1936. The species problem in *Iris*. *Annals of Missouri Bot. Garden*, XXIII.
- Anderson, P. J. 1947 in *Bull. Torrey Bot. Club*, vol. 74, p. 255—256 (Цитируется по Дютюльи и Лепажу, 1951).
- Andersson, G. 1910. Die jetzige u. fossile Quartärflora Spitzbergens als Zeugnis von Klimaänderungen. Veränd. d. Klimas seit dem Maximum d. letzten Eiszeit. (Execut. Komitee d. 11 internat. Geologenkongresses).
- Анонимус, 1907. Plants from Labrador. *Kew Bullet. of Misc. Inform.* I. 3. (Цитируется по Фернальду, 1925 и Полуину, 1940).
- Areschoug, F W C. 1886—1887. Some observations on the genus *Rubus*. Comparative examination of the *Rubus* in the Scandinavian Peninsula. *Lunds Univ. Årsskr.*, XXI, XXII.
- Arrhenius, J. P. 1840. *Monographia Ruborum Sueciae. Upsaliae.*
- Babington, C. C. and Wilmott, A. J. 1922. *Manual of British Botany*, 10-th edit. London.
- Bailey, L. H. 1941. The genus *Rubus* in North America. *Gentes Herbarium*, vol. V, 1.
- Bell, R. 1884. Observations on the Geology, Mineralogy, Zoology and Botany of the Labrador Coast, Hudson Strait and Bay. *Geol. Surv. Canad., Rept. of Prog.* (Цитируется по Макауну, 1886).
- Birger, S. 1904. Vegetationen och floran i Pajala socken med Muonis Kapellag i Norrbotten. *Arkiv för Botanik* III, 4. Stockholm.
- Brenner, N. 1909—1910. Anteckningar från Svenska Jenissej-expedit. 1876. *Arkiv för Botanik* IX.
- Britton, N. L. and Brown, H. A. 1897. *Illustr. Flora of the Northern United States, Canada and British Possessions* II. New York.
- Clausen, J., Keck, D. and Hiesey, W. 1940. Experimental Studies on the Nature of Species I. Effect of varied environment on Western North American Plants. *Carnegie Inst. of Washington, Publicat.* No. 520.
- Cleve, Astrid, 1901. Zum Pflanzenleben in nordschwedischen Hochgebirgen. *Bihang t. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handlingar*, XXVI, 3.
- Coleman, A. P. 1926. *Ice Ages, Recent and Ancient*. New York.
- Darwin, Ch. R. 1859. On the Origin of species by means of natural selection; or, the Preservation of favoured Races in the Struggle for Life. London.
- Darwin, Ch. R. 1868. *The Variation of Animals under Domestication*. London.
- Darwin, Ch. R. 1875. *The Movements and Habits of Climbing Plants*. London.
- Diels, L. 1901. *Die Flora von Central-China*. *Engl. Bot. Jahrb.*, XXIX.

- Diels, L. 1905. Beiträge zur Flora des Tsin ling shan und andere Zusätze zur Flora von Central-China. Engl. Bot. Jahrb., XXXVI.
- Diels, L. 1913. Untersuchungen zur Pflanzengeographie von West-China. Engl. Bot. Jahrb., XLIX.
- Dutilly, A. et Lepage, E. 1947. Coup d'oeil sur la flore subarctique du Québec, de la baie James and lac Mistassin. Le Naturaliste Canadien, LXXIV
- Dutilly, A. et Lepage, E. 1951. La traversée de l'Ungava en. 1945. II. Liste annotée des plantes vasculaires. Ibid., LXXVIII, 1—4.
- Eichwald, E. v. 1830. Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostisch-mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht entworfen. Flora Lithauens von Gorski. Wilno.
- Eichwald, K. 1933. Soomuraka levikust Eestis. Eesti Loodus I, 1.
- Eichwald, K. 1935—1936. Über die Verbreitung und Reliktenfrage der Mamurabeere (*Rubus arcticus* L.) in Estland. Autoreferat in Mem. Soc. pro Faun. et Flora Fennica, vol. 12.
- Eichwald, K. 1937. *Rubus arcticus*'e kaitseala asutamise vajadusest. Looduskaitse I.
- Eichwald, K. 1953. Tranzscheli murakas mitšuurinliku bioloogia valguses. ENSV TA juures oleva Loodusuurijate Seltsi Juubelikoguteos 1853—1953.
- Eichwald, K. 1956. Roosöielised (*Rosaceae*) in Eesti NSV Floora II. Eesti Riiklik Kirjastus, Tallinn.
- Engler, A. 1879, 1882. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärperiode, I, II. Leipzig.
- Ernst, A. 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena.
- Ervi, L. O., Hanioja, P. ja Kivinen E. 1955. Mesimarja (*Rubus arcticus*) marjontaa koskevia tutkimuksia. Acta Agralia Fennica, 83.
- Fernald, M. L. 1925. Persistence of Plants in Unglaciated Areas of Boreal America. Mem. of the Americ. Acad. of Science, XV, 3.
- Fernald, M. L. 1929. Some Relationships of the Flora of the Northern Hemisphere. Proceed. of the Internat. Congress of Plant Science, II.
- Fernald, M. L. 1931. Specific Segregations and Identities in some Floras of Eastern North America and the Old World. Rhodora, XXXIII.
- Flovik, K. 1938. Cytological Studies of Arctic Grasses. Hereditas, XXIV. 3.
- Flovik, K. 1940. Chromosome number and polyploidy within the Flora of Spitzbergen. Hereditas, XXVI, 3—4.
- Focke, W. O. 1874. Batographische Abhandlungen. Abhandl. d. naturw. Ver. Bremen, IV
- Focke, W. O. 1881. Die Pflanzen-Mischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. Berlin.
- Focke, W. O. 1881a. Über die natürliche Gliederung und die geographische Verbreitung der Gattung *Rubus*. Engl. Bot. Jahrb., I.
- Focke, W. O. 1888. *Rosaceae* in Engler, A. und Prantl, K., Die natürl. Pflanzenfamilien, III, 3.
- Focke, W. O. 1902—1904. *Rubus* in Ascherson, P und Graebner, P., Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. VI, 1.
- Focke, W. O. 1910, 1911, 1914. Species *Ruborum*. Monographiae generis *Rubi* Prodrum I—III. Bibliotheca botanica 72 (I), 72a (II), 74 (III).
- Focke, W. O. 1911. *Rubi* novi Americae australis et centralis I. Fedde Repert. spec. nov. regn. veget., IX.
- Focke, W. O. 1913. *Rubus* in: Die von Dr. Th. Herzog auf seiner zweiten Reise durch Bolivien in den Jahren 1910 und 1911 gesammelten Pflanzen. Teil I. Mededeel. van's Rijks Herb. Leiden, 19.
- Geltling, P. 1934. Studies on the Vascular Plants of East Greenland between Franz Joseph Fjord and Dove Bay. Meddelelser om Grønland, 101, 2.
- Gustafsson, Åke. 1930. Kastrierungen und Pseudogamie bei *Rubus*. Bot. Notiser.

- Gustafsson, Åke. 1933. Zur Entstehungsgeschichte des *Rubus Bellardi* Wheet Nees. Bot. Notiser.
- Hagerup, O. 1927. *Empetrum hermaphroditum* (Lge.) Hagerup. A new tetraploid bisexual species. Dansk Bot. Årsskr., V, 2.
- Hagerup, O. 1932. Ueber Polyploidie in Beziehung zum Klima, Oekologie und Phylogenie. Hereditas, XVI.
- Hagerup, O. 1933. Studies on polyploid oecotypes in *Vaccinium uliginosum* L. Hereditas, XVIII.
- Hagerup, O. 1941. Chromosome numbers on Scandinavian plants. Bot. Tidsskrift, 45.
- Hallier, H. 1905. Zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 23.
- Handel Mazzetti, H. 1933. Symbolae Sinicae. Botanische Ergebnisse d. Exped. d. Akademie d. Wissenschaften in Wien nach Südwest-China 1914—1918. Teil VII, 3, *Rosaceae-Umbelliferae*.
- Hansen, H. Møllholm. 1956. Life forms as age indicators. Ringkjöbing.
- Harshberger, J. W. 1911. Phytogeographic Survey of N. America. Vegetation d. Erde, XIII.
- Harshberger, J. W. 1928. Tundra Vegetation of Central Alaska directly under the Arctic Circle. Proceed. of the Americ. Philosoph. Soc., LXVII.
- Hayek, A. v. 1926. Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin.
- Heintze, A. 1915. Om endozoisk fröspridning genom skandinaviska däggdjur. Bot. Notiser.
- Heintze, A. 1916. Om endozoisk fröspridning genom traster och andra sångfåglar. Svensk Bot. Tidskrift, X.
- Heintze, A. 1918. Om endo- och synzoisk fröspridning genom europeiska kråkfåglar. Bot. Notiser.
- Herzog, Th. 1923. Die Pflanzenwelt der bolivischen Anden und ihres östlichen Vorlandes. Vegetation d. Erde, XV.
- Hiitonen, I. 1933. Suomen Kasvio. Helsinki.
- Hjelt, H. 1919. Conspectus Florae Fennicae V. 4., *Rosaceae-Solanaceae*. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, XXXXI, 1.
- Hooker, J. D. 1855. Flora Indica I. Introductory Essay.
- Hooker, J. D. 1878. Flora of British-India II. London.
- Hooker, W. J. 1840. Flora boreali-americana or Botany of the northern parts of British America I.
- Hryniewiecki, B. 1932. O zasięgach niektórych rzadszych roślin we florze Polski i Litwy. Acta Soc. Bot. Poloniae, IX.
- Hryniewiecki, B. 1933. Tentamen Florae Lithuaniae. Archives d. Biol. de la Soc. d. Sc. et d. Lettr. de Varsovie, vol. IV.
- Hultén, E. 1928, 1930. Flora of Kamtchatka and the adjacent Islands, I, III. Svensk Vet.-Akad. Handl., III Ser. V. 1; VIII, 1.
- Hultén, E. 1933. Studies on the origin and distribution of the Flora in The Kurile Islands. Bot. Notiser.
- Hultén, E. 1937. Flora of the Aleutian Islands and Westernmost Alaska Peninsula with Notes on the Flora of Commander Islands. Stockholm.
- Hultén, E. 1937a. Outline of the History of Arctic and Boreal Biota during the Quaternary Period. Stockholm.
- Hultén, E. 1940. History of botanical exploration in Alaska and Yukon territories from the time of their discovery to 1940. Bot. Notiser.
- Hultén, E. 1941—1946. Flora of Alaska and Yukon. Lunds Univ. Årsskr. N. F., Avd. 2, XXXII, et Kungl. Physiografisk. Sällsk. Handl., N. F. LVII.
- Hultén, E. 1950. Atlas över växternas utbredning i Norden. Stockholm.
- Hultén, E. 1958. The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. Kungl. Sv. Vetensk.-Akad. Handl. Fjärde Ser. Nr. 1.
- Humboldt, A. v. 1806. Ideen zu einer Physiognomie der Gewächse. Tübingen.
- Hustich, I. and Pettersson, B. 1944. Notes on Vascular Plants of the East Coast of Newfoundland-Labrador I. Preliminary List of Plants. Mem. Soc. pro Fauna et Flora Fennica, XIX.

- Hustich, I. and Pettersson, B. 1945. Notes on Vascular Plants of the East Coast of Newfoundland-Labrador II. Notes by I. Hustich on the localities where the plant material was collected in 1937. Mem. Soc. pro Fauna et Flora Fennica, XX.
- Höltzer, H. 1861. Mitteilungen über die Kultur des *Rubus arcticus* als Zier- und Nutzpflanze (mit einer Nachschrift v. E. Regel). Gartenflora, X.
- Jessen, K. 1921. The Structure and Biology of Arctic flowering Plants II. *Rosaceae*. Meddelelser om Grønland, XXXVII.
- Keller, H. und Gams, H. 1922—1923. *Rubus* in: Hegi, G., Illustr. Flora von Mittel-Europa, IV. 2.
- Kerner v. Marilaun, A. 1898. Pflanzenleben II. Die Geschichte der Pflanzen. Leipzig u. Wien.
- Kirchner, O. 1911. Blumen und Insekten, ihre Anpassung aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. Leipzig und Berlin.
- Kjellman, F. R. 1883. Die Phanerogamen-Flora an der asiatischen Küste der Bering-Strasse. Wissenschaftl. Ergebnisse der Vega-Expedition, herausgegeben v. A. E. Nordenskjöld, XIV.
- Knoll, Fr. 1921—1926. Blumen und Insekten. Abh. d. zool.-bot. Gesellsch. in Wien, XII.
- Knuth, P. 1898—1905. Handbuch der Blütenbiologie I, II, III. Leipzig.
- Koorders, S. H. 1912. Exursionsflora von Java II. Dikotyledonen (Archichlamydeae). Jena.
- Korshinsky, S. 1898. Tentamen florae Rossiae Orientalis. Mém. de l'Acad. d. Sc. de St-Pétersbourg, VIII Sér., no. 1.
- Kossmat, F. 1916. Paläogeographie. Samml. Göschen, 2 Aufl.
- Krašán, F. 1865. Versuch die Polymorphie der Gattung *Rubus* zu erklären. Verhandl. d. zool.-bot. Gesellschaft in Wien, XV.
- Kuntze, O. 1887. Reform der deutschen Brombeeren. Leipzig.
- Kuntze, O. 1879. Methodik der Speciesbeschreibung u. *Rubus*. Monographie d. einfachblättrigen u. krautigen Brombeeren, verbunden mit Betrachtungen über die Fehler d. jetzigen Speciesbeschreibungsmethode, nebst Vorschlägen zu deren Aenderung. Leipzig.
- Kurth, H. 1957. Vom Wildgewächs zur Kulturpflanzensorte. Wittenberg Lutherstadt.
- Kurtz, F. 1895. Die Flora der Tschuktschenhalbinsel. Engl. Bot. Jahrb., XIX.
- Kurtz, F. 1895a. Die Flora des Chilcatgebietes in südöstlichen Alaska, nach den Sammlungen d. Gebrüder Krause. Engl. Bot. Jahrb. XIX.
- Köppen, W. 1923. Die Klimate der Erde. Berlin.
- Leconte, J. 1877. On critical periods in the History of the Earth and their relation to evolution; on the Quaternary as such a period. American Naturalist, XI.
- Ledebour, C. F. 1844—1846. Flora Rossica II. Stuttgartiae.
- Lepik, E. 1941. Einige Fragmente aus d. geschichtlichen Entwicklung der ostbaltischen Pilzflora. Tartu Ülikooli Taimehaiguste-katsejaama teated nr. 62.
- Léveillé, H. 1909. *Rubi sinenses. Rubi japonici*. Bull. de l'Acad. Internationale de Géographie Botanique, XVIII.
- Lidforss, B. 1914. Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre, XII.
- Limpricht, W. 1922. Botanische Reisen in den Hochgebirgen Chinas und Ost-Tibets. Fedde Repert. spec. nov., Beihefte XII.
- Lindberg, H. 1909. Formae duae hybridae generis *Rubi* novae e Finlandia (*R. idaeus* × *saxatilis* = *R. digeneus* Lindb. f.; *R. arcticus* × *idaeus* = *R. binatus* Lindb. f.) Meddel. Soc. pro Fauna et Flora Fennica. XXXV.
- Linnaeus, C. 1753. Species plantarum ed. 1, I.
- Lippmaa, T. 1932. Beiträge z. Kenntn. d. Flora u. Veget. Südwest-Estlands. Eesti Loodusteaduse Arhiiv, 2 seer., XIII, 3.
- Lippmaa, T. 1933. Taimeühingute uurimise metoodika ja Eesti taimeühingute

- klassifikatsiooni põhihooni. Tartu Ülikooli juures oleva Loodusuurijate seltsi Aruanded, XL, 1—2.
- Lippmaa, T. 1935. Eesti geobotaanika põhihooni. Acta et Comment. Univ. Tartuensis A XXVIII, 4.
- Lippmaa, T. 1938. Areal und Altersbestimmung einer Union (*Galeobdolon-Asperula-Asarum*- U.) sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. Tartu Ülikooli juures oleva Loodusuurijate seltsi Aruanded, XLIV, 1—2.
- Ludwig, F. 1895. Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart.
- Macoun, J. 1894. The Forests of Canada and their distribution. Transact. of the Roy. Soc. Canada, IV
- Macoun, J. 1883, 1886. Catalogue of Canadian Plants I, III. Montreal.
- McVaugh, R. 1936. Studies in the Taxonomy and Distribution of the Eastern North American Species of *Lobelia*. Philadelphia.
- Manton, I. 1934. The problem of *Biscutella laevigata*. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre, LXVII.
- Marie Victorin, Frère. 1925. Études floristiques sur la région du lac Saint-Jean. Contribut. du Laborat. de Bot. de l'Univ. de Montréal, 4.
- Marie-Victorin, Frère. 1929. Le Dynamisme dans la Flore du Québec. В той же серии, 13.
- Marie Victorin, Frère. 1935. Flore Laurentienne. Montréal.
- Marie-Victorin, Frère. 1938. Phytogeographical Problems of Eastern Canada. The American Midland Naturalist, XIX, 3.
- Maximovicz, C. J. 1871. Diagnoses breves plantarum novarum Japoniae et Mandshuriae. Decas X. Mélanges biol. tirés du Bull. de l'Acad. de Sc. de St. Pétersb., VIII.
- Meehan, T. 1891. Alaska forests. Garden Chron. 3., Ser. X.
- Mela, A. J. 1884. Kasvioppi, 2 tr. Helsinki.
- Mela, A. J. et Cajander, A. K. 1906. Suomen Kasvio, 5. pain. Helsinki.
- Meusel, H. 1951. Die Bedeutung der Wuchsform für die Entwicklung des natürlichen Systems der Pflanzen. Fedde Repert. spec. nov., LIV, 2—3.
- Meyer, C. A. 1848. Florula provinciae Wjatka. Beitr. z. Pflanzenkunde d. Russ. Reiches, V
- Meyer, E. 1830. De plantis Labradoricis libri tres. Lipsiae.
- Michaux, A. 1803. Flora boreali-americana I. (Изданный Ришаром посмертный труд).
- Molengraaf, G. A. F. 1921. Modern Deep-Sea Research in the East Indian Archipelago. Geogr. Journ., LVII, 2.
- Moss, E. H. 1932. The Vegetation of Alberta IV The poplar Association and related Vegetation of Central Alberta. Journ. of Ecology, XX.
- Norman, J. M. 1895. Norges arktiske flora II. Kristiania.
- Ostenfeld, C. H. 1926. The Flora of Greenland and its Origin. Danske Videnskabern. Selskab. Biologiska Meddelelser, VI, 3.
- Palmgren, A. 1925. *Rubus idaeus* L. × *saxatilis* L. Meddel. Soc. pro Fauna et Flora Fennica, XLIX.
- Peitersen, A. 1921. Blackberries of New England. Genetic status of the plants. Vermont Agr. Exp. Station Bull., 218. (Цитируется по Гусрафсону, 1930).
- Polunin, N. 1940. Botany of the Canadian Eastern Arctic I. *Pteridophyta* and *Spermatophyta*. Nat. Museum of Canada, Bulletin 92. (Biological Series 24).
- Poppius, B. R. 1903. Blombiologiska iakttagelser. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, XXV, 1.
- Porsild, M. P. 1932. Alien plants and apophytes of Greenland. Meddelelser om Grönland, XCII, 1.
- Printz, H. 1917. Some vascular plants from Saghalin, collected by Dr. L. Münsterhjelm in 1914. Norske Videnskabers Selskabs Skrifter 1916, 3.
- Printz, H. 1921. The Vegetation of the Siberian-Mongolian Frontiers (The Sayansk Region). Contrib. ad floram Asiae interiores pertinentes, III.

- Raunkiaer, C. 1907. Planterigets Livsformer og deres betydning for Geografien. Kjøbenhavn och Kristiania.
- Raunkiaer, C. 1908. Livsformer Statistic som Grundlag for biologisk Plantegeografi. Botanisk Tidsskrift, XXIX.
- Raunkiaer, C. 1934. The Life forms of Plants and statistical Plant Geography. Oxford.
- Regel, E. 1861. *Rubus arcticus* L. Gartenflora, X.
- Regel, E. 1891. *Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch. Acta Horti Petropolitani, XI, No. 15.
- Regel, E. 1892. *Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch. Gartenflora, XLI.
- Rensch, B. 1947. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart.
- Resvoll Holmsen, H. 1927. Svalbards Flora. Oslo.
- Rikli, M. 1934. Vegetationsgebiete der Erde. Geographie der Pflanzen I. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., IV.
- Robinson, B. L. and Fernald, M. L. 1908. Handbook of the Flowering Plants and Ferns of the Central and Northwestern United States and adjacent Canada. (Gray's new Manual of Botany, ed. 7). New York, Cincinnati, Chicago.
- Ruprecht, F. J. 1860. Flora Ingrica I. Petropoli.
- Rydberg, A. 1913. North American Flora V. *Rosaceae*. New York.
- Saastamoinen, Saara. 1931. Mesimarja (*Rubus arcticus* L.) Suomessa. Annal. Soc. zool.-bot. Fennicae Vanamo, XIII, 2.
- Salminen, M. 1948. Sisä-Suomen mahdollisuuksista puutarhatuotanton. Maatalous ja koetointa, 3.
- Scharfetter, R. 1953. Biographien von Pflanzensippen.
- Schenck, H. 1892. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Bot. Mitt. aus den Tropen IV
- Schottky, E. 1912. Die Eichen des extratropischen Ostasiens und ihre pflanzengeographische Bedeutung. Engl. Bot. Jahrb. XLVII.
- Schröter, C. 1934. Geographie der Pflanzen II. Genetische Pflanzengeographie. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl. IV
- Seward, A. C. Plant Life through the ages. Cambridge.
- Simmons, H. 1913. A Survey of Phytogeography of the Arctic American Archipelago. Lunds Univ. Årsskr. N. F., Afd. 2. IX, 19.
- Späth, E. 1898. *Rubus deliciosus* Torrey. Gartenflora.
- Stapf, O. 1894. On the Flora of Mt. Kinabalu. Transact. Linn. Soc., 2. Ser. VII.
- Steffen, H. 1937. Gedanken zur Entwicklungsgeschichte der arktischen Flora. Beihefte z. Botan. Centralblatt, Abt. B, LVI.
- Sudre, H. 1908—1913. *Rubi* Europae. Monographia iconibus illustrata *Ruborum* Europae. Albi.
- Szafer, W., Kulczyński, S., Pawłowski, B. 1924. Rośliny Polskie. Lwów — Warszawa.
- Tischler, G. 1936. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. Engl. Bot. Jahrb. LXVII.
- Tischler, G. 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Gravenhage.
- Torrey, J. and Gray, A. 1938—1940. Flora of North America I.
- Tranzschel, W. 1925. *Rubus chamaemorus* × *saxatilis* und *R. chamaemorus* × *arcticus*. Meddel. Soc. pro Fauna et Flora Fennica XLIX.
- Trautvetter, E. R. 1847. Anhang, erhaltend Erläuterungen und Beobachtung zur Flora taimyrensis. St. Petersburg.
- Turesson, G. 1922. The Species and the Varieties as ecological Units. Hereditas III.
- Täckholm, G. 1923. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani VII.
- Uyeki, H. et Sakata, T. 1938. Notulae ad Plantas novae Koreae. Acta Phytotaxonom. et Grobot. VII, 1938.
- Vaaramaa, A. 1939. Cytological studies on some Finnish species and hybrids of the genus *Rubus*. Maataloustieteellinen Aikakauskirja 11, 1.

- Walker, E. H. 1941. Plants collected by R. C. Ching in Southern Mongolia and Kansu province, China. *Contribut. Unit. Stat. National Herb.* XXVIII, 4.
- Walter, H. 1927. Einführung in die Pflanzengeographie Deutschlands. Jena.
- Wangerin, W. 1932. Florenelemente und Arealtypen. Beihefte z. Botan. Centralblatt XLIX, Ergänzungsbd.
- Warming, E. 1884. Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Festskr. Naturhist. Foren. Kjöbenhavn.
- Warming, E. u. Graebner, P. 1918. Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3 Aufl. Berlin.
- Weberbauer, A. 1911. Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. *Vegetation der Erde* XII. Leipzig.
- Wegener, A. 1929. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 4 Aufl. *Die Wissenschaft* 66.
- Wiedemann, F. J. u. Weber, E. 1852. Beschreibung phanerogamischer Gewächse Esth-, Liv- und Curlands. Reval.
- Wiesner, J. 1902. *Biologie der Pflanzen*. Wien.
- Wille, N. 1905. Über die Einwanderung des arktischen Florenelements nach Nordeuropa. *Engl. Bot. Jahrb.* XXXVI, Beiheft 81.
- Willkomm, M. 1872. Streifzüge durch die Baltischen Provinzen I. Dorpat.

MURAKATE ALAMPEREKOND *CYLACTIS* RAFIN. UURIMUS ÜHE BOREAALSE TAIMERÜHMA FÜLOGENEESISIST

K. Eichwald

Resümee

Sissejuhatus

Käesoleva uurimuse algus ulatub tagasi aastasse 1932, mil tekkis vajadus soo- ehk mesimuraka (*Rubus arcticus* L.) esinemisviisi selgitamiseks Eesti flooras. Hiljem probleemistik laienes seoses soomurakale lähedaste liikide paralleelse uurimise vajadusega; lõpuks laienes uurimus kõikidele rohtjas-boreaalsetele muraka perekonna liikidele, eriti nende fülogeneesi probleemidele.

Boreaalsete murakate fülogeneesi küsimuste selgitamisel oli aluseks Charles Robert Darwini klassikaline evolutsiooniteooria, mida on edasi arendanud K. A. Timirjazev, I. V. Mitšurin ning paljud teised NSV Liidu ning välismaised bioloogid.

Murakad ja vaarikad on tekkelt suhteliselt vana taimeperekond, mille fülogeenia on ebaselge paleobotaanilise tõendmaterjali puudumise tõttu paleogeenist ja isegi neogeenist. Kuid suured erinevused eluvormides veenavad, et fülogeneesilt noorte murakatüüpidega rööbiti esinevad ka kaasajal paleogeenist pärinevad iidssed tüübid.

Töös analüüsitakse murakate tekke ja loodusliku valiku probleeme seoses tertsaari ja antropogeeni floorade üldise kujunemisega. Neogeenist ja antropogeeni pärineva paleobotaanilise materjali analüüs võimaldas teostada samade perioodide vältel toimunud murakate fülogeneesi küsimuste sünteesi. Neogeeni ja antropogeeni murakate nooremad tuletustüübid omavad niivõrd iseloomulikke jooni, et perekonnas toimunud morfogeneesi põhiliste protsesside kulgu peab autor üldjoontes selgitatuks.

Tertsaaris, eriti selle nooremas lõigus neogeenis, toimusid suured, ookeanide ja mandrite kujukonda muutvad orogeneetilised protsessid, mis põhjustasid floorades suuri muutusi. Eriti suured

floorade ümberkujunemised toimusid neogeeni viimases lõigus pliotseenis seoses kliima jääajaeelse külmenemisega.

Kuid floorade kõige ulatuslikumad, revolutsioonilist laadi ümberformeerumised toimusid jääajal. Kogu orgaanilise elu arengut, kaasa arvatud inimene, mõjutas jääaeg murranguliselt. Progresseruv jääkilp hävitas kogu taimse ja loomse elu, mis polnud suuteline pealetungivate jäämasside eest taganema.

Teiselt poolt näitavad faktid, et isegi jääserva vahetus läheduses, Holarktise periglatsiaalsetel aladel, elu ei lakanud olemast; ümberpöörduvalt, neil aladel hakkasid taastekkima ja tormiliselt edasi kujunema orgaanilise elu uued vormid, mis olid suutelised kohanema uute elutingimustega. Võrreldes vanade, fülogeneetiliselt stabiliseerunud vormidega, omasid liikide uuesuunalised tekkeprotsessid kiirendatud evolutsioonilist rütmi.

Niisama tormiliselt toimus orgaanilise elu uuenemine interglatsiaalides ning jääaja lõppedes.

Seega ei olnud jääaeg mitte ainult taimse elu hävitajaks põhjapoolkera ulatuslikkudel aladel. Vastavalt dialektilise materialismi seaduspärasustele stimuleeris ta teiselt poolt erakordselt intensiivset uute eluvormide tekkimist, arendas uusi evolutsioonisuundi ning uusi teid taimse ja kogu orgaanilise elu arengus.

Sellest sõltuvalt leiame kaasaegses boreaalses flooras pleistotseenist ja holotseenist murranguliselt stimuleeritud jooni. Need jooned ei iseloomusta mitte ainult kogu kaasaegset boreaalset floorat, vaid vähesel määral isegi põhjapoolset subtroopilist taimestikku.

Pleistotseenist põhjustatud floora uuenemisprotsessid toimusid kiiresti, evolutsiooni rütmi kiirenemise seaduse järgi. Tertsiaari kestust hinnatakse 59 miljonile aastale, sellest kestis tertsiaari noorem lõik pliotseen 11 miljonit aastat. Kogu antropogeeni hinnatakse ainult ühele miljonile aastale. Selle ühe aastamiljoni vältel toimus uue elu tormiline areng, kujunesid uus boreaalne floora ja fauna, kujunes ka inimene.

Antropogeneesi käsitlevas kirjanduses leiame tõendeid selle kohta, et inimsoo häll asus Kagu-Aasias. See viide on oluline selleks, et mõista dialektilisi seoseid, mis on omased kogu orgaanilise elu fülogeneetilistele protsessidele antropogeenis.

Käesolevas töös näidatakse, et vanad, kuigi mitte esialgsed murakate tüübid esinesid ning esinevad ka praegu lähistroopilises Hiinas, Indo-Hiinas ja Maleesias. Samast pärinevad ka andmed antropogeenis tekkinud *Sinanthropus*'e-nimelisest hominiidist.

Loodusliku valiku teel kujunesid hästi kohanenud uue orgaanilise elu esindajad — inimene, floora ja fauna esindajad. Olevõitluses on meie ajani jõudnud ka fülogeneetiliselt noored boreaalsete murakate rühmad alamperekonnast *Cylactis*, mis on käesoleva uurimuse peateemaks. Selle alamperekonna uurimine on keskendatud eriti kahele liigile. Need on ka Eestis esinev harilik soomurakas ehk mesimurakas ja Põhja-Ameerika varretu soomurakas.

See osa koosneb 10-st lõigust (I—X).

I. Perekond *Rubus* L.; alamperekondade lühike kirjeldus

II. Murakate ürgsete tüüpide morfogenees

III. Perekond *Rubus* ajas ja ruumis; alamperekondade võrdlev iseloomustus

Nendes lõikudes käsitletakse murakate süstemaatikat, morfoloogiat ja arealoogiat kaasajal ning möödunud aegadel. Neis püütakse seega lahendada kogu murakate perekonna geneesi probleeme.

Linné poolt a. 1735 püstitatud perekond *Rubus* esineb kõigis maailmajagudes, kuid ei oma siiski globaalset levikut. Erinevaid eluvorme omavaid murakaid leidub troopiliste ja subtroopiliste maade mäestikes, boreaalsetel ja subtroopilistel aladel. Murakad puuduvad Kõrg-Arktises ja Antarktises, puuduvad ariidsetes kõrbes ja poolkõrbes. Neid leidub veel metsasteppides ja preeriametsades, pärissteppides ja -preeriates nad tegelikult puuduvad. Nende hulgas pole kserofüüte ja mõningaid kserofiilseid jooni leiame vaid vähestel Austraalias ja troopilise Lõuna-Ameerika mäestikes levinud liikidel.

Üldiselt on soojade maade murakad hügrofiilsed, boreaalsete alade murakad mesofiilsed. Sõltuvalt levikust ja ökoloogiast on neil välja kujunenud vastav anatoomilis-morfoloogiline struktuur.

Focke batograafilises monograafias (1910, 1911, 1914) on perekond jagatud 12-ks alamperekonnaks. Järjestades alamperekonnad nende süstemaatilise suguluse ja eluvormi fülogeneetilise kujunemise järgi, saame järgmise, Focke järjestusele vastupidiselt kulgeva alamperekondade rea.

<i>Malachobatus</i>	<i>Eubatus</i>
<i>Orobatus</i>	<i>Comaropsis</i>
<i>Dalibardastrum</i>	<i>Chamaebatus</i>
<i>Anoplobatus</i>	<i>Dalibarda</i>
<i>Idaeobatus</i>	<i>Cylactis</i>
<i>Lampobatus</i>	<i>Chamaemorus</i>

Alamperekondadest on fülogeneesilt ühtlased ja rahuldavalt piiritletud *Malachobatus*, *Idaeobatus* ja *Eubatus*.

Evolutsioonilt konservatiivsele alamperekonnale *Malachobatus* on lähedased väikesed alamperekonnad *Chamaebatus*, *Orobatus*, *Dalibardastrum*, viljade ehituselt ka suur alamperekond *Idaeobatus*, mille liikidest osa omab laialdasi boreaalseid areaale.

Alamperekonna *Malachobatus* liigid on levinud lähistroopilises ja troopilises Ida-Aasias, Maleesia saarestikus, Põhja-Austraalias ja Madagaskaril. Nad on üldiselt igihaljad, ogadega varustatud taimed; mõnel liigil võib märgata ogade reduktsiooni.

Alamperekonnale *Malachobatus* on suhteliselt lähedane ka karakterne alamperekond *Orobatus* — väiksem rühm kõrg-andiinsid murakaid, mille liikidest üks, *Rubus Copelandii*, kuulub Filipiinide floorasse.

Suurele alamperekonnale *Idaeobatus* on suhteliselt lähedane *Anoplobatus* — väiksem rühm vaarikaid suurte dekoratiivsete õitega, mille liigid on levinud Ida-Aasias ja Põhja-Ameerika Ühendriikides.

Alamperekond *Eubatus* on suurem rühm pärismurakaid, levinud peamiselt Uues Maailmas. Nende koguluuvili — murakvili — langeb maha koos lihaka õiepõhjaga, vastandina alamperekonna *Idaeobatus* vaarikviljale, mis langeb kuiva õiepõhja küljest ära. Ühe *Malachobatus*-alamperekonna haru, fülogeneetilise rea *Moriferi* Euroopas levinud esindajad on erakordselt polümorfsed, mis on tingitud hübriidsatsioonist tulenevast apomiksisest. *Moriferi* rea Euroopa esindajad on taksonoomialt õistaimede komplitseeritumaid rühmi.

Alamperekonnale *Eubatus* seisab süsteemis lähedal väike alamperekond *Lampobatus*, mille liikide areaalid paiknevad üldiselt alamperekonna *Malachobatus* ruumis, kuid osa liike kuulub Kesk-Ameerika floorasse.

Focke järgi ainult nelja liiki sisaldav alamperekond *Dalibardastrum* on vähe originaalne rühm.

Lõpuks seisab alamperekond *Dalibarda* eriti eluvormilt väga lähedal rohtjas-boreaalsetele murakatele, mida käsitletakse VI ja VII lõigus ja töö eriosas.

Tekib loomulikult küsimus, missugused alamperekondadest on fülogeneesilt vanemad, murakate algtüübile kõige lähemal seisvad, ja missugused on nooremad, tuletustüübid vanadest.

Selle küsimuse lahendamiseks töötati läbi rida regionaalseid floorasid, selgitades eri alamperekondadesse kuuluvate murakaliikide areaale, samuti Focke batograafilised publikatsioonid ja tema murakate süstemaatiline monograafia (1902—1904, 1910, 1911, 1914). Selgitati, et paljude endeemsete murakate piiratud ulatusega areaalid paiknevad Kagu-Aasias (Kesk- ja Edela-Hiinas). Edasised analüüsid näitasid, et eri alamperekondadesse kuuluvate liikide areaalid omavad leviku keskust Kagu-Aasias (ürgses Kathaisias) Seega on loogiline oletada, et murakate perekonna algkodu asus lähistroopilises Hiinas ja sellega piirnevas Indo-Hiinas; teiseks ilmses, et perekonna ürgsed tüübid (mitte algtüübid) olid igihaljad, ogajad, mitte väga varjukates vihma- ning teist laadi metsades esinevad murakatüübid. Neil vanadel murakatel olid tugevad ogad pikkusega võrreldes nõrkadel toestelgedel (vartel). Sellist laadi eluvormi kuuluvad ka kaasaegsed alamperekonna *Malachobatus* liigid. Ligikaudselt sama eluvormi omavad alamperekondade *Eubatus* ja *Idaeobatus* holarktilised esindajad.

Alamperekondade karaktersete tunnuste võrdlemisel näeme, et murakatele on omane vegetatiivsete osade suur varieerumine. Pere-

konna fülogeneesi saame selgitada ainult morfoloogiliste tunnuste analüüsi ja alamperekondade ning liikide leviku võrdlemise teel.

Mõningad möödunud sajandi uurijad, nagu Krašan (1865), Arechoug (1886—1887), Kuntze (1867), pidasid tekkelt kõige vanemateks rohtjaid murakaid — rabamurakat, soomurakat ja lillakat. Kuid see seisukoht on vananenud. Uurimised veenavad, et vanade murakate tunnuseks olid rohked ogad, suured igihaljad, jagumata või hõlmised lehed. Vanade murakate õied olid keskmise suurusega või isegi suured, entomofiilsed; nende viljad olid valdavas enamikus söödavad, milline omadus viitab levitamisele lindude ja imetajate poolt.

Evolutsiooni pikas ahelas on rohtjad murakad hilisemad tulestüübid.

IV. Kagu-Aasia floora diferentseerumine tertsaaris

Tuntud NSV Liidu taimepaleontoloog Krištofovitš näitas (1936), et kriidiajastu teisel poolel toimus floorade formeerumine ja stabiliseerumine väga pikkamisi. Sellest sõltuvalt oli tolle ajastu floora kõikidel mandritel suhteliselt ühetaoline, sest enam või vähem ühetaolised olid ka kliima tingimused. Alles kriidiajastu lõpul arenesid Euroopas ja Ameerikas võimsad orogeneetilised protsessid (tuntud Laramie revolutsiooni nime all) Uute suurte mäeahelikkude kujunemine põhjustas suuri kliima muutusi. Algas senise võrdlemisi ühelaadilise floora diferentseerumine.

Krištofovitši järgi olid kriidiajastu lõpul juba olemas katteseemnetaimede sugukondade algtüübid; võimalik, et olid olemas ka juba mõnede perekondade algtüübid.

Floorade edasine kujunemine tertsaarajastul kulges Aasiast Euroopa ja Ameerikani ulatuva troopilise Tethis-vahemere tingimustes.

Uuemad uurimused, nagu NSV Liidu teadlase A. Tahtadžjani (1957) ja An. A. Fjodorovi (1957) tööd, kinnitavad väidet, et Euraaasia kaasaegse boreaalse floora algtüübid pärinevad ürgsest Kathaasiast, s. o. subtroopilise Hiina (eriti Jünnani) ja Indo-Hiina mägisaladelt.

Nimetatud territooriumidel on käesoleva ajani säilinud erakordselt rikkalik, fülogeneetiliselt primitiivne floora, milles on esindatud mitte ainult katteseemnetaimede väga vanad liigid, vaid ka ürgsed perekonnad ja sugukonnad. Peale selle on Hiina floorale iseloomulik subtroopilise mäestikufloora aegapidine üleminek paraja kliimatsiooni flooraks.

Seega leiavad kinnitust käesoleva töö autori järeldused, et kaasaegsed boreaalsed murakad hakkasid kujunema lähistroopilises Kagu-Aasias, kus on säilinud murakate rohtjas-boreaalsesse alamperekonda *Cylactis* kuuluvad reliktsed endeemid.

Kriidiajastust pärineva kõiktroopilise floora seosed hakkasid katkema ajal, mil uute orogeneetiliste protsesside tagajärjel lak-

kas olemast Tethis, mis põhjustas suuri muutusi Euraasia kliimas. Sellesse kliima uuenemise ajajärku kuulub tegelikult ka haakronijate murakate eluvormi diferentseerumine iidsest puukujuliste murakate alg-eluvormist.

Murakate perekonna edasise kujunemise tähtsaks teguriks oli Tethisega seotud vana tertsiarse floora diferentseerumine Aasia troopiliseks ja subtropiliseks flooraks. Neid küsimusi käsitleb Krištofovič mitmes töös (1930, 1936, 1941, 1956); neis töödes leiame tähtsaid korrekture ning täiendusi Euraasia jääajaelse floora tekke ja kronoloogia kohta.

Seoses uute muraka eluvormide kujunemise küsimustega omavad tähtsust V. L. Komarovi uurimused (1908)

Komarovi järgi toimus vana Angara mandri floora formeerumine juba kriidiajastu lõpul, nimelt mägi-hügrofütidest. Järelikult ei võinud siiski ka kriidiajastu lõpufaasi floora olla täiesti ühe-laadne, sest temas on juba täheldatav vertikaalne tsonaalsus. Sellega on heas kooskõlas asjaolu, et näiteks kõik murakate lähistroopilise alamperekonna *Lampobatus* liigid on Indo-Hiina ja Edela-Hiina Jünnani provintsi mägi-hügrofütidid. Ilmselt olid ka iidsete puukujuliste algmurakate tuletustüübid lähistroopilise Kagu-Aasia (Angaridia ehk Kathaisia) mägi-hügrofütidid. Samuti pidid ka tertsiarse floora (seega ka murakate) lahknemise ja levimise protsessid vertikaalsetes tsoonides olema vanemad kui horisontaalsetes ja võib arvata, et kaasaegsete boreaalsete murakate eelased rekruteerusid nimelt mägi-hügrofütidest. Progresseerudes omandasid hügrofüütid üha enam ja enam paraskliima tsoonile omaseid mesofiilseid jooni.

Haakronija vana eluvorm on säilinud paljudel boreaalse ala murakatel. Näitena mainigem põldmurakat (*Rubus caesius*) ja paljusid teisi polümorfse alamperekonna *Eubatus* taksoone. Kaheaastaste turioonidega harilik vaarikas, mille ogad on peaaegu täielikult redutseerunud, on näide edasisest kohanemisest soojade maade elutingimustega. Enamgi, vaarikas ise on ühtlasi näide kohanemisest paraskliima tsooni ökoloogiliste tingimustega.

Lähtudes Darwini evolutsiooniõpetusest, on rohtjas-boreaalsete murakad loodusliku valiku tulemus, on näiteks bioloogiliselt kasulikust kohanemisest toimivas olelusvõitluses.

Üldiselt sarnaneb boreaalsete ja subarktiliste murakate adaptatsioon parasvöondi mägisalade liikide kohanemisega.

Alamperekondade *Cylactis* ja *Dalibarda* liikide eluvorm on näide kohanemisest pika lumerohke talvega ning elutingimustega madalas rohurindes, kus ogad on kasutud. Ogad on täiesti säilinud ainult rohtjal Kesk-Hiina (Kansu ja Sõtshuani provints) lumeta alade kollaseviljalisel murakal (*Rubus xanthocarpus*). Tavaliselt on rohtjate murakate ogad osalt või täiesti redutseerunud.

Jääajaelsest kliima külmenemisest tingitult hakkas formeeruma murakate uus, boreaalse eluvormi laad, mille tüübid hakkasid tekkima juba neogeeni vältel lumerohketes mägedes.

Fülogeneetiliselt noorte muraka-eluvormide kujunemise protsessid toimusid pliotseenis, jääajal ning selle interglatsiaalides ja vana-holotseenis. Need ajajärgud moodustavad eri etappe murakate rohtjate eluvormide kujunemisel.

Analoogilised eluvormide kujunemise protsessid toimusid ka lõuna-poolkeral. Kuid et murakad on suures ülekaalus põhja-poolkera taimed, on boreaalset laadi eluvormi kujunemise näited lõunast väga piiratud. Esitame kolm sellist näidet.

Tasmaania huumuseküllastes metsades kasvab kääbusjas murakas *Rubus Gunnianus* Hook. *Dalibarda* alamperekonnast. See on tavaliselt kõdunevail kändudel esinev taim, millel ogad puuduvad. Kahest alamperekonna *Comaropsis* liigist kasvab *Rubus radicans* Cavan. Lõuna-Tšiili huumuserohketes metsades ja *Rubus geoides* Sm. — Magelhäesi väina aladel ja Falklandi saartel. Mõlemad viimati mainitud taimed on vegetatiivselt tugevasti redutseerunud; neil on poolpuitunud roomavad varred, mis varresõlmedest juurduvad. Kuid mõlemal on säilinud ogad ja eluvormilt asetsevad nad seega kõrg-andiinsete ja rohtjas-boreaalsete murakate vahepeal.

V. Kohanemine mäestikkude montaanse ja subalpiinse vööndi kliimaga

VI. Kliima halvenemisest stimuleeritud eluvormi reduktsioon; boreaalset laadi alamperekonnad

Vanade murakate eluvormi jooni on säilinud perekonna kõrg-andiinsetel liikidel. On märkimisväärne, et troopikamaade murakate adaptatsioon nende maade montaanse ja subalpiinse kliima vööndile omab teist laadi kui soe-paraskliima maade murakate eluvormi kohanemine nende maade montaansetele aladele.

Focke (1910), Weberbaueri (1911) ja Herzogi (1935) tödest selgub, et peaaegu kõik alamperekonna *Orobatus* murakaliigid on levinud Boliivia ja Peruu Andides. Nagu on ekvatoriaalsetes maa-des tavaline, puudub Boliivia Ida-Kordiljeerides selline alpiinne vöönd, mida näeme paraskliima alpiinses kõrguses. Kõrg-andiinsed murakad esinevad 3000—4000 meetri vahelises kõrguses ning igilume piir kulgeb umbes 5000 meetri paiku. Nagu on tavaline palava kliima maades, ei erine ka Andide kõrgetes taimestikuvööndites suvi talvest kuigi palju. Lumikate puudub kogu aasta vältel, sadanud lumi kaob kohe ja kliima on ühtlaselt karm nii suvel kui talvel, suurte ööpäevaste temperatuuri kõikumistega.

Lõuna-Ameerika Andide kõrgetes vööndites esinevate murakate vana eluvormi evolutsiooniline morfogenees on suhteliselt väike. Nad on kohanenud kõrgmäestiku Ceja de la montaña nimelise põõsastikuvööndi ökoloogiale. Osalt ulatuvad nad ka veel kõrgemale, kus põõsastik tegelikult puudub. Kaljusel pinnal kasvades on nende murakate varred lamavad, põõsastikuvööndis on varred põõsastele

naaldumise tõttu tõusvad. Kõikidel on säilinud murakate perekonna ürgne tunnus — ogad.

Vastandina kõrg-andiinsetele murakatele on talvise lumikattega soe-paraskliima ala mäestikes esinevad murakad omandanud hoopis teise eluvormi. Nad on taandunud väikesteks rohtjateks taimedeks; ogad on nad osaliselt või täiesti kaotanud.

Soe-paraskliima mäestikes esinevate murakate näiteks on järgmised, fülogeneesilt tuletusliigid: Sikkimi Himaalaja mägimetsade maasikmurakas (*Rubus fragarioides* Bertol.) ja Kesk-Hiina mäestikes esinevad *Rubus calophyllus* C. B. Clarke ja *Rubus Fockeanus* S. Kurz. Need rohtjad murakad kasvavad 3000 ja 4000 meetri vahelises vööndis ja talvise lumikatte tingimustes. Himaalaja madalamate, talvel lumevabade vööndite murakad erinevad eluvormilt väga vähe või üldse mitte subtropiiliste madalmikkude haakronijatest liikidest.

Seega on talvise lumikattega soe-paraskliima mäestikes esinevate rohtjate murakaliikide adaptatsioon kulgenud analoogiliselt rohtjas-boreaalsete murakate adaptatsioonile. Kuid erinevalt piiratud levikuga mägi-endeemidest omavad boreaalsed rohtjad murakad vahel ulatuslikke areaale.

Rohtjas-boreaalsete murakate fülogeneesi probleeme käsitletakse töö IX, X ja XI lõigus.

VII. Kohanemine periglatsiaalsete alade elutingimustega

Alamperekond *Chamaemorus*

Alamperekonna *Chamaemorus* ainsa esindaja, rabamuraka (*Rubus chamaemorus*) kujunemine on vahetult seotud jääajaga.

Rabamuraka areaal on tsirkumpolaarne. Tema areaali lõunapiir langeb ühte boreaalsete turbarabade lõunapiiriga. Põhjas ulatub levila isegi Kesk-Arktiseni. Resvoll-Holmseni järgi (1927) esineb ta Spitzbergeni saarestikus (Isfjord, 78°30' p.-l.). See leiukoht peaks olema reliktnne, sest Isfjordis on ainult kaks korda märgitud rabamuraka õitsemist, mis viitab depressioonile õitsemis- ja viljumisbioloogias. Andersson (1910) on seisukohal, et kogu Spitzbergeni kaasaegne floora omab reliktnset iseloomu. Käesoleva aja kliimatingimustes ei ole turba moodustumine Spitzbergeniil võimalik. Ometi on seal leitud kuni meetripaksusi turbalasundeid. Turbas leiti selliste taimede seemneid, mida saarestiku praeguses flooras ei esine. Peale selle on saarte flooras hübriide, mille lähteliigid samuti puuduvad.

Seega, vaatamata rabamuraka esinemisele Spitzbergeni praeguses flooras, ei saa teda pidada arktiliseks liigiks. Ta on märkimisväärselt fülogeneesiga subarktiline ja boreaalne taim.

Focke (1881) pidas rabamuraka lähteliigiks kas Põhja-Ameerikas esinevat liiki *Rubus nutkanus* Moç. või Jaapani liiki *Rubus*

trifidus Thunbg. Mõlemad on suhteliselt suured ogadeta valgeõielised taimed hõlmiste lehtedega.

Rabamuraka lahkne mine vahetult ühest mainitud liikidest näib küsitav, kuid Focke hüpotees väär ib siiski tähelepanu. On täiesti reaalne, et tingitult kliima külmenemisest jää ajal hakkasid eriti periglatsiaalsetel aladel lahknema uued taksoonid, millest osa osutus muutunud olelustingimuste le paremini kohanenuks. Ka näitab rabamuraka oktoploidne kromosoomide arv ($2n = 56$), et selle liigi komplitseeritud teke toimus skeemi järgi diploid \rightarrow tetraploid \rightarrow oktoploid.

NSV Liidu geobotaanikute ja tundraurijate (Lavrenko 1938, 1946, Sukatšev 1938, Tihhomirov 1946) töödes leiame rohkesti andmeid, mis aitavad mõista taimestiku olelustingimusi jääkilbi periglatsiaalsetel aladel. Rabamurakas esines algul omapärasel periglatsiaalses taimestik us, milles esinesid isegi steppidele omased *Artemisia* liigid (B. P ja M. P Gritšuk, 1950). Käesoleva aja turbarabad on seega rabamuraka sekundaarsed kasvukohad.

Periglatsiaalne taimestik ei esinenud arktilises ega isegi subarktilises tsoonis, vaid tegelikult boreaalsel alal ja oli tingitud jääkilbi lähedusest. Euroopa maksimaalse jäästumise ajal ulatus periglatsiaalne ala koos jääkilbiga isegi lõuna poole 50° p.-l. Olelustingimused pidid seal seega erinema käesoleva aja subarktilises tundras valitsevatest ökoloogilistest tingimustest; talv oli lühem, suvine isolatsioon tugevam. Need on tingimused, mis on lähedased käesoleval ajal boreaalsetes turbarabades valitsevatele ökoloogilistele tingimustele.

Rabamurakas on Eesti NSV turbarabade harilik liik. Eestis õnnestus leida ka tema hübriidi lillakaga (*Rubus Tranzschelii* Juz.), mis avastati a. 1915 Leningradi ümbruskonnas.

Rabamuraka lahkne mise ja liigiks kujunemise küsimused kuuluvad murakate fülogeneesi huvitavamate probleemide hulka.

VIII. Uute liikide kujunemise teed murakate perekonnas; polüploi did ja pseudogaamsed taksoonid

Ühe liigi taksonoomilist amplituudi hindavad autorid sageli väga erinevalt. Selle tulemusena on liigi mõiste tihti ebaselge.

Linné liigimõiste oli morfoloogiline ja staatiline mõiste. Ta ei põhinenud liikide kujunemises valitseval evolutsioonilisel dünaamil, mis käesoleval ajal on endastmõistetav liigi taksonoomilisel piiritlemisel. Sellele vaatamata on Linné süstemaatilise klassifikatsiooni formaal-morfoloogilised alused süstemaatikas püsinud käesoleva ajani. Neist alustest lähtuvad uuemad evolutsioonilised süsteemid ja klassifikatsioonid, samuti Darwini klassikalised tööd evolutsiooniõpetusest, eriti tema «Liikide tekkimine» (1859)

Linné kirjeldas a. 1753 ainult 10 muraka liiki, mida ta oma «Species plantarum'i» esimeses väljaandes jagab kaheks rühmaks — *Frutescentes* ja *Herbacei*, s. o. põõsasjateks ja rohtjateks murakateks. Aegade jooksul on kirjeldatud murakate arv väga palju suurenenud, mis on ainult osalt tingitud ka sellest, et geograafilisi rasse käsitletakse uuemal ajal tavaliselt liikidena.

Liigi mõiste ja liikide tekkimise küsimustele on eriti viimasel ajal pühendatud palju uurimusi, mis küsimust käsitlevad erinevatelt seisukohtadelt. Seejuures omavad vastavad publikatsioonid sageli poleemilist iseloomu.

Liikide tekkimise teoreetilised küsimused ei kuulu üldiselt käesoleva töö raamidesse. Selles käsitletakse üldjoontes ainult murakamestide kujunemise peamisi suundi.

Enamikku polüploididest boreaalsete murakate hulgas tuleb pidada lähteliikidest hüppeliselt lahkenuks. Peale selle on olemas hübriidse tekkega polüploidid, nagu näiteks kitsemurakas (*Rubus nessensis* W Hall) alamperekonnast *Eubatus*.

Polüploidsete taksoonide uurimisele on pühendatud rohkesti töid. Hagerup (1932), Sokolovskaja ja Strelkova (1938, 1939, 1940, 1948, 1948a) ja Flovik (1940) selgitasid, et polüploidisus esineb tavaliselt arktilistel aladel ja kõrgmäestikkudes esinevatel liikidel äärmuslikkudes olustingimustes. Polüploidisus võib seega näida uute liikide tekkimise põhjusena; tegelikult pole ta põhjus, vaid tagajärg. Uute mestide divergentsi põhjustab ainevahetusprotsesside ümberkujunemine, mis on tingitud lähteliigile pessimaalseiks kujunenud elustingimustest. Polüploidisus, s. o. kromosoomide reduktsioonjagunemise ärajäämine, on tingitud ainevahetusprotsesside ümberehitusest.

Murakate fülogeneetilise rea *Moriferi* (alamperekond *Eubatus*) liikidel esineb sageli pseudogaamia ehk apomiksise näht. Murakate pseudogaamia on tingitud liikidevahelisest ristamisest ja esineb *Moriferi* rea Euroopas esinevatel esindajatel, mitte aga sama rea Põhja-Ameerika liikidel. Focke (1881), Rozanova (1946, 1947, 1948) ja teiste autorite uurimused näitasid, et *Moriferi* rea Euroopa taksoonid pole suutelised suguliselt paljunema; nende õietolm ei viljasta, ta vaid stimuleerib embrüo partenogeneetilist arengut. Pseudogaamsete mestide tekkimine *Moriferi* rea Euroopas esinevate liikide hulgas toimub niivõrd intensiivselt, et käesoleva ajani on pseudogaamseid mikroliike kirjeldatud üle 2000; nende määramine on äärmiselt raskendatud üleminevate vormide tõttu kahe või kolme, isegi nelja kollektiivliigi rühma vahel.

Pseudogaamia näib olevat anomaalne näht. Taolised mestid peaksid elimineeruma, kui neil ei peaks taastuma suguline paljunemine. Kuid *Moriferi* rea taksoonide tekke suur dünaamika sunnib siiski selle oletuse õigsuses kahtlema.

IX. Fülogeneetiline morfoloogia ja muraka eluvormide regressiivne anagenees

X. Murakate eluvormid

Morfogeneetiline evolutsioon ja uute eluvormide kujunemine toimuvad tavaliselt konvergentsete protsessidena. Aljohhin (1944, lk. 55) iseloomustab taimede mõlemaid evolutsioonisuundi järgmiselt: «Eluvormis ilmneb taime pikaajalise kohanemise tulemus kohalikkude elutingimustega; see väljendub tema välisilmes. Ühtede ja samade välistegurite mõju hoopis erinevatele süstemaatilistele rühmitustele võib anda ühe ja sama välise efekti, ja järelikult — eluvorm ei oma midagi ühist süstemaatilise kuuluvusega.»

Alates A. Humboldtist (1806) on loodud rida eluvormide süsteeme. Üks tähtsamaid nende hulgas on Raunkiaeri (1907, 1908, 1934) eluvormide süsteem, mis põhineb taimede ökoloogial. Uuemates selle suuna töödes hakkab üha selgemini ilmnema Darwini evolutsiooniõpetuse mõju.

Eesti botaanikutest kirjeldas Lippmaa (1933) ülase (*Anemone*) elementaar-eluvormi. Ülase eluvorm esineb süstemaatiliselt kaugeles sugukondades ja ta on heaks konvergentse eluvormi näiteks.

NSV Liidus on ilmunud rida spetsiaalseid eluvormide kujunemist käsitlevaid töid. Tähtsaimad neist on Kultiassovi (1950), Serebrjakovi (1954, 1954^a, 1955, 1955^a) ja Senjaninova-Kortšagina (1949) tööd. Serebrjakovi ja tema kaastööliste publikatsioonides ilmneb eluvormide kirjeldamise uus suund, mis on rajatud eluvormide ajaloolisele ja fülogeneetilisele uurimisele.

Alamperekonda *Cylactis* kuuluvate boreaalset laadi murakate põhiliseks tunnuseks on nende toestelje (varre) suur reduktsioon ja rohtjas laad. Rensch (1947) nimetab taimede evolutsioonilist kohanemist keskkonnatingimustega ja nende täiuslikumaks kujunemist anageneesiks, millel väliselt võib olla ka regressiivne ilme. Võime seega boreaalsetele murakatele omast rohtjat eluvormi koos toestelje ja ogade reduktsioonilise lihtsamaks muutumisega iseloomustada kui regressiivse anageneesi nähtust, mis on omane kõikidele rohtjas-boreaalsetele murakatele, kaasa arvatud rabamurakas.

Kultiassov (1950) ütleb: «Katteseemnetaimede algseks eluvormiks tuleb pidada puistaimi paljuaastase sirge vähearenenud (monopodiaalse) tüvega ning igihaljaste lehtedega, vahelduva lehesetuse, katmata pungade ja lihakate viljadega,» ja edasi «eluvormi rohtjas tüüp on hilisem tuletustüüp.»

Lähtudes eluvormi adaptiivse kujunemise skeemist puud → põõsad → rohtjad taimed, tekib küsimus, kas esinesid varematal aegadel ka murakate puukujulised algtüübid. Sellele küsimusele saame vastata jaatavalt. Kuid välja arvatud Kesk-Hiina *Rubus arbor* Lévl. et Van., on nad välja surnud. *Rubus arbor* on igihaljas ogajas puu, mille kõrgusest kahjuks pole andmeid.

Igihaljad ogadega varustatud poolronijad murakad pole kahtlemata algne, vaid perekonna hilisem tuletustüüp. Murakate algsed lähtetüübid olid puukujulised paleotseeni ja oligotseeni tüübid.

Käesoleva töö I ja II lõigus kirjeldatakse vanemaid, alamperekonda *Malachobatus* kuuluvaid haakronijaid murakaid; siinkohal mainime teisi, murakate üldisi, fülogeneesilt nooremaid eluvormi tüüpe.

Teiseks üldiseks tüübiks (eluvormiks) on hariliku vaarika (*Rubus idaeus* L. sensu lato) tüüp liigirohkest alamperekonnast *Idaeobatus*. Viimase alamperekonna liikidel on üldiselt säilinud alamperekonna *Malachobatus* esindajatele omane laad, kuid nad pole enam täiesti puitunud, vaid poolpuitunud, turioonidega taimed. Turioonideks nimetatakse vegetatiivseid juurevõsusid, mis õitsevad ning viljuvad teisel aastal ning asenduvad uute turioonidega. Märkisime, et vähem tüüpilised turioonid esinevad ka alamperekonna *Malachobatus* liikidel. Vaarika tüübi lihakas koguluuvili langeb valmides kuiva õiepõhja küljest ära; alamperekonna *Eubatus* pärismurakatel seavastu variseb koguluuvili koos lihaka õiepõhjaga. Enamikul alamperekonna *Idaeobatus* liikidest on säilinud erinevas suuruses ogad, kuid boreaalsel harilikul vaarikal on nad peaaegu täiesti redutseerunud.

Muraka eluvormide kolmandasse üldisesse tüüpi kuuluvad rohtjas-boreaalsed murakad ja juba mainitud lumerohkete mäestikkude murakad. Raunkiaeri (1907, 1908, 1934) eluvormide süsteemis on nad enamikus hemikrüptofüüdid, vähemikus kamefüüdid, mis Serebrjakovi (1954) eluvormide süsteemis kuuluvad mitmeaastaste polükarpsete taimede hulka, kuid mõned on ka kääbuspõõsad (Raunkiaeri kamefüüdid). Nende juurekael (kamefüütidel ka varre alumine osa) ja juurmised osad (juured, risoomid) on puitunud, mis on puitunud eellastelt päritud tunnus.

Rohtjas-boreaalsete murakate lähem iseloomustus esitatakse töö XI lõigus.

Lähtudes erinevustest boreaalsete murakate regressiivses anageneesis, kirjeldab autor mõningaid regressiivseid ning seega suhteliselt noori alamperekonna *Cylactis* tuletuseluvorme, nagu seda tegi Lippmaa (1933), kui ta kirjeldas ülase elementaar-eluvormi.

Alamperekonnas *Cylactis* eristatakse järgmisi regressiivseid tuletuseluvorme.

1. Kollaseviljalise muraka (*Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch.) eluvorm. Raunkiaeri süsteemi risoomgeofüüt. Toesteljed rohtjad, arvukate kõverdunud ogadega. Uuenemispungad tekivad rõhtsal risoomil ja sellest tõusval varre maa-alusel osal. Lehed kolmetised, harvem viietised, keskmine leheke pikemarootsuline. Väikesed haakuvad ogad esinevad ka leherootsul ja lehe allkülje roodudel. Hüpantsiumi alumine osa kaetud väikeste nõeljate ogadega. Maapealsed roomavad võsundid puuduvad. Varred alguses püstised, 20—50 cm kõrged, hiljem maha kaarduvad, moodustades ogajate varte tiheda põimiku.

Selle muraka eluvorm on üldiselt lähedane subtroopiliste haakronijate murakate lähtetüüpide eluvormile. Kuid ta on taandunud madalaks rohtjaks taimeks, millel siiski on säilinud murakate ürgsemale laadile omased ogad.

Kollaseviljaline murakas kuulub Hiina Kansu ja Sõtshuani lumeta mägisalade floorasse. Selline eluvorm puudub täiesti lumerohketal boreaalsetel aladel, samuti lumerohketes mägedes.

2. Humalalehise lillaka (*Rubus humulifolius* C. A. Mey.) eluvorm. Raunkiaeri süsteemi kamefüüt, võrdlemisi lühikeselt puitunud toestelje alumise osaga, lähenedes selle tunnuse tõttu hemikrüptofüüdi eluvormile. Uuenemispungad asuvad mõne cm kõrgusel maapinnalt ja juurekaelal. Üheaastased maapealsed lamavad võsundid puuduvad. Toesteljed harunemata, püstised või tõusvad, 10—30 cm pikad, nende puitunud ja rohtjas osa on pillatult kaetud sirgete nõeljate ogadega, mis esinevad ka leherootsul ja lehelaba allkülje roodudel. Lehed kolmehõlmised, sageli väikeste külgmiste lisahõlmadega.

Humalalehine lillakas on taigatsooni taim, levinud Soomest kuni Amuurimaani. Kasvab metsades, võsastikes, turbarabadel; talub varju. Ta on kohanenud lumerohkete boreaalsete alade rohurindega. Omab ka veel tugevasti redutseerunud ogasid. Väliselt sarnaneb ta teatava määrani hariliku lillakaga.

3. Hariliku lillaka (*Rubus saxatilis* L.) eluvorm. Raunkiaeri süsteemi hemikrüptofüüt. Roomav risoom ja roomavad juured puuduvad. Esinevad üheaastased lamavad võsundid, mis sügisel sõlmedest juurduvad. Fertiilsed varred püstised, 10—15 cm pikad, pillatult kaetud väikeste nõeljate ogadega, mis kääbusindiviididel harilikult puuduvad. Varre alumine osa kaetud väikeste soomusjate alalehtedega, keskelt alates lehistunud. Lehed kolmetised, harva viietised, külgmised lehekesed vahel väikeste lisahõlmadega; tipmine leheke pikemarootsuline.

Kuigi harilik lillakas on kohanenud lumerohkete boreaalsete alade rohurindega, on tal veel säilinud väikesed nõeljad ogad. Levinud Euraasias, peamiselt varjukates metsades.

Samasse rohtjasse tuletuseluvormi kuuluvad Põhja-Ameerika karvane lillakas (*Rubus pubescens* Rafin.), sama ala *Rubus montanus* ja Jaapani *Rubus japonicus* (Maxim.) Focke.

4. Soo ehk mesimuraka (*Rubus arcticus* L.) eluvorm. Raunkiaeri süsteemi hemikrüptofüüt. Roomav risoom puudub, kuid on roomav juur, mille rõhtsal osal asetsevad uuenemispungad, mis juure vertikaalsel osal puuduvad. Maapealsed lamavad võsundid puuduvad. Varre pikkus ei ületa 25—30 cm. Vars ise on kõverdumise tõttu sõlmedes siksakjas, alumises osas mitme soomusja alalehega. Lehed kolmetised. Selle eluvormi esindajatel on ogad täielikult redutseerunud, puuduvad ka nõeljad moodustised. Leheroots ja vars on kaetud udejate karvakestega, samuti lehelaba alumine külg.

Harilik soomurakas on eluvormi evolutsioonilise kohanemise käigus kujunenud lumerohkete boreaalsete maade rohurinde liigiks, millel puuduvad igasugused ogajad moodustised.

Liigil on laialdane boreaalne areaal. Ta kasvab hõrendatud niisketes või soistes metsades ja soode samblamätastel; eelistab turba- ja liivapinnast. Areaali Aasia osas kasvab mägitundratel ja mõnikord ka kivisel pinnal. Põhjas ulatub areaal metsatundra aladeni.

Sama eluvormi omab Põhja-Ameerika varretu soomurakas (*Rubus acaulis* Michx.) ja Beringi mere aladel ning selle mere saartel esinev tähtjas soomurakas (*Rubus stellatus* Sm.) Samasse eluvormi kuuluvad ka fülogeneetilise rea *Fragarioides* esindajad — Himaalaja maasikmurakas (*Rubus fragarioides* Bertol.) ja Hiina liigid *Rubus Franchetianus* Lév ja *Rubus allophyllus* Hemsl.

ERIOSA. ALAMPEREKOND *CYLACTIS* RAFIN.

XI. Alamperekond *Cylactis* Rafin. Fülogeneetilised read ja liigid

Põhiliselt kuuluvad boreaalsed rohtjat laadi murakad alamperekonda *Cylactis*. Boreaalsete rohtjate murakate kujunemise uurimisel lähtuti seega sellest alamperekonnast, milleks teostati siia kuuluvate liikide floristilis-süsteemaatiline analüüs.

Murakate perekonna monograafi Focke järgi (1910) sisaldab alamperekond *Cylactis* neli fülogeneetilist rida. Süsteemaatilise analüüsi tulemusena selgus (Eichwald 1952), et on vaja eristada veel üks fülogeneetiline rida ning teostada liikide väiksem übergroupeerimine fülogeneetilises reas *Saxatiles*.

Selgus, et Hiina ja Himaalaja mägisalade endeemsed liigid moodustavad suhteliselt ühelaadse rühma; nad eraldati reast *Arctici* ning püstitati uus, maasikmurakate (*Fragarioides*) fülogeneetiline rida, mille tüübiks on Himaalajas esinev *Rubus fragarioides* Bertol.

Uues grupeeringus iseloomustuvad fülogeneetilised read (series naturales) alljärgnevalt.

1. *Xanthocarp* (Focke 1910). Puitunud juurekaelaga rohtjad, tugevasti ogajad taimed. Risoom roomav, uuenemispungadega. Maapealsed roomavad võsundid puuduvad. Lehed kolmetised või viietised. Õied valged. Väikeste areaalidega endeemsed Hiina ja Jaapani liigid (2 liiki).

2. *Saxatiles* (Focke 1910) Puitunud juurekaelaga rohtjad siledad või veidi harjasjas-ogajad taimed, mille juurmised osad ei moodusta uuenemispungi. Fertiilsed varred püstised, steriilsed — tõusvad või pinnasel roomavad, sügisel sõlmekohtadest juurduvad võsundid. Lehed kolmetised või viietised. Õied valged. Väga erinevaid, suuri kuni väikesi areaale omavad Euraasia ja Põhja-Ameerika liigid (7 liiki)

3. *Humulifolii* (Focke 1910). Puitunud roomava risoomi ja varre alumise puitunud osaga rohtjad taimed. Eriti varre alumine puitunud osa kaetud harjasjate ogadega. Uuenemispungad asetsevad mõne cm võrra maapinnast kõrgemal. Maapealsed roomavad võsundid puuduvad. Lehed kolme- kuni viiehõlmised lihtlehed. Õied valged. Üks suuremat Eurosiberi areaali omav liik.

4. *Fragarioides* (Eichwald 1952¹). Puitunud juurekaelaga, paljad või näärmekarvadega ja väikeste ogadega kaetud mägitaimed. Juured roomavad, uuenemispungadega. Maapinnal roomavad võsundid puuduvad. Lehed kolmetised kuni seitsmetised lihtlehed. Õied valged. Kesk- ja Edela-Hiina ja Himaalaja endeemsed, väikesi areaale omavad liigid (3 liiki).

5. *Arctici* (Focke 1895, ex p.). Puitunud juurekaelaga rohtjad taimed. Juured roomavad, uuenemispungadega. Maapealsed roomavad võsundid puuduvad. Lehed kolmetised või hõlmised lihtlehed. Õied punased. Enamik liike omab suuri boreaalseid ja subarktilisi areaale (3 liiki).

Alamperekonna *Cylactis* fülogeneetiliste ridade (series naturales) praktiliseks eraldamiseks on kasutatav alljärgnev määramistabel:

- | | | |
|--|------------------------|---|
| 1. Õied punased. Juured roomavad. Maapealsed roomavad võsundid puuduvad | | |
| | 5. <i>Arctici</i> | 2 |
| — Õied valged | | |
| 2. Hõlmised lihtlehed | | |
| | 3. <i>Humulifolii</i> | 3 |
| — Lihtlehed | | |
| 3. Tugevate haakjate ogadega taimed | | |
| | 1. <i>Xanthocarpi</i> | 4 |
| — Taimed ogadeta või ogad on väikesed | | |
| 4. Taimedel puuduvad maapealsed roomavad võsundid; juured roomavad | | |
| | 4. <i>Fragarioides</i> | |
| — Taimed pinnasel roomavate võsunditega, ilma roomavate juurmiste osadeta, sageli väikeste ogadega | | |
| | 2. <i>Saxatiles</i> | |

Alamperekonda *Cylactis* kuuluvad fülogeneetilised read ja liigid

Fülogeneetiline rida *Xanthocarpi*:

1. *Rubus xanthocarpus* Bur et Franch.
Kesk- ja Edela-Hiinas (Sõtshuani ja Kansu provintsid).
2. *Rubus minusculus* Lév. et Vaniot
Jaapani Honšu saarel.

¹ *Fragarioides*, series nova: *plantae montanae inermes vel partim setosoglandulosae vel aculeolati. Radices repentes, propaguliferi. Flagella nulla. Flores albi.*

Fülogeneetiline rida *Saxatiles*:

Rühm *Subsaxatiles*

3. *Rubus Clarkei* J. D. Hook.
Kašmir Himaalajas, ligi 3000 m abs. kõrguses.
4. *Rubus simplex* Focke
Kesk- ja Edela-Hiina (Hubei ja Sõtshuan).
5. *Rubus defensus* Focke
Jaapanis.

Rühm *Saxatiles veri*

6. *Rubus saxatilis* L.
Boreaalses Euraasias.
7. *Rubus pubescens* Rafin. (coll.)
Boreaalses Põhja-Ameerikas Labradorist Jukoni jõe ülemjooksuni.
8. *Rubus japonicus* (Maxim.) Focke
Jaapani mägimetsades.
9. *Rubus transmontanus* Focke
Põhja-Ameerikas, Ühendriikide Washingtoni osariigis ja Briti Columbias.

Fülogeneetiline rida *Humulifolii*:

10. *Rubus humulifolius* C. A. Mey.
Subarktilises ja boreaalses Ida-Euroopas ja Aasias.

Fülogeneetiline rida *Fragarioides*

11. *Rubus fragarioides* Bertol.
Sikkimi Himaalajas 3000—4000 m vahelises abs. kõrguses.
12. *Rubus Franchetianus* Lév.
Edela-Hiina Jünnani provintsis.
13. *Rubus allophyllus* Hemsl.
Hiina Sõtshuani provintsi Omišani mäestikus, 1100—2500 m vahelises abs. kõrguses.

Fülogeneetiline rida *Arctici*:

14. *Rubus arcticus* L.
Subarktilises ja boreaalses Euraasias ja Põhja-Ameerikas; peaaegu tsirkumpolaarne atlantilise levikulüngaga.
15. *Rubus stellatus* Sm.
Loode-Alaskas ja Beringi mere saartel; NSV Liidus Dežnevi maaninal (Tšuktšimaa) ja Kamtšatkas.
16. *Rubus acaulis* Michx.
Subarktilises ja boreaalses Kanadas ja Alaskas ning Ühendriikide põhjaosas.

Alamperekonda *Cylactis* kuuluvate fülogeneetiliste ridade ja liikide lühike iseloomustus

Fülogeneetilise rea *Xanthocarpi* iseloomulik esindaja on Kesk-Hiina *Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch. See on madal, vegetatiivsetes osades tugevasti redutseerunud rohtjas taim, millel on siiski säilinud perekonna iidne tunnus — rohkearvulised kõverduvad ogad, mis esinevad ka leherootsul ja lehelaba allkülje roodudel. Kollaseviljalise muraka viljade maitse on meeldivalt hapukas; seetõttu on teda püütud marjataimena kultiveerida. Tartu Riikliku Ülikooli botaanikaaias kasvab ta hästi, õitseb ja viljub. Puuduseks kultiveerimisel on intensiivne juurevõsude moodustamine, seega pinnase risustamine, samuti väga haakuvad ogad.

Selle fülogeneetilise rea teine esindaja *Rubus minusculus* Lév et Van. on vähetuntud Jaapani liik; ta on üsna väike seitsmetiste lehtedega taim.

Fülogeneetiline rida *Saxatiles* on alamperekonna liigirohkeim rida, millesse kuulub 7 liiki. Focke (1910) ühendas nendest kuus liiki rühmaks *Saxatiles veri*, s. o. pärislillakateks, asetades Kašmiris päriskoduse *Rubus Clarkei* väljapoole seda rühma. Klarki lillakas on kolmetiste lehtede ja peaaegu ümarikkude lehekestega väike taim, mille leherootsud ja lehelaba allkülje roodud on kaetud pisiogadega. Eichwald (1952) jõudis tulemusele, et Klarki lillakas koos kahe teise *Saxatiles veri* liigiga, Kesk- ja Edela-Hiina liigiga *Rubus simplex* Focke ja Jaapani liigiga *Rubus defensus* Focke, tuleb ühendada uueks sugulasgrupiks *Subsaxatiles*. Grupi *Subsaxatiles* liikidel esinevad leherootsul ja lehelaba roodudel pisiogad, mida ei näe pärislillakatel.

Pärislillakate rühma jääb seega 4 liiki. Esimene neist, harilik lillakas (*Rubus saxatilis* L.), omab Lippmaa järgi (1938) ulatuslikku areaali Euraasias, leviku kontsentratsiooniga boreaalses Euroopas. Ledebouri järgi (1844—1846) on Altais esinevatel hariliku lillaka populatsioonidel tugevamad ja tihedamalt asetatud ogad kui liigi Euroopa esindajatel. Focke (1910) omakorda juhtis tähelepanu sellele, et Altais, Armeenias ja Kašmiris esinevad lillakad on tugevamakasvulised ning näärmekarvased. Focke oletas, et need mestid võiksid olla lillaka seni veel kirjeldamata alamliigid või teisendid.

Euroopas esinev tüüpiline lillakas on tetraploidne liik, kromosoomide arvuga $2n = 28$. Teoreetiliselt pole võimatu, et kasvult suuremad ja ogajamad Altai, Armeenia ning Kašmiri lillaka mestid on liigi vanemad, diploidsed esindajad. Kui see oletus peaks osutama õigeks, siis peaksid ka N. M. Prževalski poolt a. 1875 Mongoolias Muni Ula mägedes (Huanghō keskjooksul) kogutud taksoonid samuti kuuluma liigi diploidsele tsükklisse.

Veendusime, et hariliku lillaka ja rea teiste, alamperekonda *Cylactis* kuuluvate liikide lähtekodu ei asu Euroopas, kus lillakas on eriti levinud, vaid idapoolses Aasias. Ida-Aasias näivad lillaka

leiukohad omavad ekspansiooni eelpostide iseloomu; tegelikult on need näilised eelpostid liigi areaali reliktsed järelpõstid, kuna liigi levik kaasajal on keskendatud lääände.

Teiste *Saxatiles*-rea liikidega võrreldes on harilikule lillaka areaal kõige ulatuslikum. Et tema osa-areaalid Mongoolias ja Himaalajas omavad reliktselt iseloomu, võime teda kitsamas mõttes iseloomustada Eurosiberi liigina, mille areaal ulatub Pürenee-dest Ohhoota mereni. Lippmaa koostatud areaali kaardist (1938) nähtub, et lillaka kasvukohad ida suunas üha enam ja enam hõrenevad.

Harilikule lillakale on süstemaatiliselt lähedased: Kanadas ja Ühendriikides levinud karvane lillakas (*Rubus pubescens* Rafin.), Jaapani mägimetsade *Rubus japonicus* (Maxim.) Focke ja Ühendriikide loodeosas levinud *Rubus transmontanus* Focke. Kaks viimast liiki on piiratud areaaliga endeemid.

Karvane lillakas on polümorfne kollektiivliik, mille taksonoomia vajab omaette uurimist. Euroopa herbaariumides leiduvad materjalid pole selleks piisavad.

Harilikule lillakale on teataval määral lähedane humalalehine lillakas (*Rubus humulifolius* C. A. Mey.), fülogeneetilise rea *Humulifolii* ainus esindaja, millel on ulatuslik Eurosiberi areaal. Ta on tetraploidne liik, mille lähtevormid käesoleval ajal puuduvad ning mis kahtlemata on kujunenud jääaja tingimustes. Ta kaasaegne areaal on suuremas osas sekundaarne (pärast jääaega kujunenud).

Maasikmurakate (*Fragarioides*) fülogeneetiline rida sisaldab kolme endeemset, väikese areaaliga liiki. Need on Kesk-Hiina *Rubus allophyllus* Hemsl., Edela-Hiina *Rubus Franchetianus* Lévl. ning Himaalaja *Rubus fragarioides* Bertol. *Fragarioides* on *Saxatiles* ja *Arctici* vahepealne fülogeneetiline rida; tema liikidel on suuremad õied kui lillakatel ning selle tunnuse poolest on nad *Arctici*-reale lähemad kui *Saxatiles*-reale. Need on mägisalade liigid, millel kaasajal puudub levikukontakt *Arctici*-rea liikidega. Kõik kolm liiki on taksonoomiliselt lähedased ja sarnanevad eluvormilt boreaalsetel ja subarktilistel madalmikkudel levinud *Arctici* liikidega. Evolutsiooniliselt on nad *Arctici* liikidest vanemad. Neil puudub levimise dünaamika oma piiratud areaalide laiendamiseks. Seega on nad heaks konservatiivse endemismi näiteks.

Fülogeneetilise rea *Arctici* liikidest on kõige ulatuslikuma levikuga harilik soomurakas, *Rubus arcticus*. Puudumise tõttu Islandis, Gröönimaal ja käesoleval ajal ka Briti saartel omab tema areaal suurt atlantilist disjunktsiooni. Põhja-Ameerikas on tal lähedase varreta ehk kanada soomurakaga (*Rubus acaulis* Michx.) ligikaudu ühtelangev areaal.

Kolmandal *Arctici*-rea liigil, tähtjal soomurakal (*Rubus stellatus* Sm.) on lünklik areaal Alaskas, Beringi mere saartel (Aleuutidel, Komandori saartel), Tšukotka poolsaarel (Dežnevi neem) ja Kamtšatka poolsaarel. Tähtjas murakas on kohanenud ookeani-

lise tundra ökoloogiliste teguritega, mille poolest ta teataval määral sarnaneb rabamurakaga — boreaalsete turbarabade ja kontinentaalsemate metsatundrate taimega.

Tähtjal murakal on hõlmised lehed; mõnel indiviidil on lehed peaaegu kolmetised ja lähenevad kujult teiste sama rea liikide liit-lehtedele. Taksonoomiliselt asetseb ta rea teistest liikidest veidi kaugemal.

Oletame, et tähtjas murakas lahknes teatavast lähteliigist, milleks võis olla mingi Põhja-Ameerika *Rubus spektabilis*'e laadi murakas ning mida Focke ja mõned teised autorid pidasid hariliku soomuraka lähteliigiks. On samuti võimalik, et lähteliigiks oli mingi hariliku soomurakaga sarnanev mest. Igal juhul sai lahknemine mingisugusest lähteliigist toimuda periglatsiaalsetes tingimustes ajal, mil Aasia ja Põhja-Ameerika vahel veel püsis mandri-line seos Beringi maismaa kujul (Wulff 1947). Beringi mere tekkimine pleistotseeni teisel poolel põhjustas tähtja muraka areaali tükeldumise, nagu seda näeme käesoleval ajal. Väärrib märkimist selle liigi eraldatud leiukoht Kamtšatka poolsaarel asuva Kljutševski küla lähedal (Juzeptšuk 1941).

Harilik soomurakas Eesti NSV-s

Harilik soomurakas kasvab Eestis väljaspool oma pidevamat areaali. Enam-vähem pidevaks osutub ta levila juba Soome lõunapoolses osas.

Soomuraka levik Eestis on mitmeti huvitav. Siin võib eristada tema kahte laadi kasvukohti. Ühtedel leiukohtadel taim ilmub järsku, eksisteerib mõni aeg ning kaob, kui ökoloogilised tingimused osutuvad taimele ebasobivaiks. Seda laadi leiukohad on tekkinud ornitohoorselt, lindude kaudu, kes vilju süües taime levitavad. Tähtsamad levitajad on rästa liigid. Tekkelt on ornitohoorsed mitmed Eestis registreeritud soomuraka leiukohad. Ühel niisugustest leiukohtadest Jõhvi rajoonis, Narvasse suubuva lisajõe Borovnja lähedal asuvas Avintses püsis taim isegi mitukümmend aastat.

Teised soomuraka leiukohad Eestis on püsivad. Nendest on tähtsaim ja ulatuslikem Kaansoo Väandra rajoonis, umbes 40 km Viljandist loodes.

Soomuraka Kaansoo levila hõlmab umbes 40 km² suuruse ala. Taim esines siin peamiselt soistel ja poolsoistel niitudel, sageli hulgi. Soode kuivendamise ja ülesharimise tõttu on tema sagedus ja ohtrus tugevasti vähenenud. Ühistel kasvukohtadel lillakaga võis siin kohati leida mõlema liigi värda *Rubus castoreus* Laest.

Ei saa nõustuda Senjaninova-Kortšagina ja Kortšagini (1951) seisukohaga, et *Rubus castoreus* pole vörd, vaid on hariliku lillaka punaste kroonlehtedega teisend. Esitame järgnevalt fakte, mis peaksid tõestama, et Eesti NSV-s esinev *Rubus castoreus* on hübriidne mest.

1. Hariliku lillaka väikesed indiviidid erinevad vegetatiivses seisundis soomurakast väga vähe; seda raskem on eristada nende hübriide.

2. *Rubus castoreus*'t on Eestis leitud ainult kohtades, kus soomurakas ja lillakas kasvasid koos.

3. Sellel hübriidisel mestil arenevad Eestis väga harva üksikutest luuviljaketest koosnevad viljad.

Kaansoos leiti soomuraka valgeõieline vorm ning rida teisi vorme.

Varemates publikatsioonides (Eichwald 1933, 1935—1936, 1952) näitas autor, et soomuraka levikul Kaansoos on spontaanne ja reliktnne iseloom, sest taim on esinenud siin subarktilisest kliimaperioodist alates, millal taime levik Eesti territooriumil võis olla niisama üldine, nagu ta seda on käesoleval ajal Euroopas 62° p.-l. põhja pool. Püüame seda tõendada kahe põhjendusega.

Esimene põhjendus on etnootaaniline. Soomuraka nimi on Kaansoos taime rahvapärane nimi; on andmeid, et selle nimetuse all tuntakse taime Kaansoos juba kolme generatsiooni kestel, s. o. vähemalt 200 aastat.

Teiseks põhjenduseks on Kaansoos soomurakal spetsiifilise parasiitseene *Phragmidium arcticum* Lagerh. leidmine. Kaansoos leiti soomurakal seene kevad-, suvi- ja sügiseosed. Teistel soomuraka Eesti leiukohtadel seent seni pole avastatud, välja arvatud taime Lilienbachi leiukoht Narva linnast mõni kilomeeter ida pool. Viimasel leiukohal on soomuraka areaali lähedam kontakt leiukohtadega Laadoga-Ilmeni taimegeograafilises rajoonis.

Harilikule soomurakale on väga lähedane Põhja-Ameerika varreta soomurakas (*Rubus acaulis* Michx.) Hultén (1946) ja Bailey (1941) on selgitanud selle teatava määranii problemaatilise liigi taksonoomiat, mille süstemaatilise astme (liik, alamliik või teisend) hindamisel eri autorite seisukohad väga erinevad. Varreta soomurakas erineb harilikust soomurakast madalama kasvu (mis tavaliselt ei ületa 10 cm) ja võrdlemisi suurte õite poolest, mille kroonlehed on 12—14 mm pikad, harilikul soomurakal seevastu ainult 5—9,5 mm.

XII. Kliimategurid ja hariliku ning varreta soomuraka Kanada areaali kujunemine

XIII. Fülogeneetilise rea *Arctici* liikide evolutsioon

Kliimategurite osa selgitamisel mõlema soomuraka areaali kujunemises ja nende liikide fülogeneesi probleemide lahendamisel jõuame järgmistele tulemustele.

a. Harilikul ja varreta soomurakal on Põhja-Ameerikas üldjoontes ühtelangev areaal. Varreta soomurakas on polümorfne liik, mille morfoloogilised tunnused on võrdlemisi kõikumad.

b. Varreta soomurakas on kohanenud veidi karmima kliimaga kui harilik soomurakas. See ilmneb siis, kui võrdleme temperatuuriandmeid nendel Kanada aladel, kus kumbki liik esineb.

c. Varreta soomurakas lepib vegetatsiooniperioodi vältel pisut madalama temperatuuriga kui harilik soomurakas. Sellega on kooskõlas tema ulatumine kaugemale Kanada metsatundrassa. Kuid areaali üldiseloomult ei ole ka varreta soomurakas arktiline liik.

d. Varreta soomuraka areaali põhjapiir asub alal, kus viljade valmimise seisukohalt tähtsa soojema kuu keskmine temperatuur ei ole madalam kui 6° C. Vastav temperatuuri miinimum asub harilikul soomurakal pisut kõrgemal. Küllaldase lumikatte puhul ei oma madalad talvetemperatuurid olulist tähtsust.

Selgus, et fülogeneetilistesse ridadesse *Arctici* ja *Fragarioides* kuuluvad liigid on iseloomulikud alamperekonnas *Cylactis* toimunud evolutsioonilistes protsessides. Teiselt poolt on alamperekonna *Cylactis* boreaalsete murakate fülogeneesi kulgu olulise tähtsusega nii periglatsiaali kui ka postglatsiaali boreaalse ja subarktilise floora üldise kujunemise seisukohalt.

Fülogeneetiliste ridade *Fragarioides* ja *Arctici* kujunemise küsimuste uurimisel jõuti järgmistele tulemustele.

e. *Fragarioides*-rea murakad on fülogeneesilt vanemad *Arctici*-rea esindajatest. See on vanem endeemne rühm, millel käesoleval ajal puudub seos *Arctici*-rea liikidega.

f. Harilik soomurakas on jääaja eel tekkinud liik, millel on säilinud progressiivsed jooned nii kalduvuses areaali laiendamisele kui ka uute taksonoomiliste ühikute moodustamises. Tema ulatuslik areaal on suuremalt osalt jääaja-järgne.

g. Juba pleistotseeni alguses lahkes kas harilikust soomurakast või kaasaegsele *Rubus spectabilis*'ele lähedast liigist tähtjas soomurakas. See on staatiline liik katkendliku, reliktset laadi areaaliga, mille kujunemine toimus jaheda ookeanilise kliima tingimustes praeguse Beringi mere aladel.

h. Varreta soomurakas on suhteliselt noor heteromorfne liik, mille lahknemist harilikust soomurakast stimuleeris jääaeg. Tema tekke laad sarnaneb teataval määral tähtja soomuraka tekkega, kuid erinevalt viimasest kujunes ta kontinentaalsema kliima tingimustes.

Mõningaid tööst tulenevaid rakendusbotaanilisi järeldusi

Käesolevas, üldiselt teoreetilist laadi töös oli vähe võimalusi rakendusliikude küsimuste käsitlemiseks, ehkki autoril on kogunenud sellesuunalisi avaldamata materjale.

Paljude mittekultiveeritavate murakate koguluuviljad on söödavad ning omavad vahel isegi kõrgeid maitseomadusi. Pole kahtlust, et nende liikide hulgas leidub kultuuriks ning selektsiooniks

sobivaid liike. On iseloomulik, et mittekultiveeritavate söödavate viljadega murakate ja vaarikate arv ületab kultiveeritavate murakate ja vaarikate arvu.

Käesoleva töö raames viidatakse ainult fülogeneetilise rea *Arctici* liikidele, mis on perspektiivsed kultiveerimiseks.

Kõik kolm *Arctici*-rea liiki omavad kõrgekvaliteedilisi vilju. Nendest on tähtja soomuraka areaal küll laialdane, kuid väga tükeldatud; seega on tal enam lokaalne tähtsus.

Evolutsiooniliselt plastiline harilik soomurakas on katselises kultuuris NSV Liidus ja Soomes, millele kahtlemata järgneb liigi selektsioon. Ta kasvab hästi neutraalsel mullal, mis suuresti kergendab kultuuri ja valikut.

On võimalik, et peale soomuraka osutuvad perspektiivseteks tema geograafilised rassid. Liigi *Beringia* ja *Kamtšatka* ookeanilise kliima rassid var. (ssp.) *grandiflorus* Printz ja var. (ssp.) *kamtschaticus* Focke võiksid osutada perspektiivseiks kultuuris ja selektsioonis nende tekke aladel, s. o. Vaikse ookeani põhjaosa rannikutel ja saartel.

Uurimuse põhiliste tulemuste lühike kokkuvõte

1. Fülogeneetilise taimegeograafia uurimismeetodid näitavad veenvalt, et katteseemnetaimede häll asus Kagu-Aasias (ürgses Kathaisias), mille kaasaegne floora sisaldab üllatavas külluses mitte ainult ürgendeemseid liike, vaid ka perekondi ja sugukondi.

2. Liikide põlvnemine murakate perekonnas on kulgenud ning kulgeb erinevalt. Vanad subtropilised haakronijad ja noored, boreaalset laadi taksoonid on vanuselt erinevad; ka pole võrdne murakamestide taksonoomiline amplituud.

3. *Rubus*-taimeperekonna vanade tüüpide põlvnemisel etendas määravat osa esiteks paljusid aastamiljoneid väldanud vana-tertsiaar (paleogeen), millele tõenäoliselt juba kriidiajastu oli pärandanud vastavad algtüübid.

4. Teiseks etendasid murakate põlvnemisel määravat osa noortertsaari lõppstaadium pliotseen ning sellele järgnenud pleistotseen ning vana-holotseen (drüüasfloora periood). Kliima halvenemisest tingitud põlvnemissuunad stimuleerisid murranguliselt kogu orgaanilise elu kujunemist pliotseeni ning antropogeeni vanemate tsüklite vältel. Need suunad jätkuvad kaasajal. Geokronoloogiliselt on teine periood esimesest palju lühem.

5. Murakate süstemaatilises fülogeneesis leidub vähe progressiivseid jooni. Noorte tuletustüüpide reproduktiivsetes osades on konservatiivselt säilinud vanade tüüpide jooned.

6. Perekonna eluvormide fülogeneesis seevastu ilmneb progressiivne dünaamika. Eluvormide genes on valdavas osas kulgenud divergentselt, s. o. eluvorm ning suguluse gradatsioon kujunesid rööbiti ja vegetatiivne eluvorm on peamine lähtepunkt, mille järgi

liike taksonoomiliselt piiritletakse. Välja arvatud perekond *Rosa*, leidub roosöieliste ja ka süstemaatilisel kaugemates katteseemne-
taimede sugukondades piiratult vanade murakate eluvorme (nagu
troopilised ronipalmid). Erandi moodustab ka murakate alampe-
rekond *Orobatus* Boliivia Andides, mille eluvormi kujunemises
esineb konvergentsi nähtus — eluvormi sarnasus süstemaatilisel
kaugel seisvate *Serjania* liikidega seebipuuliste (*Sapindaceae*)
sugukonnast.

7. Murakate ürgsed puukujulised algtüübid ei ole tegelikult
käesoleva ajani jõudnud. Vana, ürgsena näiva haakronija muraka
laad on tuletuslaad kriidiajastu lõpu ja paleogeeni puukujulisest
algtüübist.

8. Vana eluvormi tuletustüübid on kujukalt esindatud lähis-
troopilises alamperekonnas *Malachobatus*, ehkki taolisi tüüpe esi-
neb ka teistes alamperekondades. Need on oligotseenist ja miotsee-
nist pärinevad *Rubus*-tüübid nõrga toestelje (varre) ja tugevate
haakjate ogadega varustatud haakronijad. Neil on pikkusega võr-
reldes suhteliselt nõrgad toesteljed ning valguse poole püüdes nad
naalduvad ja kinnituvad ogade abil lähedal asuvatele puudele ning
põõsastele või nende puudumisel kaarduvad maha. Nende lehed
on tavaliselt igihaljad, toesteljed puitunud, noorematel tüüpidel ka
poolpuitunud (turioonid). See vana eluvormi laad esineb
ka käesoleval ajal Kagu-Aasia lähistroopiliste alade mitte väga
varjukates vihma- kui ka kuivemat laadi metsades ja võsastikes.
Kuid selle eluvormi esindajad on olnud suutelised ka laiemaks
levimiseks ning (lähedaste alamperekondadena) isegi kohanemi-
seks boreaalse kliima tingimustega.

9. Iidse haakronija eluvormi säilitanud murakamestid on ka
süstemaatilisel võrdlemisi konservatiivsed; *Malachobatus*-alam-
perekonna eluvormi alalhoidlikkus on suurel määral tingitud lähis-
troopilistest areaalidest, kus jääaja tegurid troopilise tsooni lähe-
duse tõttu pääsesid vähe mõjule ega põhjustanud suuri, murrang-
ulisi lahknemisi. Alamperekonna *Malachobatus* fülogeneetilises
reas *Moluccani* esinev polümorfism on seega lähistroopilise rühma
polümorfism, mida ei põhjustanud pleistotseeni murrangulised
tegurid nagu boreaalsetel aladel. See kitsapiirilise polümorfism
sai tõuke rea enda seesmisest dünaamikast või ta on orogeneetilis-
test protsessidest, kliimamuutustest tingitud polümorfism.

10. Et vaarikviljad esinevad vana alamperekonna *Malachoba-
tus* liikidel. (rööbiti murakviljadega siiski ka teistes alamperekon-
dades), tuleb vaarikvilja laadi pidada vanemaks. Süstemaatilises
morfogeneesis on vaarikvilja tunnus ebaühtlaselt divergeerunud
ka noorematele tuletusrühmadele.

11. Alamperekond *Idaeobatus* on vaarikviljade ehituselt väga
lähedane alamperekonnale *Malachobatus*. *Idaeobatus*'e mestid on
seega viljades säilitanud murakate ürgsema tunnuse, kuid oma
poolpuitunud turioonidega vegetatiivsetes osades kujutavad nad
endast evolutsiooni vahepealset etappi, mis puistaimedelt viib roht-

jate taimede eluvormidele. Levinud kõigis maailmajagudes, omab alamperekond *Idaeobatus* suurt levimisdünaamikat ning vastupidi alamperekonnale *Malachobatus* on tema mestidest osa suutnud kohaneda boreaalse ning piiratult isegi subarktilise kliimaga.

12. Alamperekond *Eubatus* omab vana, haakronija eluvormi, kuid tema viljade ehitus erineb *Malachobatus*'e viljadest. Mõlema alamperekonna areaalidel puudub käesoleval ajal ruumiline kontakt (peale Lõuna-Jaapani) ja ruumiliselt paiknevad nad väga erinevalt. *Malachobatus* on Madagaskari saarel ning Kagu-Aasiast Põhja-Austraaliani kompaktsed levilaid omav rühm. *Eubatus* seevastu kuulub Uude Maailma; tema liikide Euroopä ja Lääne-Aasia areaalid on sekundaarse, geokronoloogiliselt hilise tekkega.

13. Areaaliliste kontaktide puudumine *Malachobatus*-rühmaga, viljade erinevus ning turioonide esinemine alamperekonna *Eubatus* liikidel on põhjustanud hüpoteesi vanade *Rubus*-alamperekondade polüfüleetilistest tekkest. Kuid see on vaid hüpotees. Ürgsete murakarühmade lahknemise algus pidi olema väga ammu — juba paleogeenis, millal ookeanide, merede ja mandrite konfiguratsioon oli hoopis erinev kaasaegsest. Ainult nii on mõistetavad suured erinevused areaalide kaasaegses paigutuses.

14. Alamperekonnale *Eubatus* süstemaatiliselt lähedase alamperekonna *Lampobatus* ruumiline paigutus langeb osaliselt ühte *Malachobatus*'e paigutusega. Ka *Lampobatus* pärineb juba paleogeenist või neogeeni algusest.

15. Boreaalset laadi *Rubus*-mestide tekkimise põhjustas pliotseenis alanud kliima jahenemine, mis sundis meste kohanema karmi talvega ja rohke lumikattega. Koos kõigi vegetatiivsete osade reduktsiooniga toimus ka ogade reduktsioon.

16. Fülogeneesilt on fülogeneetiline rida *Arctici* tähtis, kuigi mitte võtmepositsiooni omav rühm alamperekonnas *Cylactis*; *Arctici* evolutsiooni probleemid pole huvitavad mitte ainult *Cylactis*'e või kogu murakate perekonna fülogeneesi seisukohalt, vaid ka kogu paraja ja jaheda kliimatsiooni floora kujunemise seisukohalt. Kolmest *Arctici* mestist kujutab igaüks liigi formeerumise eri staadiumi ja igaüks neist on erinev näide liigi evolutsioonilisest dünaamikast või staatikast.

17. *Arctici*-rea taksonoomiline lähedus ning eluvormi identsus tekkelt vanema *Fragarioides* fülogeneetilise reaga, mille staatilises seisundis püsivad mägiliigid esinevad Kesk- ja Edela-Hiinas ning Himaalajas, viitab *Arctici* fülogeneetilise rea vanemale seosele aladega, millega käesoleval ajal areaalide kontaktid puuduvad. Rida *Fragarioides* omab *Arctici* mestide fülogeneesi mõistmiseks võtmepositsiooni.

18. Sellest järgneb, et boreaalset laadi rohtjate murakate diferentseerumine ning levik vertikaalsetes vööndites on ajaliselt vanem kui horisontaalsetes tsoonides. Teiste sõnadega: rohtjaboraalsete murakaliikide eluvormi diferentseerumine algas soo-

jade maade mäestikes ajalisel palju varem kui boreaalsete alade madalmikkudel.

19. Murakad on eluvormi geneesilt küllalt plastiline taimeperekond. Neogeeni ja antropogeeni olelustingimuste halvenemisele reageeris osa neist elutsükli lühenemisega, võrratult kiirendades seega evolutsiooni rütmi.

20. Rohtjas-borealse fülogeneetilise rea *Arctici* evolutsiooni hilisemad etapid on vahetult seotud jääajaga ning holotseeniga.

21. Rohtjas-boreaalsete murakate adaptatsioon paraja ja jaheda kliima tingimustega on regressiivse anageneesi nähtus.

22. Regressiivselt ning divergentselt toimunud anageneesi iseloomustavad alamperekonna *Cylactis* tuletuseluvormid: kollaseviljalise muraka eluvorm, lillaka eluvorm ja soomuraka eluvorm. Lähedast laadi eluvormi omab ka rabamurakas, *Rubus chamaemorus*.

23. *Arctici*-rea ja alamperekonda *Idaeobatus* kuuluva *Rubus spectabilis*'e süstemaatiline lähedus kinnitab vanemat hüpoteesi, mille järgi eeskätt *R. arcticus* on *R. spectabilis*'est või mõnest teisest lähedasest liigist juba pleistotseenis lahknenu ning selle perioodi karmiks muutuvais kliimatingimustes lõplikult kujunenud.

24. Fülogeneetilise rea *Arctici* liik *R. stellatus* on pleistotseeni tingimustes harilikust soomurakast või mõnest teisest lähedasest liigist lahknenu mest, mis tekkis jaheda ookeanilise kliima tingimustes, seega erinevalt *R. acaulis*'est.

25. Varreta soomurakas, *Rubus acaulis* on *Arctici* kõige noorem, kujunemisfaasis olev taksoon. Tema lahknemine soomurakast sai alata jääajal, Alaska jäävabal territooriumil. Varreta soomurakal on kujunemise lõpufaasis oleva liigi tunnused; see on tingitud liigi ühisest areaalist hariliku soomurakaga Kanadas, mis pole võimaldanud vajalikku isolatsiooni. Et *Rubus arcticus*'e Siberi mägitundrate käabusjad vormid ei vasta Põhja-Ameerika *R. acaulis*'ele, näitavad nende õied, mis on varreta soomuraka õitest palju väiksemad.

26. Eesti NSV keskosas, Kaansoos esinev *Rubus castoreus* on hariliku lillaka ja hariliku soomuraka värd, mitte esimese punaseõieline vorm.

27. *Rubus arcticus* var. *grandiflorus* Ledebour ja *R. arcticus* var. (ssp.) *grandiflorus* Printz pole identsed. Esimene neist on Põhja-Ameerika *R. acaulis*'e sünonüüm, teine — *R. arcticus*'e jaheda ookeanilise kliima tuletusteisend, samuti nagu seda on *R. arcticus* var. (ssp.) *kamtschaticus* Focke.

28. Sõltuvalt ornitohoorsusest omavad fülogeneetilise rea *Arctici* progressiivsed liigid *R. arcticus* ja *R. acaulis* hüppelise leviku laadi, mis staatilisel *R. stellatus*'el näib puuduvat või on väga piiratud.

29. Oktoploidne rabamurakas on periglatsiaalsetel aladel kujunenud liik. Tundrad ja boreaalsed rabad on tema sekundaarsed kasvukohad.

30. Rabamurakas omab teiste murakaliikide kõrval kõige selgemini väljakujunenud neoteenilise taime laadi.

31. Boreaalsete rohtjat laadi murakate fülogeneesi uurimise meetodeid on võimalik rakendada ka boreaalsete ja subarktilistele alade teiste katteseemnetaimede liikide, perekondade ja sugukondade vastaval uurimisel.

32. Soojades maades esinevate murakate eluvormide uurimine on tuleviku ülesanne. Seda põhjalikult teostada on võimalik vaid eksperimentaalsel teel looduslikes tingimustes.

33. Murakate perekonda kuulub rida rahvamajanduslikku tähtsust omavaid liike, mis on kaua kultuuris olnud ja mille selektsioon on seega kaua toimunud; siia kuuluvad vaarikad ja pamplite nimetuse all tuntud Põhja-Ameerika kultuurmurakad. Kuid väärtuslikke vilju omavate liikide arv on suurem, kui neid seni kultuuri on viidud. Seega on perspektiivne uute kultuuriks ning selektsiooniks sobivate liikide leidmine.

34. Eriti kõrgevaliteedilisi vilju omavad evolutsiooniliselt plastilised fülogeneetilise rea *Arctici* mestid boreaalsete murakate alamperekonnast *Cylactis*. On tähtis aretada põhjamaades kultuuri viidavat harilikku soomurakat ja tema eri rasse, et leida eri kliima-aladele vastavaid selektsiooniks perspektiivseid taksoone.

DIE UNTERGATTUNG DER BROMBEEREN *CYLACTIS* RAFIN. UNTERSUCHUNG DER PHYLOGENIE EINER BOREALEN PFLANZENGRUPPE

K. Eichwald

Zusammenfassung

Einleitung

Vorliegende Forschungsarbeit wurde im Jahre 1932 begonnen im Zusammenhange mit den Untersuchungen über das Auftreten der Mamurabeere (*Rubus arcticus* L.) in Estland. Das Programm der Untersuchungen wurde erweitert, als die Notwendigkeit einer vergleichenden Erforschung der Arten, die der Mamurabeere taxonomisch nahestehen, entstand; schliesslich dehnte sich die Untersuchung über die ganze Gruppe der boreal-krautigen Arten der Brombeergattung aus.

Eine Erforschung der Phylogenie der borealen Brombeeren konnte natürlich nur von den Prinzipien der Evolutionslehre von Charles Robert Darwin ausgehen, einer klassischen Lehre, die von seinen Nachfolgern, wie K. A. Timirjasew und I. W. Mitschurin, sowie von vielen sowjetischen und ausländischen Biologen weiter ausgebaut worden ist.

Nach dem Alter der Abstammung ist die Brombeergattung eine verhältnismässig alte Gattung, deren Phylogenie in Ermangelung paläobotanischen Beweismaterials aus dem Paläogen und dem Neogen nicht ganz geklärt ist.

In der Untersuchung wird eine Analyse der Abstammungsfragen der Brombeergattung im Zusammenhange mit der allgemeinen Entwicklung der Floren im Tertiär und im Anthropogen ausgeführt. Die Analyse der paläobotanischen Angaben aus dem Anthropogen ermöglicht jedoch eine Synthese der Fragen über die Phylogenie der Brombeeren in dieser Periode. Die jungen, abgeleiteten Typen der Brombeeren aus dem Neogen und dem Anthropogen besitzen ein dermassen spezifisches Gepräge, dass der Verlauf ihrer morphogenetischen Entwicklung im allgemeinen als geklärt gelten kann.

Im Tertiär, besonders im jüngeren Abschnitt dieser Periode, dem Neogen, wickelten sich gewaltige orogenetische Prozesse ab, die grosse Veränderungen nicht nur in der Gestaltung der Ozeane und der Festländer, sondern auch in der Zusammensetzung der Floren verursachten. Grosse Veränderungen der Floren gingen im letzten Abschnitt des Neogens, im Pliozän vor sich, als die voreiszeitliche Abkühlung des Klimas begann.

Die grössten Umwälzungen in der Gestaltung der Floren wurden jedoch durch die Eiszeit bewirkt. Durch das Vorrücken des Eises wurde das alte organische Leben vernichtet, soweit ihre Vertreter vor dem Eise nicht zurückweichen konnten.

Es gibt aber unwiderlegbare Beweise dafür, dass sogar in unmittelbarer Nähe des Eisschildes — in den periglazialen Gebieten der Holarktis — das Leben nicht aufhörte. Im Gegenteil: gerade in den periglazialen Gebieten wurde eine stürmische Entwicklung ganz neuer Formen des organischen Lebens eingeleitet, solcher Formen, die fähig waren, sich an die neuen Lebensbedingungen anzupassen. Im Vergleich mit dem phylogenetisch stabilisierten alten Formen des organischen Lebens nahmen die Prozesse der evolutionellen Entwicklung nun einen viel schnelleren Verlauf an.

Eine ebenso stürmische Erneuerung des organischen Lebens ist in den Interglazialen sowie nach dem Ende der Eiszeit zu verzeichnen.

Somit wurde vorerst das alte Pflanzenleben des Nordens vernichtet oder verdrängt. Jedoch, entsprechend den Gesetzen des dialektischen Materialismus, wurde durch die Eiszeit eine ausserordentliche Entwicklung neuer Formen des Pflanzenlebens stimuliert. Die Eiszeit entfaltete neue evolutionelle Richtungen, neue Wege in der Entwicklung des Pflanzenlebens.

Infolgedessen trägt die gegenwärtige boreale Flora die Züge einer umbruchartigen Entstehung und Entwicklung während des Pleistozäns und des Postglazials. Durch diese Züge wird nicht nur die gegenwärtige boreale Flora charakterisiert, sondern in geringem Masse sogar die subtropische Flora nördlich des Wendekreises.

Bedingt durch das Gesetz der Beschleunigung des evolutionellen Rhythmus nahmen die Erneuerungsprozesse der pleistozänen Flora einen äusserst schnellen Verlauf. Die Dauer des Tertiärs wird auf 59 Millionen Jahre geschätzt; davon fallen 11 Millionen Jahre auf den jüngeren Abschnitt des Tertiärs, das Pliozän. Die Dauer des Anthropogens dagegen beträgt nur eine Jahrmillion. Im Verlaufe dieser einen Jahrmillion entwickelte sich eine von Grund aus neue boreale Flora und eine neue Fauna. Es entstand auch der Mensch.

In der Literatur über die Anthropogenese werden gewichtige Beweise dafür erbracht, dass die Wiege der Menschheit sich in Südostasien befand. Diese Hindeutung ist wesentlich für das Verständnis der dialektischen Zusammenhänge, die den phylogene-

tischen Prozessen des ganzen organischen Lebens im Anthropogen eigen sind.

Durch die natürliche Auswahl entstanden merkwürdig angepasste Formen eines neuen organischen Lebens — der Mensch, die Vortreter der Flora und der Fauna. Im Kampfe ums Dasein sind auch die phylogenetisch jungen Vertreter der borealen Brombeeren der Untergattung *Cylactis*, die den Hauptgegenstand dieser Untersuchung bildet, bis in die Gegenwart gelangt. Der Mittelpunkt der Untersuchung dieser Untergattung ist auf zwei Arten konzentriert — dem *Rubus arcticus* L. und dem *Rubus acaulis* Michx.

ALLGEMEINER TEIL — DIE GATTUNG *RUBUS* L.

Dieser Teil enthält 10 Kapitel (I—X), deren Inhalt wie folgt zusammengefasst wird:

I — Die Gattung *Rubus* L.; kurze Beschreibung der Untergattungen

II — Die Morphologie der alten Brombeertypen

III — Die Gattung *Rubus* in Zeit und Raum; vergleichende Charakteristik der Untergattungen

Die Kapitel behandeln die Systematik, die Morphologie und die Chorologie der Brombeeren in der Gegenwart und in der Vergangenheit, fassen somit die Fragen der Genesis der ganzen Gattung *Rubus* zusammen.

Die von C. Linné im Jahre 1735 aufgestellte Gattung *Rubus* tritt in allen Weltteilen auf, hat jedoch keine globale Verbreitung. Brombeerarten in verschiedener Lebensform findet man in tropischen und subtropischen Bergen, in subtropischen, borealen und subarktischen Ländern. Sie fehlen in der hohen Arktis und in der Antarktis, sie werden in den ariden Wüsten und Halbwüsten vermisst. Die Brombeerarten treten ausserdem in den Steppen- und Präriewaldungen der beiden Hemisphären auf, fehlen dagegen in den eigentlichen Steppen und Prärien gänzlich. Unter ihnen gibt es keine Xerophyten; einige xerophytische Züge weisen nur die Oreophyten des tropischen Südamerikas auf.

Im allgemeinen sind die Brombeeren der warmen Länder Hygrophyten, die der borealen Länder — Mesophyten. Im Zusammenhange mit ihrer Verbreitung und ihrer Ökologie hat sich auch ihre anatomisch-morphologische Struktur entwickelt.

In der systematischen Monographie von Focke über die Brombeeren (1910, 1911, 1914) wird die Gattung *Rubus* in 12 Untergattungen eingeteilt. Wenn man diese Untergattungen nach ihrer systematischen Evolution und nach der Phylogenie ihrer Lebens-

formen aufstellt, bekommt man folgende, der Reihenfolge Focke's entgegengesetzt verlaufende Reihe:

Malachobatus
Orobatus
Dalibardastrum
Anoplobatus
Idaeobatus
Lampobatus
Eubatus
Comaropsis
Chamaebatus
Dalibarda
Cylactis
Chamaemorus

Von den Untergattungen sind die grossen Untergattungen *Malachobatus*, *Idaeobatus* und *Eubatus* phylogenetisch einheitlich und untereinander befriedigend abgegrenzt.

Der in ihrer Evolution konservativen Untergattung *Malachobatus* stehen die kleinen Untergattungen *Chamaebatus*, *Orobatus* und *Dalibarda* nahe, nach dem Bau ihrer Sammelfrüchte auch die grosse Untergattung *Idaeobatus*; die letztgenannte Untergattung enthält mehrere Arten, die in den borealen Ländern verbreitet sind.

Die Verbreitung der Arten der Untergattung *Malachobatus* liegt im subtropischen und tropischen Ostasien, auf den Inseln Malesiens, in Nordaustralien und auf der Insel Madagaskar. Die hierher gehörenden Arten sind im allgemeinen immergrün und mit Stacheln bewehrt; es gibt aber auch Arten mit einigermaßen reduzierten Stacheln.

Verwandtschaftlich steht der Untergattung *Malachobatus* die charakteristische Untergattung *Orobatus* — eine kleinere Gruppe hochandiner Brombeerarten — nahe, eine Art, *Rubus Copelandii*, gehört zu der Flora der Philippinen.

Im System der Brombeeren steht der weitverbreiteten Untergattung *Idaeobatus* verhältnismässig nahe die Untergattung *Anoplobatus* — eine kleine Gruppe von Himbeerarten mit grossen, dekorativen Blüten. Die Areale dieser Gruppe liegen in Ostasien und in den Vereinigten Staaten von Nordamerika.

Die Untergattung *Eubatus* ist eine grosse Gruppe der eigentlichen Brombeeren, deren Sammelfrüchte samt dem fleischigen Fruchträger abfallen. Die Arten einer Abzweigung dieser Untergattung, die europäischen Vertreter der phylogenetischen Reihe (series naturales im Sinne von Focke) *Moriferi*, sind ausserordentlich polymorph. Dieser Polymorphismus ist durch die von der Hybridisation verursachte Apomixis bedingt. Die europäischen Sippen der Reihe *Moriferi* bilden eine der taxonomisch schwierigsten Gruppen der phanerogamen Pflanzen.

Die kleine Untergattung *Lampobatus* gehört in den Verwandtschaftskreis der Untergattung *Eubatus*. Ihre Arten sind grösstenteils im Raume der Untergattung *Malachobatus* verbreitet; ein Teil von ihnen gehört jedoch zu der Flora von Mittelamerika.

Die Untergattung *Dalibardastrum* mit nur 4 Arten (nach Focke) ist wenig originell.

Die Untergattung *Dalibarda* schliesslich steht besonders in ihrer Lebensform den boreal-krautigen Brombeeren nahe, die in den Kapiteln VI und VII und im speziellen Teil der Untersuchung behandelt werden.

Es entsteht natürlich die Frage, welche von diesen Untergattungen phylogenetisch die älteren, dem uranfänglichen Typus der Brombeeren am nächsten stehenden sind, und welche die jüngeren, abgeleiteten Untergattungen sind.

Um diese Frage zu beantworten und die Verbreitung der zu den verschiedenen Untergattungen gehörenden Brombeerarten festzustellen, ist eine Reihe von regionalen Floren untersucht worden, ebenso wurden die bathographischen Abhandlungen und die Fockesche Monographie über die Brombeeren (1902—1904, 1910, 1911, 1914) zu Rate gezogen. Es konnte festgestellt werden, dass die engbegrenzten Areale vieler endemischer Brombeerarten in Südostasien lokalisiert sind — im mittleren und südlichen China.

Die chorologischen Untersuchungen ergaben ferner, dass die Areale der Arten der verschiedenen Untergattungen ebenfalls im südöstlichen Asien (dem uralten Kathaysien) konzentriert sind. Es ist deshalb ganz logisch anzunehmen, dass die Urheimat der Gattung *Rubus* sich im subtropischen China und in den angrenzenden Teilen Indochinas befand; weiter lässt sich schliessen, dass die uralten (jedoch nicht die uranfänglichen) Typen der Gattung immergrüne, bestachelte Bewohner nicht allzu schattiger subtropischer Regenwälder und von Wäldern anderer Art waren. Diese alten Brombeerarten besaßen starke Stacheln auf ihren im Vergleich zur Länge verhältnismässig schwachen Achsen. Zu den typischen Vertretern einer derartigen Lebensform gehören auch die rezenten Arten der asiatischen Untergattung *Malachobatus*. Eine annähernd ähnliche Lebensform besitzen die holarktischen Vertreter der Untergattungen *Eubatus* und *Idaeobatus*.

Eine Vergleichung der Charakterzüge verschiedener Untergattungen zeigt vorerst eine Variationskurve der vegetativen Merkmale innerhalb der Gattung *Rubus*. Die phylogenetische Entwicklung der Brombeeren kann nur mittels einer Vergleichung der morphologischen Merkmale sowie der Chorologie verschiedener Gruppen und Arten geklärt werden.

Von einigen Autoren des vorigen Jahrhunderts, wie Kraşan (1865), Areschoug (1886—1887), Kuntze (1867), wurden für die uranfänglichen Brombeeren die krautigen Arten *Rubus chamaemorus*, *R. arcticus* und *R. saxatilis* gehalten. Dieser Standpunkt ist jedoch unbegründet. Die Untersuchungen haben erwiesen, dass

die alten Brombeeren eine reiche Bestachelung der Achsen und grosse, immergrüne, ungeteilte bzw. gelappte Blätter besaßen. Die Blüten der alten Brombeeren waren von mittlerer Grösse oder gross und entomophil. Die Früchte waren überwiegend essbar und wurden durch Vögel und Säugetiere verbreitet.

IV. — Die Differenzierung der Floren Südostasiens im Tertiär

Der namhafte sowjetische Phytopaläontolog Krischtofowitsch hat (1936) bewiesen, dass die Formierung sowie die Stabilisation der Floren in der Kreidezeit einen sehr langsamen Verlauf nahm. Infolgedessen war die Flora dieses Zeitalters einförmig, weil die klimatischen Bedingungen verhältnismässig gleichförmig waren. Nur am Ende der Kreidezeit wickelten sich in Europa und in Amerika gewaltige orogenetische Prozesse ab (die Laramie-Revolution) Die Entstehung hoher Gebirgsketten verursachte radikale Veränderungen des Klimas und eine Differenzierung der bisher einheitlichen Flora.

Nach Krischtofowitsch waren am Ausgange der Kreidezeit die uranfänglichen Typen der Familien der Phanerogamen schon vorhanden, wahrscheinlich auch die Urtypen einiger Gattungen. Es kann somit ganz logisch vermutet werden, dass am Ausgange der Kreidezeit wahrscheinlich auch die uranfänglichen Typen der Familie der Rosazeen schon existierten.

Die weitere Ausbildung der Floren des Tertiärs vollzog sich im Rahmen des gewaltigen, sich von Asien bis Europa und Amerika verbreitenden tropischen Tethys-Mittelmeeres.

Neuere Untersuchungen, unter anderem auch die der sowjetischen Forscher Tachtadjan (1957) und An A. Fedorow (1957) beweisen, dass die jetzige boreale Flora Eurasiens ihren Ursprung im uralten Kathaysien hatte, also auf den Territorien des subtropischen Chinas (besonders in Jünnan) und in Indochina. In diesen Ländern existiert bis zur Gegenwart eine aussergewöhnlich reichhaltige, phylogenetisch primitive Flora nicht nur von Arten, sondern auch von Gattungen und Familien der Phanerogamen. Ausserdem wird die Flora des südöstlichen Chinas durch einen allmählichen Übergang der subtropischen Gebirgsflora in die Flora der borealen Zone charakterisiert.

Somit wird die Folgerung, dass auch die jetzige boreale Flora der Brombeeren ihren Ursprung im subtropischen Südostchina hatte, bestätigt. Denn in Südostchina haben sich auch die seltenen und chorologisch engbegrenzten, endemisch-krautigen Arten der Untergattung *Cylactis* erhalten.

Der Zusammenhang der alltropischen, aus der Kreidezeit ererbten Flora wurde gestört, als durch neu auftretende orogenetische Prozesse das Tethysmeer aufhörte zu existieren; dadurch wurden neue grosse Veränderungen im Klima Eurasiens hervorgerufen.

In diese Epoche grosser klimatischer Veränderungen fällt auch die Differenzierung der mit Haken kletternden Lebensform von der uranfänglichen baumartigen Form der Brombeeren.

Ein weiterer wichtiger Faktor in der Ausbildung der Gattung *Rubus* war die Differenzierung der alten mit dem ausklingenden Tethysmeer verbundenen Flora in eine tropische und in eine subtropische Flora Asiens. Diesen Fragen sind mehrere Untersuchungen von Krischtowitsch gewidmet (1930, 1936, 1941, 1956), die erhebliche Korrekturen in die Geochronologie der Entstehung der voreiszeitlichen Flora Eurasiens gebracht haben.

Im Zusammenhange mit den Fragen über die Entstehung neuer Lebensformen in der Gattung *Rubus* sind die Untersuchungen von W. L. Komarow (1908) wichtig.

Nach Komarow wurde die Flora des Festlandes von Angara schon am Ausklang der Kreidezeit aus montanen Hygrophyten gebildet. Folglich war die Flora des letzten Abschnitts der Kreidezeit doch nicht ausschliesslich gleichartig, sondern eine vertikale Gürtelung war schon damals vorhanden. Damit steht in gutem Einklange die Tatsache, dass zum Beispiel die subtropischen Arten der Brombeer-Untergattung *Lampobatus* auch in der Gegenwart in Indochina und in der südchinesischen Provinz Jünnan als montane Hygrophyten auftreten. Offenbar waren auch die abgeleiteten Typen der Brombeeren montane Hygrophyten des subtropischen Südostasiens — des von den Angariden oder Kathaysien. Weiter ist es offenbar, dass die Prozesse der Differenzierung und der Verbreitung der tertiären Flora — und folglich auch der Brombeeren — in den Bergzonen früher begannen als in den Niederungen, und dass auch die Vorfahren der rezenten borealen Brombeeren sich aus den montanen Hygrophyten rekrutiert haben. Mit der Entwicklung eignen sich diese Hygrophyten die mesophytischen Züge der Flora borealer Niederungen an.

Die alte Lebensform des Hakenkletterers ist an einer Reihe von Brombeerarten der borealen Länder erhalten geblieben. Als Beispiel kann die Acker-Brombeere (*Rubus caesius* L.) dienen, ebenso verschiedene andere Vertreter der polymorphen Untergattung *Eubatus*. Die Lebensform der Himbeere mit zweijährigen Turionen bedeutet eine weitere Etappe der Adaptation an die Lebensbedingungen warmer Länder. Die allbekannte Himbeere (*Rubus idaeus* L.), bei der die Stacheln beinahe vollständig reduziert sind, ist ein weiteres Beispiel für die Anpassung an die Lebensbedingungen der borealen Länder.

Von der Evolutionslehre Darwins (1859) ausgehend, sind die boreal-krautigen Brombeeren als das Ergebnis der natürlichen Auswahl anzusehen, ein Beispiel der Anpassung der Tüchtigsten im Kampfe um das Dasein.

Im allgemeinen haben sich die Brombeeren der borealen und der subarktischen Gebiete in derselben Richtung entwickelt wie die boreal-montanen Arten der Gattung *Rubus*. Die Lebensformen

der Arten der Untergattungen *Cylactis* und *Dalibarda* zeigen, dass die Vertreter dieser Gruppen sich gut an die lange Winterperiode mit reichlicher Schneedecke angepasst haben. Sie haben sich zu Arten der Krautschicht der Pflanzendecke borealer Länder entwickelt und haben im Laufe dieser Entwicklung die überflüssig gewordenen Stacheln mehr oder weniger verloren. Ihre Stacheln besitzt allerdings *Rubus xanthocarpus*, eine krautige Pflanze der schneelosen Gebiete von Zentralchina (der Provinzen Kansu und Szetschuan); gewöhnlich sind die Stacheln der krautigen Brombeerarten zu einem Teil bis gänzlich reduziert.

Verursacht durch die voreiszeitliche Abkühlung des Klimas begann sich eine neue Lebensform der Brombeeren von borealem Typus zu entwickeln. Die Ausgangsformen dieses neuen Typus waren schon im Neogen in Gebirgen mit reichlichem Schnee entstanden. Die Entstehungsprozesse dieser phylogenetisch jüngeren Lebensformen der *Rubus*-Arten verliefen im Pliozän, im Pleistozän mit seinen Interglazialen und im Alt-Holozän, welche Perioden somit einzelne Etappen in der Bildung der boreal-krautigen Sippen der Brombeeren sind.

Analogische Prozesse der Formbildung fanden auf der südlichen Erdhälfte statt. Weil die Arten der Gattung *Rubus* in überwiegender Mehrheit der Flora der nördlichen Erdhälfte angehören, sind entsprechende Beispiele von jenseits des Äquators sehr beschränkt. Es werden drei solcher Beispiele angeführt:

In den humusreichen Wäldern Tasmaniens wächst eine zwerghafte krautige Brombeerart, *Rubus Gunnianus* Hook., aus der Untergattung *Dalibarda*. Diese auf faulenden Baumstümpfen wachsende Pflanze besitzt keine Stacheln. — Von den zwei Arten der Untergattung *Comaropsis* findet man den *Rubus radicans* Cavan. in den humusreichen Wäldern von Chile; die zweite Art, *Rubus geoides* Sm., gehört dagegen zu der Flora der an die Magalhãesstrasse grenzenden Länder und zu der Flora der Falklandinseln. Beide Arten sind vegetativ stark reduziert; sie besitzen halbverholzte, kriechende Achsen, aus deren Knoten sich die Wurzeln entwickeln. Diese Brombeerarten der südlichen Erdhälfte besitzen jedoch Stacheln, nehmen somit eine mittlere Stellung ein zwischen den andinen Gebirgsarten und den boreal-krautigen Arten der Brombeeren.

V. — Die Adaptation an das Klima der montanen und der hochalpinen Gürtel

VI. — Die durch Verschlechterung des Klimas verursachte Reduktion der Lebensform; die Untergattungen der Brombeeren von borealer Eigenart

Die charakteristischen Züge der alten Brombeeren-Lebensform sind bei den hochandinen Arten der Gattung *Rubus* erhalten geblieben. Es ist bezeichnend, dass die Adaptierung der Brombeeren

der warmen Länder an das montane und subalpine Klima dieser Länder anderer Art ist als die Anpassung der Brombeeren warmer Länder an das Klima der montanen Gegenden.

Nach Focke (1910), Weberbauer (1911) und Herzog (1935) sind beinahe alle Arten der Untergattung *Orobatus* in den Hochgebirgszonen der bolivianischen und peruanischen Anden verbreitet. Wie gewöhnlich in den äquatorialen Ländern, fehlt in den Ostkordilleren der bolivianischen Anden die eigentliche alpine Zone der Gebirge des gemässigten Klima; die Verbreitzungszone der Hochgebirgs-Brombeeren liegt zwischen 3000—4000 m, während die Grenze des ewigen Schnees in einer Höhe von 5000 m verläuft. In einer Höhe von 3000—4000 m gibt es beinahe keinen Unterschied zwischen Sommer und Winter. Die Schneedecke fehlt, und das Klima ist während aller Jahreszeiten fast gleich rau, mit grossen täglichen Schwankungen der Temperatur.

Die Veränderung der alten Lebensform der andinen Brombeeren Südamerikas ist unbedeutend. Diese Arten haben sich an die ökologischen Bedingungen der Strauchregion (*Ceja de la montaña*) angepasst. Zum Teil sind sie auch in die höherliegende Zone vorgezogen, wo die Sträucher fehlen. Die Achsen dieser Arten sind verholzt. In der Strauchzone wachsen sie aufsteigend oder heften sich an die naheliegenden Sträucher; auf den nackten Felsen sind ihre Achsen niederliegend. — Die Arten der Untergattung *Orobatus* haben somit das alte Merkmal der Lebensform, die Stacheln, beibehalten.

Im Gegensatz zu den tropisch-andinen Gebirgsarten haben sich die Brombeersippen der borealen und mässig-warmen Bergregionen eine ganz abweichende Lebensform angeeignet: sie sind zu niedrigen krautigen Arten reduziert. Die Stacheln sind zum Teil reduziert, häufig fehlen sie gänzlich.

Als Beispiel für die Gebirgsbrombeeren der mässig-warmen Klimazone werden angeführt: *Rubus fragarioides* Bertol. aus den Nadelwäldungen des sikkimschen Himalaja und die in den Bergen Zentralchinas einheimischen *R. calophyllus* C. B. Clarke und *R. Fockeanus* S. Kurz. Diese krautigen Arten wachsen in einer Zone zwischen 3000—4000 m unter den Bedingungen der winterlichen Schneedecke. — Die Brombeerarten aus den niedriger liegenden Bergzonen des Himalaja unterscheiden sich in ihrer Lebensform wenig von den hakenkletternden Brombeeren der subtropischen Tiefländer.

Die Entstehung einer krautig-reduzierten Lebensform in den schneeigen Gebirgen wärmerer Länder ist der Entwicklung der eigentlichen boreal-krautigen Brombeeren analog. Im Gegensatz zu den endemischen Bergarten Chinas und Himalajas mit beschränkter Verbreitung haben die boreal-krautigen Sippen öfters weite Areale gebildet.

Die Probleme der Phylogenie der boreal-krautigen Brombeerarten aus der Untergattung *Cylactis* werden in den Kapiteln IX, X und XI eingehend erörtert.

VII — Die Anpassung an die Lebensbedingungen in den periglazialen Gebieten; die Untergattung *Chamaemorus*

Die Entstehung des Vertreters der monotypischen Untergattung *Chamaemorus*, der Moltebeere (*Rubus chamaemorus* L.), war unmittelbar von der Eiszeit abhängig.

Die Moltebeere hat eine zirkumpolare Verbreitung; die Südgrenze ihres Areals fällt mit der Südgrenze der borealen Hochmoore zusammen. Gegen Norden dehnt sich das Areal stellenweise bis zur mittleren Arktis aus. Nach Resvoll-Holmsen (1927) gehört die Pflanze zur Flora Spitzbergens, ihr Fundort in Isfjord (78°30' n. Br.) ist reliktenhaft, weil sie dort nur zweimal blühend beobachtet wurde — ein Hinweis auf die Depression in der Blütenbiologie. Andersson (1910) hält die Gesamtheit der Flora Spitzbergens für eine Reliktenflora, weil auf den Inseln unter den gegenwärtigen klimatischen Bedingungen keine Torfbildung stattfindet. Es sind in Spitzbergen jedoch Torfschichten von einer Mächtigkeit bis zu einem Meter festgestellt worden. In den genannten Torfschichten wurde Samen von Pflanzen gefunden, die in der gegenwärtigen Flora der Inseln fehlen. Endlich gehören zur Flora Spitzbergens hybridogene Pflanzensippen, deren Eltern in der gegenwärtigen Flora der Inseln ebenfalls fehlen.

Ungeachtet dessen, dass die Moltebeere gegenwärtig in der Flora Spitzbergens auftritt, ist sie, wie folgt, keine Vertreterin in der Flora der mittleren Arktis. Sie ist eine subarktische und boreale Pflanze mit eigenartiger Entstehungsweise.

Focke (1881) hält für die Ausgangsarten der Moltebeere den nordamerikanischen *Rubus nutkanus* Moç. oder den japanischen *R. trifidus* Thunbg. Beides sind verhältnismässig grosse, stachellose, weissblühende Pflanzen mit gelappten Blättern.

Die unmittelbare Abspaltung der Moltebeere von einer dieser Arten ist allerdings problematisch, obgleich die Hypothese Fockes vom Grund aus richtig ist. Infolge der eiszeitlichen Abkühlung des Klimas spalteten sich besonders in den periglazialen Gebieten nahe Sippen ab, von denen sich einige an die veränderten Lebensbedingungen als angepasst erwiesen. Die oktoploide Chromosomenzahl ($2n = 56$) der Moltebeere zeigt ferner, dass ihre Entstehung stufenweise erfolgte nach dem Schema diploid \rightarrow tetraploid \rightarrow oktoploid.

Die Untersuchungen der Geobotaniker der UdSSR (Lawrenko 1938, 1946, Sukatschew 1938, Tihomirow 1948, u. a.) haben viel zur Kenntnis des Pflanzenlebens in den periglazialen Gebieten des Inlandeises beigetragen. Der ursprüngliche Standort der Molte-

beere war gerade die eigenartige periglaziale Vegetation, in welcher sogar die zur Steppenflora gehörigen *Artemisia*-Arten vorkamen (die Untersuchung von W. P. und M. P. Gritschuk 1950). Die rezenten Hoch- und Übergangsmoore sind also als sekundäre Standorte der Art anzusehen.

Die periglaziale Vegetation existierte jedoch nicht in der arktischen oder der subarktischen Zone, sondern in der Zone des gegenwärtigen borealen Klimas, und ihre Entwicklung war durch die Nähe des Inlandeises bedingt. In den Grenzen der UdSSR reichte die maximale Vereisung bis über den 50° n. B. südwärts. Es folgt daraus, dass die Bedingungen für das Pflanzenleben dort doch andere waren als in der subarktischen waldigen Tundra der Gegenwart — der Winter war kürzer und die sommerliche Insolation viel intensiver. Diese Bedingungen stehen den Lebensbedingungen der rezenten borealen Hochmoore verhältnismässig nahe.

Die Moltebeere ist eine gewöhnliche Pflanze in den Hoch- und Übergangsmooren der Estnischen SSR. Hier wurde auch ihre Kreuzung mit der Stein-Brombeere (*Rubus saxatilis* L.), *Rubus Tranzschelii* Juzepcz., konstatiert, die schon früher, im Jahre 1915, in der Gegend von Leningrad entdeckt wurde.

Über die Moltebeere ist abschliessend zu bemerken, dass die Fragen über ihre Divergenz und über ihre Ausbildung als Art zu den interessantesten Problemen der Gattung *Rubus* gehören.

VIII — Über die Eigenheiten bei der Entstehung neuer Brombeerarten; die pseudogamen und polyploiden Sippen

Die taxonomische Amplitude einer gewissen Art wird von verschiedenen Autoren öfters sehr verschieden eingeschätzt. Nach C. Linnés Auffassung war die Art ein morphologischer und statischer Begriff, der jeglicher evolutionellen Dynamik entbehrte. Die heutige Auffassung der Art hat, im Gegenteil, einen dynamisch-phylogenetischen Inhalt. Die formal-morphologischen Grundlagen der Linnéschen Klassifikation herrschen jedoch bis in die Gegenwart. Auf dieser Grundlage sind nicht nur alle neueren evolutionellen Pflanzensysteme aufgebaut, sondern auch die klassischen, epochalen Werke von Charles Darwin, besonders auch seine «Entstehung der Arten» (1859).

C. Linné kannte nur 10 Brombeerarten, die er in der ersten Auflage seiner «Species plantarum» (1753) in zwei Gruppen, der *Frutescentes* (strauchige) und der *Herbacei* (krautige), einteilt. Die Artenzahl der Brombeeren hat sich mit der Zeit gewaltig vergrössert, unter anderem auch dadurch, dass die geographisch abgesonderten Unterarten einer Art in den Rang von Arten erhoben wurden.

In den letzten Jahren ist über den Artbegriff und über die Entstehung der Arten eine umfangreiche Literatur erschienen, in

der diesbezügliche Fragen von verschiedenen Standpunkten aus behandelt werden. Diese Publikationen haben öfters einen polemischen Charakter.

Die allgemeinen Fragen über den Artbegriff gehören nicht zu den Aufgaben dieser Untersuchung. Es werden nur die Hauptzüge der Entstehung der Brombeersippen behandelt.

Die Mehrzahl der polyploiden Brombeerarten von borealer Eigenart können wir als sprunghaft entstanden bezeichnen. Ausserdem gibt es auch hybridogene Polyploiden, wie z. B. die Fuchsbeere oder aufrechte Brombeere (*Rubus nessensis* W Hall) der Untergattung *Eubatus*.

Über die Polyploidie und über polyploide Pflanzenarten gibt es eine Menge von Abhandlungen. Hagerup (1932), Sokolowskaja und Strelkowa (1938, 1939, 1940, 1941, 1948, 1948^a) und Flovik (1940) haben festgestellt, dass die Polyploidie gewöhnlich bei arktischen und Hochgebirgsarten infolge der äusserst schweren Lebensbedingungen, denen sie ausgesetzt sind, hervorgerufen wird. Man hat die Polyploidie deshalb für die Ursache der Abspaltung neuer Arten gehalten. Sie ist jedoch nicht die Ursache, sondern nur die Folge der polyploiden Abspaltung. Die Ursache der Divergenz liegt in einer Umbildung des Stoffwechsels, die durch die pessimalen Bedingungen der Existenz bedingt wird. Die Erscheinung der Polyploidie, das heisst, das Unterbleiben der Reduktionsteilung der Chromosomen, wird durch den Umbau im Stoffwechsel der Pflanzen hervorgerufen.

Den europäischen Brombeersippen aus der phylogenetischen Reihe *Moriferi* (Untergattung *Eubatus*) ist die Pseudogamie oder Apomixis eigen. Die Pseudogamie ist durch die Kreuzung der Arten untereinander hervorgerufen und wird nur bei den europäischen Vertretern der *Moriferi* beobachtet, nicht aber bei den transatlantischen Arten derselben Reihe.

Focke (1881), Rosanowa (1946, 1947, 1948) und andere Autoren haben bewiesen, dass die hybridogen entstandenen Sippen der europäischen *Moriferi* zu einer geschlechtlichen Fortpflanzung unfähig sind; ihr Pollen befruchtet nicht, er stimuliert nur die parthenogenetische Entwicklung der Keimzelle.

Die Entstehung pseudogamer Sippen der europäischen *Moriferi* ist dermassen intensiv, dass bis in die letzten Jahre über 2000 solcher pseudogamer Mikrospezies beschrieben wurden. Ihre Bestimmung ist äusserst schwierig, weil sie öfters Mittelformen zwischen zwei oder drei, sogar vier Kollektivarten darstellen.

Die Pseudogamie ist eine anomale Erscheinung der Phylogenie. Von diesem Standpunkte aus bilden die pseudogamen Arten also eine mit der Zeit aussterbende Gruppe der Gattung *Rubus*, im Falle, dass ihre geschlechtliche Fortpflanzung sich nicht restituiert. Allerdings lässt die dynamische Entstehung neuer pseudogamer Sippen der *Moriferi* diese Frage zur Zeit noch unentschieden.

IX — Die phylogenetische Morphologie und die regressive Anagenese der Lebensformen der Brombeeren

X — Die Lebensformen der Brombeeren

Die Etappen der evolutionellen Morphologie und die Etappen der Entstehung neuer Lebensformen der Pflanzen verlaufen gewöhnlich konvergent. Alechin (1944) charakterisiert beide Richtungen in der Evolution wie folgt: «Die Lebensform ist das Resultat längerer Anpassung der Pflanze an die lokalen Verhältnisse der Existenz, was sich in ihrer Gestalt offenbart. Da der Einfluss der gleichen lokalen Verhältnisse auf Pflanzen aus gänzlich verschiedenen systematischen Gruppen denselben äusseren Effekt hervorrufen kann, hat die Lebensform nichts Gemeinsames mit der systematischen Verwandtschaft».

Seit A. Humboldt (1806) wurden mehrere Systeme der Lebensformen aufgebaut. Eins der wichtigsten ist das ökologische-biologische System von Raunkiaer (1907, 1908, 1934). In den neueren Untersuchungen dieser Richtung macht sich die darwinistisch-evolutionelle Richtung mehr und mehr bemerkbar.

Von den estnischen Botanikern hat Lippmaa (1933) eine Lebensform der Anemone aufgestellt, die er als eine elementare Lebensform bezeichnete. Diese Form findet sich in systematisch fernstehenden Pflanzenfamilien und ist ein Beispiel der Konvergenz bei der Bildung der Lebensformen.

In der UdSSR ist eine Reihe von Untersuchungen publiziert worden, die eine neue Richtung in der Erforschung der Lebensformen bezeichnen. Die neue Richtung stellt sich eine historische und phylogenetische Erforschung der Lebensformen zum Ziele. Zu den Vertretern dieser Richtung gehören Kultiassow (1950), Serebrjakow (1954, 1954^a 1955, 1955^a), Senjaninowa-Kortschagina (1949)

Zu der Eigenart der borealen Brombeersippen aus der Unterart *Cylactis* gehört die starke Reduktion der Achsen und der Stacheln sowie eine krautige Gestalt. Rensch (1947) bezeichnet als Anagenese die evolutionelle Entwicklung und Vervollkommnung der Arten, die anscheinend auch regressive Merkmale haben kann. Somit können wir die krautige Wuchsform der borealen Brombeerarten und die ihnen eigene Reduktion der Achsen und der Stacheln als regressive Anagenese bezeichnen; sie ist allen boreal-krautigen Brombeerarten eigen, unter anderen auch der Moltebeere.

Kultiassow (l. c.) sagt: «Es ist anzunehmen, dass die uranfängliche Form der bedecktsamigen Pflanzen eine verholzte Form war mit gerader, vieljähriger, wenig verästelter Achse und immergrünem grossem (megaphyllem) Blatte, mit abwechselnder Blattstellung, mit nackten Knospen, fleischigen Früchten» — und «der krautige Typus ist ein abgeleiteter Typus».

Von dem Schema der Adaptation der Lebensformen — Bäume → Sträucher → krautige Pflanzen ausgehend, entsteht die Frage, ob

es jemals baumartige Brombeerarten gab. Auf diese Frage kann man bejahend antworten; mit Ausnahme von *Rubus arbor* Lév. et Van. aus Zentralchina sind sie jedoch ausgestorben. *Rubus arbor* ist ein bestachelter immergrüner Baum, über dessen Höhe die Angaben fehlen.

Die immergrünen, mit Stacheln versehenen halbkletternden Brombeeren sind ganz gewiss nicht als ursprünglicher, sondern als abgeleiteter Typus der Lebensform der Gattung *Rubus* anzusehen. Die ursprünglichen Brombeeren waren baumförmige Vorfahren der Gattung in den Floren des Paläozäns und des Oligozäns.

Im Anschluss an den in den Kapiteln I und II beschriebenen ersten, allgemeinen und alten Typus der Brombeeren der Untergattung *Malachobatus* werden weitere allgemeine, phylogenetisch jüngere Typen beschrieben.

Zum zweiten Typus der Lebensform gehört die Lebensform der Himbeere (*Rubus idaeus* L. sensu lato) aus der artenreichen Untergattung *Idaeobatus*. Die Arten dieser Untergattung besitzen im allgemeinen die Gestalt der *Malachobatus*-Arten, sind jedoch nicht verholzt, sondern mit Turionen versehen. Turionen sind halbverholzte Sprosse, die erst im zweiten Jahre blühen und fruchten und danach durch neue ersetzt werden. Weniger typisch entwickelte Turionen sind auch den Arten der Untergattung *Malachobatus* eigen.

Die fleischigen Sammelfrüchte der Himbeeren fallen vom trockenen Fruchträger ab, während die Sammelfrüchte der Brombeeren aus der Untergattung *Eubatus* samt dem fleischigen Fruchträger abfallen.

Die Mehrzahl der *Idaeobatus*-Arten hat Stacheln von verschiedener Grösse beibehalten; bei dem borealen Vertreter der Untergattung, der gewöhnlichen Himbeere, sind die Stacheln fast gänzlich reduziert.

Zum dritten allgemeinen Typus der Lebensform der Gattung *Rubus* gehören die boreal-krautigen Arten sowie die ähnlichen, schon erwähnten Arten der schneeigen Gebirge. Im System der Lebensformen von Raunkiaer (1907, 1908, 1934) gehören sie grösstenteils zu Hemikryptophyten; im System der Lebensformen Serebrjakows (1954) sind die *Rubus*-Arten von diesem Typus zu den polykarpischen Arten zu zählen, einige auch zu den Kleinsträuchern (zu den Chamaephyten Raunkiaer's) Dieser Typus hat einen verholzten Wurzelhals, bei den Chamaephyten sind auch der niedere Teil der Achse und Wurzelteile (Rhizome, Wurzeln) verholzt. Das ist das Merkmal, das sie von ihren verholzten Vorfahren ererbt haben.

Eine nähere Beschreibung der boreal-krautigen Vertreter der Gattung *Rubus* folgt im XI. Kapitel der Untersuchung.

Ausgehend von den Unterschieden in der regressiven Anagenese der *Rubus*-Arten vom borealen Typus — nach einem Beispiele von Lippmaa (1933), der die Lebensform der *Anemone* aufstellte

und sie als elementare Lebensform bezeichnete — werden einige regressiv-abgeleitete und somit verhältnismässig junge Lebensformen der Untergattung *Cylactis* aufgestellt.

Es können folgende abgeleitete Lebensformen in der Untergattung *Cylactis* unterschieden werden:

1. Die Lebensform der Gelbfrüchtigen Stein Brombeere (*Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch.). Im System der Lebensformen von Raunkiaer ein Rhizom-Geophyt. Die Achsen sind krautig, mit vielen verkrümmten Stacheln versehen. Die Erneuerungsknospen entstehen am horizontalen Rhizom und an dem aufsteigenden unterirdischen Teile der Achse. Die Blätter sind dreiteilig, selten fünfteilig, ihr mittleres Blättchen ist länger bestielt als die seitlichen. Kleine, anklammernde Stacheln befinden sich an den Blattstielen sowie den Nerven an den Unterseiten der Blätter. Der untere Teil des Kelches ist mit geraden Stachelchen bedeckt. Die niederliegenden oberirdischen Sprosse fehlen. Die Achsen sind 20—50 cm hoch, in der Jugend aufrecht; später überhängen sie sich und bilden eine Verflechtung der bestachelten Stengel.

In ihrer Lebensform steht diese Brombeere der Lebensform der subtropischen halbkletternden Ausgangsarten nahe. Sie ist jedoch zu einer niedrigen krautigen Pflanze reduziert, die indessen die Stacheln der alten Lebensform beibehalten hat.

Die Gelbfrüchtige Brombeere ist eine Gebirgspflanze der schneelosen chinesischen Provinzen Kansu und Szetschuan. Eine ähnliche krautig-bestachelte Lebensform der Brombeeren fehlt in den borealen Ländern mit winterlicher Schneedecke sowie in den schneeigen Gebirgen gänzlich.

2. Die Lebensform der Hopfenblättrigen Stein Brombeere (*Rubus humulifolius* C. A. Mey.) Im System der Lebensformen von Raunkiaer gehört sie zu den Chamaephyten. Der kurze untere Teil der Achse ist verholzt, wodurch sie den Hemikryptophyten verhältnismässig nahesteht. Die Erneuerungsknospen werden in einer Höhe von einigen Zentimetern über der Erde und am Wurzelhalse angelegt. Die niederliegenden oberirdischen Sprosse fehlen. Die Achsen sind einfach, aufrecht oder aufsteigend, 10—30 cm lang. Die krautigen wie auch die verholzten Teile der Achse sind mit geraden, nadelförmigen Stachelchen besetzt, die auch auf die Blattstiele und die Nerven der Blattunterseite übergreifen. Die Blätter sind dreilappig, die Lappen häufig mit kleinen Nebenlappen versehen.

Die Hopfenblättrige Stein-Brombeere ist eine von Finnland bis zum Amurgebiete verbreitete Pflanze der Nadelwaldzone. Sie wächst in Wäldern, Gebüsch, auf Moosmooren und verträgt auch Schatten. Sie ist an die schneeigen borealen Gebiete angepasst, besitzt allerdings noch stark reduzierte Stacheln. Äusserlich ähnelt sie einigermassen der gewöhnlichen Stein-Brombeere.

3. Die Lebensform der Stein Brombeere (*Ru-*

bus saxatilis L.). Im System der Lebensformen von Raunkiaer ein Hemikryptophyt. Das kriechende Rhizom und kriechende Wurzeln fehlen; es sind einjährige, oberirdische kriechende Sprosse vorhanden, die aus den Stengelknoten einwurzeln. Die fruchtenden Achsen stehen aufrecht, sind 10—25 cm hoch und mit nadelförmigen Stacheln zerstreut bedeckt, die an klieuwüchsigen Pflanzen öfters gänzlich fehlen. Der Stengel ist von der Mitte an beblättert, unter der Mitte mit einigen schuppigen Niederblättern besetzt. Die Blätter sind dreizählig, die seitlichen Blättchen zuweilen ein wenig gelappt. Das mittlere Blättchen ist länger bestielt als die seitlichen.

An die borealen schneeigen Gebiete angepasst, besitzt die Stein-Brombeere noch kleine nadelförmige Stachelchen. Ihre Verbreitung liegt in Eurasien, wo sie hauptsächlich in schattigen Wäldern wächst.

Zu derselben adaptiv-abgeleiteten Lebensform gehören die nordamerikanischen Arten — die Behaarte Stein-Brombeere (*Rubus pubescens* Rafin.) und die Transmontane Stein-Brombeere (*Rubus transmontanus* Focke), sowie die Japanische Stein-Brombeere [*Rubus japonicus* (Maxim.) Focke].

4. Die Lebensform der Mamurabeere oder der arktischen Brombeere (*Rubus arcticus* L.). Im System von Raunkiaer gehört sie zu den Hemikryptophyten. Das kriechende Rhizom fehlt, die Wurzeln sind kriechend, mit Erneuerungsknospen am horizontalen Teile. Oberirdische kriechende Sprosse fehlen. Die Höhe des Stengels, der infolge der Verbiegung in Knoten zickzackig wächst, beträgt 25—30 cm; am unteren Teile des Stengels befinden sich einige schuppenförmige Niederblätter. Die Blätter sind dreizählig, an verwandten Arten auch gelappt. Dieser Lebensform fehlen die Stacheln vollständig; der Stengel, die Blatt- und Blütenstiele sind nur kurzbehaart, ebenso die Blattunterseite.

Die Mamurabeere hat sich in ihrer adaptiven Evolution zu einer an die borealen schneereichen Gebiete gut angepassten Pflanze entwickelt. Im Zusammenhange mit dieser Anpassung hat sie ihre Stacheln vollständig eingebüsst. Sie hat ein weites holarktisches Areal gebildet; wächst in lichten, feuchten oder sumpfigen Wäldern, auf Moosbülten der Sümpfe und bevorzugt sandigen oder torfigen Boden. Im asiatischen Teile ihres Areals wächst sie auch auf steinigem Boden sowie in den Bergtundren Sibiriens.

Die Lebensform der Mamurabeere weisen folgende einander systematisch nahestehende Arten auf: die nordamerikanische Stengellose Brombeere (*R. acaulis* Michx.) und die Stern-Brombeere (*R. stellatus* Sm.) — eine amphipaziphische Art im Raume des Beeringmeeres. Zu derselben Lebensform gehören auch die Arten der phylogenetischen Reihe *Fragarioides* — die Erdbeer-Brombeere (*R. fragarioides* Bertol.) aus Himalaja und die chinesischen Arten, die Franchets-Brombeere (*R. Franchetianus* Lév.) und die Verschiedenblättrige Brombeere (*R. allophyllus* Hemsl.)

XI — Die Untergattung *Cylactis* Rafin., ihre phylogenetischen Reihen und Arten

Die Brombeerarten vom borealen Typus gehören der Untergattung *Cylactis* Rafin. an. In der Abhandlung über die Abstammungsfragen der borealen Brombeeren nimmt diese Untergattung somit eine Ausgangsstellung ein. Zur Grundlage der Untersuchung dieser Brombeergruppe soll eine floristisch-systematische Analyse aller Arten der Untergattung dienen.

In der systematischen Monographie der Gattung *Rubus* von Focke (1910) wird die Untergattung *Cylactis* in vier phylogenetische Reihen (*series naturales*) eingeteilt. Als Resultat einer systematisch-morphologischen Analyse der Untergattung wird in dieser Untersuchung eine fünfte phylogenetische Reihe aufgestellt und eine Umgruppierung der Arten der phylogenetischen Reihe *Saxatiles* durchgeführt.

Es hat sich erwiesen, dass die Zuzählung der endemischen Bergarten von China und Himalaja zu der Reihe *Arctici* nicht zulässig ist, da sie eine chorologisch ganz abgesonderte Gruppe darstellen. Eichwald (1952) hat diese Arten einer neuen phylogenetischen Reihe der erdbeerartigen Brombeeren — *Fragarioides*-zugeteilt; als der Typus dieser Reihe wird die himalaische Art *Rubus fragarioides* Bertol. bezeichnet.

Nach dieser neuen Einteilung werden die phylogenetischen Reihen (*series naturales*) der Untergattung *Cylactis* wie folgt charakterisiert:

1. *Xanthocarp* (Focke 1910): Niedrige, stark bestachelte krautige Arten mit verholztem Wurzelhalse. Rhizom kriechend, mit Erneuerungsknospen. Oberirdische kriechende Sprosse fehlen. Die Blätter drei- oder fünfzählig. Die Blüten weiss. Endemische Arten von Japan und China mit beschränkten Arealen (2 Arten).

2. *Saxatiles* (Focke 1910): Krautige Arten mit verholztem Wurzelhalse, unbewehrt oder mit borstigen Stacheln. Das Rhizom nicht kriechend, ohne Erneuerungsknospen. Die fertilen Sprosse aufrecht, die sterilen niederliegend oder aufsteigend. Die Blätter drei- oder fünfzählig, die Blüten weiss. In diese Reihe gehören weitverbreitete Arten sowie Arten mit beschränkten Arealen in Ostasien und Nordamerika (7 Arten).

3. *Humulifolii* (Focke 1910): Krautige Pflanzen mit verholztem Wurzelhalse und mit wenigen borstenförmigen Stacheln. Das Rhizom kriechend, mit Erneuerungsknospen. Oberirdisch kriechende Sprosse fehlen. Die Blätter drei- bis fünfflappig. Die Blüten weiss (eine eurasiatische Art).

4. *Fragarioides* (Eichwald 1952¹): Krautige Gebirgspflanzen

¹ *Fragarioides*, series nova: plantae montanae inermes vel partim setosoglandulosae vel aculeolati. Radices repentes. Flagella nulla. Flores albi.

mit verholztem Wurzelhalse, kahl bzw mit Drüsenhaaren oder mit Stachelchen besetzt. Die Wurzeln kriechend, mit Erneuerungsknospen. Die Blätter drei- oder siebenzählig. Die Blüten weiss. Endemische Arten mit sehr beschränkten Arealen in Südwestchina und im Himalaja (3 Arten).

5. *Arctici* (Focke 1910 ex. p.): Krautige Arten mit verholztem Wurzelhalse. Die Wurzeln kriechend, mit Erneuerungsknospen. Oberirdisch kriechende Sprosse fehlen. Die Blüten rot. Die Mehrzahl der Arten mit weiten boreal-subarktischen Arealen (3 Arten).

Zur Unterscheidung der phylogenetischen Reihen der Untergattung *Cylactis* kann folgende Bestimmungstabelle dienen:

- | | | |
|--|------------------------|----|
| 1. Blüten rot Oberirdische kriechende Sprosse fehlen | 5. <i>Arctici</i> | |
| — Blüten weiss | | 2. |
| 2. Blätter einfach, gelappt | | |
| | 3. <i>Humulifolii</i> | |
| — Blätter zusammengesetzt | | 3 |
| 3. Pflanzen mit verhältnismässig starken, gekrümmten Stacheln | 1. <i>Xanthocarp</i> | |
| — Stachellose oder mit kleinen Stachelchen versehene Pflanzen | | 4 |
| 4. Wurzeln kriechend, oberirdisch kriechende Sprosse fehlen | 4. <i>Fragarioides</i> | |
| — Wurzeln nicht kriechend; oberirdisch kriechende Sprosse vorhanden; öfters mit kleinen Stachelchen versehen | 2. <i>Saxatiles</i> | |

Die phylogenetischen Reihen und Arten der Untergattung *Cylactis*:

Phylogenetische Reihe *Xanthocarp*

1. *Rubus xanthocarpus* Bur et Franch.
Die chinesischen Provinzen Kansu und Szetschuan.
2. *Rubus minusculus* Lévl. et Vaniot
Die japanische Insel Hondo (Honshiu).

Phylogenetische Reihe *Saxatiles*

Gruppe *Subsaxatiles*

3. *Rubus Clarkei* J. D. Hook
Kaschmir im Himalaja, in einer Höhe von 3000 m.
4. *Rubus simplex* Focke
Die chinesischen Provinzen Hupe und Szetschuan.
5. *Rubus defensus* Focke
Japan.

Gruppe *Saxatiles veri*

6. *Rubus saxatilis* L.
Boreales Eurasien
7. *Rubus pubescens* Rafin. (coll.)
Boreales Nordamerika von Labrador bis zum Oberlaufe des Yukon.
8. *Rubus japonicus* (Maxim.) Focke
Die Bergwälder Japans
9. *Rubus transmontanus* Focke
Britisch Columbia und der Staat Washington in den Vereinigten Staaten von Nordamerika.

Phylogenetische Reihe *Humulifolii*

10. *Rubus humulifolius* C. A. Mey.
Subarktisches und boreales Eurasien.

Phylogenetische Reihe *Fragarioides*

11. *Rubus fragarioides* Bertol.
Sikkim in Himalaja, in der Zone von 3000—3500 m.
12. *Rubus Franchetianus* Lévl.
Die Provinz Jünnan in Südwestchina.
13. *Rubus allophyllus* Hemsl.
Der Berg Omischan in der chinesischen Provinz Szetschuan, in einer Zone von 1100—2500 m.

Phylogenetische Reihe *Arctici*

14. *Rubus arcticus* L.
Subarktisches und boreales Eurasien und Nordamerika, mit Atlantischer Disjunktion.
15. *Rubus stellatus* Sm.
Kap Deshnow auf der Tschuktschen-Halbinsel. Die Inseln des Beringsmeeres. Südwestliches Alaska.
16. *Rubus acaulis* Michx.
Subarktisches und boreales Kanada und Alaska. Nördliche Teile der Vereinigten Staaten von Nordamerika.

Zusammengefasste Schilderung der phylogenetischen Reihen und Arten der Untergattung *Cylactis*

Die Gelbfrüchtige Stein-Brombeere, *Rubus xanthocarpus* Bur. et Franch. aus Zentralchina, ist ein Vertreter der phylogenetischen Reihe *Xanthocarpi*. Sie ist eine in den vegetativen Teilen stark reduzierte, kleine Pflanze, die jedoch das uralte Merkmal der Gattung — die gekrümmten, starken Stacheln — beibehalten hat; mit Stacheln sind auch die Blattstiele und die Nerven auf der Unter-

seite der Blattfläche bedeckt. Die Sammelfrüchte der Art sind säuerlich wohlschmeckend, und es sind Versuche ihres Anbaus gemacht worden. Im Botanischen Garten der Staatlichen Universität Tartu wächst die Pflanze gut, blüht und fruchtet. Zu den negativen Eigenschaften der Pflanze gehört die starke Bestachelung und eine übermässige Entwicklung der Wurzelsprosse.

Der zweite Vertreter dieser Reihe, *Rubus minusculus* Lév. et Vaniot, ist eine wenig bekannte, sehr kleine Pflanze mit siebenzähligen Blättern; sie ist eine endemische Art der japanischen Flora.

Die grösste phylogenetische Reihe der Untergattung *Cylactis* ist die Reihe der *Saxatiles*, der Stein-Brombeeren, die 7 Arten umfasst. Sechs von diesen Arten werden von Focke (1910) zu der Gruppe *Saxatiles veri* vereinigt; zu dieser Gruppe gehört nicht *Rubus Clarkei* J. D. Hook aus Kaschmir — eine kleine Bergpflanze mit dreizähligen Blättern und rundlichen Blättchen; auch diese Art besitzt Stacheln an den Blattstielen und an den Nerven der Blattunterseite. Die Untersuchung hat bewiesen, dass es richtiger ist, den *Rubus Clarkei* mit zwei anderen Arten der *Saxatiles veri* — dem *Rubus simplex* Focke aus dem zentralen und südöstlichen China sowie dem *Rubus defensus* Focke aus Japan — in eine neue Gruppe zu vereinigen. Eichwald (1953) bezeichnet diese Gruppe als die Gruppe *Subsaxatiles*; die Arten dieser Gruppe besitzen an den Blattstielen und an den Nerven der Blattunterseite Stacheln, die den Arten der *Saxatiles veri* fehlen.

Die Gruppe der *Saxatiles veri* umfasst somit vier Arten. Die Verbreitung der ersten von ihnen, der Stein-Brombeere, *Rubus saxatilis* L. ist besonders in Europa konzentriert; die Pflanze besitzt nach Lippmaa (1938) ein weites eurasiatisches Areal. Ledebour (1844—1846) behauptet, dass die altaischen Vertreter der Art mit dichteren und stärkeren Stachelchen bewehrt sind als die europäischen Sippen. Andererseits macht Focke (1910) darauf aufmerksam, dass die altaischen, armenischen und kaschmirischen Sippen der Stein-Brombeere grosswüchsiger sind als die europäischen und dass sie mit Stieldrüsen besetzt sind. Focke ist der Meinung, dass diese abweichenden Populationen noch nicht beschriebene Unterarten oder Varietäten der Art darstellen.

Es ist zu erwähnen, dass die europäischen Vertreter der Stein-Brombeere tetraploid ($2n = 28$) sind. Theoretisch ist es nicht unmöglich, dass die grösseren und stärker bewehrten altaischen, armenischen und kaschmirischen Formen der Stein-Brombeere phylogenetisch ältere diploide ($2n = 14$) Vertreter der Art sind. In diesem Falle dürfte auch das von Prschewalski im Jahre 1875 in den Bergen von Muni Ula (am Mittellauf des Hoangho) gesammelte Material zum diploiden Zyklus dieser Art gehören.

Die Stein-Brombeere sowie die anderen Arten der Untergattung *Cylactis* sind nicht in Europa mit rezenter Konzentration der Art entstanden, sondern in den Ländern Ostasiens. Die zerstreuten

Fundorte des *R. saxatilis* in Osteuropa haben scheinbar den Charakter von Vorposten; diese scheinbaren Vorposten sind in Wirklichkeit als alte Fundorte einer Art anzusehen, deren Hauptverbreitungsgebiet gegenwärtig im Westen liegt.

Von allen Arten der Gruppe *Saxatiles veri* ist das Areal des *R. saxatilis* das grösste. Ausser der Mongolei besitzt diese Pflanze nur reliktenhafte Teilareale auch im Himalaja; im engeren Sinne kann sie als eine eurosibirische Art bezeichnet werden, mit einem Verbreitungsgebiet von den Pyrenäen bis an das Ochotskische Meer im Fernen Osten. Lippmaa (1938) hat bewiesen, dass ihre Fundorte nach dem Osten zu immer seltener werden.

R. saxatilis stehen folgende Arten taxonomisch nahe: die in Kanada und in den Vereinigten Staaten von Nordamerika verbreitete Behaarte Brombeere (*R. pubescens* Rafin.); die Japanische Brombeere [*R. japonicus* (Maxim.) Focke] und *R. transmontanus* Focke aus dem Nordwesten der Vereinigten Staaten. Beide sind endemische Arten mit beschränkten Arealen.

Rubus pubescens ist eine polymorphe Kollektivart; ihre Taxonomie kann durch spezielle Untersuchungen geklärt werden. Die in europäischen Herbarien befindlichen Materialien sind zu diesem Zwecke nicht hinreichend.

Der Reihe *Saxatiles* steht verhältnismässig nahe die Hopfenblättrige Brombeere (*R. humulifolius* C. A. Mey.), die einzige Vertreterin der phylogenetischen Reihe *Humulifolii*. Diese Art ist von Mittelfinnland bis nach den Amurländern verbreitet und im allgemeinen eine Pflanze des sibirischen Nadelwaldgürtels. Sie ist eine tetraploide Art, die im Pleistozän entstanden ist, deren Ausgangsarten zur Zeit fehlen und deren gegenwärtiges Areal sich nach der Eiszeit gebildet hat.

Die phylogenetische Reihe *Fragarioides* enthält drei endemische Arten mit beschränkten Arealen. Diese Arten sind *R. allophyllus* Hemsl. aus Zentralchina, *R. Franchetianus* Lév aus dem südwestlichen China und die im Himalaja einheimische Art *R. fragarioides* Bertol.

Fragarioides ist eine mittlere Reihe zwischen *Saxatiles* und *Arctici*. Die Blüten der *Fragarioides* sind grösser als die der *Saxatiles*; nach diesem Merkmale stehen sie den *Arctici* näher als den *Saxatiles*. Alle Arten der Reihe sind endemische Arten der Bergländer; in der Gegenwart fehlen ihnen die Verbreitungskontakte mit den Arten der Reihe *Arctici*. Die Arten stehen einander taxonomisch nahe und besitzen eine gemeinsame Lebensform mit den borealen Arten der Reihe *Arctici*. Phylogenetisch sind die *Fragarioides* älter als die *Arctici*, sie haben eine Verbreitungsdynamik vollständig verloren und sind ein gutes Beispiel des konservativen Endemismus.

Von den drei Arten der Reihe *Arctici* ist die Mamurabeere od. Arktische Brombeere (*R. arcticus* L.), eine holarktische Art, mit der atlantischen Disjunktion des Areals; sie fehlt in der Flora

Grönlands und Islands, in der Gegenwart auch in der Flora der Britischen Inseln. In Nordamerika besitzt sie ein nahezu gemeinschaftliches Areal mit der ihr nahestehenden Stengellosen od. Kanadischen Brombeere (*R. acaulis Michx.*). Die dritte Art der Reihe *Arctici* ist die Stern-Brombeere (*R. stellatus* Sm.), eine amphipazifische Art mit isolierten Teilarealen auf den Inseln des Beringmeeres (auf den Aleuten und Kommandeur-Inseln), auf der Tschuktschen-Halbinsel (Kap Deshnow) und auf der Halbinsel Kamtschatka. Die Stern-Brombeere ist an die ökologischen Bedingungen der ozeanischen Tundra angepasst und ähnelt in dieser Beziehung der Moltebeere (*R. chamaemorus* L.), die an die borealen Hochmoore und an die kontinentale Tundra gebunden ist.

Rubus stellatus hat dreilappige Blätter; einige Individuen jedoch besitzen beinahe dreizählige Blätter. Von anderen Arten der Reihe *Arctici* ist sie in der Gestaltung einigermassen abweichend.

Es wird vorausgesetzt, dass die Stern-Brombeere sich von einer Ausgangsart vom Typus des gegenwärtigen *Rubus spectabilis* (Nordamerika) abgespaltet hat — der Art, die von Focke und anderen Autoren für die Ausgangsart der Mamurabeere gehalten wurde. Es ist jedoch möglich, dass die Ausgangsart vom Typus der Mamurabeere war. Jedenfalls konnte sich die Divergenz der Stern-Brombeere von irgendeiner Sippe nur unter den Bedingungen der periglazialen Gebiete, in der ersten Hälfte der Eiszeit, vollziehen, als Nordamerika und Asien noch durch das Festland Beringien verbunden waren (Wulff, 1947).

Die Bildung des Beringmeeres in der zweiten Hälfte der Eiszeit verursachte die grosse Disjunktion des Areals der Pflanze. Merkwürdig ist der ganz isoliert stehende Fundort dieser Art auf Kamtschatka, beim Dorfe Kljutschewskaja (Juseptschuk, 1941).

Die Mamurabeere in Estland

Die Mamurabeere besitzt noch in Südfinnland ein mehr oder weniger geschlossenes Areal. In Estland hat sie jedoch eine auffallend lückenhafte Verbreitung. Ihre Fundorte sind hier zweifacher Art. An einigen Stellen erscheint die Pflanze plötzlich, hält sich einige Jahre und verschwindet wieder infolge der ungeeigneten ökologischen Verhältnisse des Standortes. Die kurzfristigen Fundorte der Art sind infolge einer Verbreitung durch Vögel entstanden. Die Verbreiter sind verschiedene Drosselarten. Eine Reihe von estnischen Standorten ist auf diese Weise entstanden. An einem von solchen Standorten (Awintse im Jöhwischen Rayon) existierte die Pflanze, wie festgestellt wurde, sogar einige Jahrzehnte.

Die zweite Art der estnischen Fundorte der Mamurabeere hat einen beständigen Charakter. Der grösste von ihnen befindet sich in Kaansoo (im Rayon Wändra), ungefähr 40 km nordwestlich der Stadt Wiljandi.

Im genannten Gebiete ist die Mamurabeere auf einer Fläche von ca. 40 km² verbreitet; sie wächst auf sumpfigen Wiesen und war stellenweise sogar häufig. Infolge einer Trockenlegung und Kultivierung der Sumpfwiesen in den letzten Jahren hat sie sich stark vermindert. Auf gemeinsamen Standorten mit der Stein-Brombeere (*Rubus saxatilis*) wurde auch der Bastard beider Arten gefunden, der unter dem Namen *Rubus castoreus* Laest. bekannt ist.

Senjaninowa-Kortschagina und Kortschagin (1951) behaupten, dass *Rubus castoreus* keine Hybride ist, sondern eine rotblütige Form der Stein-Brombeere. Es werden folgende Tatsachen angeführt, die zeigen, dass die in der Estnischen SSR gefundene rotblütige Sippe eine Bastardpflanze ist:

1. Die kleinwüchsigen vegetativen Individuen der Stein-Brombeere unterscheiden sich wenig von der Mamurabeere; die Unterscheidung eines Bastards beider Arten ist somit noch schwieriger

2. *Rubus castoreus* ist in Estland nur an solchen Stellen gefunden worden, wo die Mamurabeere mit der Stein-Brombeere zusammen wächst.

3. Die Sippe *Rubus castoreus* fruchtet in Estland nicht; nur sehr selten bildeten sich an der Pflanze einzelne Steinfrüchtchen.

In Kaansoo wurde die weissblütige Form der Mamurabeere festgestellt sowie eine Reihe anderer Formen.

In früheren Publikationen (Eichwald 1933, 1935—1936, 1952) wurde bewiesen, dass das Auftreten der Mamurabeere in Kaansoo einen spontanen Charakter hat und dass ihre Fundorte aus der subarktischen Klimaperiode stammen, als die Verbreitung der Pflanze auf dem Territorium Estlands ebenso allgemein war, wie es zur Zeit in Europa nördlich des 62° n. Br. der Fall ist.

Zur Bestätigung des Obenerwähnten dienen zwei Beweise:

Der erste Beweis ist ethnobotanischer Art und besteht im volkstümlichen Namen der Pflanze in Kaansoo, die hier «soomurakas», d. h. Sumpf-Brombeere, genannt wird. Es wurde festgestellt, dass dieser lokale Name in Kaansoo schon seit drei Generationen, also seit ca. 200 Jahren, volkstümlich gewesen ist.

Zum zweiten Beweise gehört die Entdeckung eines spezifischen parasitischen Pilzes der Pflanze, des *Phragmidium arcticum* Lagerh. In Kaansoo wurden auf der Mamurabeere die Frühlings-, Sommer- und Wintersporen des Pilzes festgestellt. An den anderen estnischen Fundorten der Mamurabeere wurde der Pilz bisher nicht gefunden. Die nächste Stelle, wo die Pflanze vom Pilz infiziert ist, liegt einige Kilometer östlich der Stadt Narwa, in der Gegend von Liliental, also ausserhalb der Grenzen der Estnischen SSR.

Taxonomisch steht der Mamurabeere die Stengellose oder Kanadische Brombeere sehr nahe (*Rubus acaulis* Michx.). Die Untersuchungen von Bailey (1941) und Hultén (1946) haben die wesentlichsten taxonomischen Züge dieser einigermassen problematischen

Art aufgeklärt. Von der gewöhnlichen Mamurabeere unterscheidet sie sich durch niedrigen Wuchs (gewöhnlich nur bis 10 cm hoch) und durch grössere Blüten, deren Kronblätter schmaler und länger (12—14 mm) sind als die der Mamurabeere (5—9,5 mm)

XII — Die klimatischen Bedingungen und die Formierung des kanadischen Areal von *Rubus arcticus* und *R. acaulis*

XIII — Die Evolution der phylogenetischen Reihe *Arctici*

Die Untersuchungen über die klimatischen Bedingungen während der Bildung des Areal von *Rubus arcticus* und *R. acaulis* sowie über die Phylogenese dieser Arten führten zu folgenden Ergebnissen:

a. *Rubus acaulis* und *R. arcticus* besitzen ein annähernd gemeinschaftliches Areal. *R. acaulis* ist eine polymorphe Sippe mit schwankenden morphologischen Merkmalen.

b. Im Verhältnis zu *R. arcticus* ist die Sippe *R. acaulis* an ein etwas rauheres Klima angepasst, wie eine Vergleichung der entsprechenden Temperaturangaben Kanadas zeigt.

c. *Rubus acaulis* ist an eine etwas niedrigere Temperatur während der Vegetationsperiode angepasst als *R. arcticus*. Damit steht sein weiteres Vordringen in das Gebiet der kanadischen Waldtundra im Einklange. Nach seinem Gesamtareal ist jedoch auch *R. acaulis* keine arktische Pflanze.

d. Die Nordgrenze der Verbreitung von *R. acaulis* ist von der 6° C betragenden Mitteltemperatur des wärmsten, für das Reifen der Früchte wichtigsten Monats abhängig. Das entsprechende Grenzminimum der Temperatur liegt für *R. arcticus* ein wenig höher. Bei genügend mächtiger Schneedecke hat die niedrige Wintertemperatur keine entscheidende Bedeutung.

Es hat sich herausgestellt, dass die phylogenetischen Reihen *Arctici* und *Fragarioides* die evolutionellen Entstehungsprozesse der Arten der Untergattung *Cylactis* am besten charakterisieren. Weiter ist die Phylogenese der borealen Arten der Untergattung *Cylactis* für die Rekonstruktion einer Entwicklung der periglazialen sowie der borealen und subarktischen Floren der nördlichen Erdhälfte von Wichtigkeit.

Die Untersuchung der Entstehungsprobleme der Reihen *Arctici* und *Fragarioides* führte zu der Folgerung:

e. Die Arten der Reihe *Fragarioides* sind phylogenetisch älter als die der *Arctici*. *Fragarioides* ist eine Gruppe von endemischen Arten mit sehr beschränkten Arealen, die gegenwärtig keine Kontakte mit den Arealen der Reihe *Arctici* besitzen.

f. *Rubus arcticus* ist eine im Pliozän entstandene Art; sie ist progressiv in der Tendenz zur Erweiterung ihres Areal

sowie in der Divergenz neuer taxonomischer Einheiten. Ihr ausgedehntes rezentes Areal hat sich grösstenteil in der Nacheiszeit gebildet.

g. Die Divergenz des *Rubus stellatus* von der Mamurabeere oder einer anderen, dem *Rubus spectabilis* verwandten Brombeere hat anscheinend am Anfange des Pleistozäns stattgefunden; es ist eine statische Art mit zerstreuten Arealteilen von reliktenhaftem Charakter, die sich unter den Bedingungen eines kühlen ozeanischen Klimas ausgebildet hat, das heisst in den Gebieten des heutigen Beringmeeres.

h. *Rubus acaulis* ist eine verhältnismässig junge heteromorphe Art; ihre Divergenz von der Mamurabeere wurde durch die Eiszeit eingeleitet. Ihre Entstehung ist der Entstehung von *Rubus stellatus* einigermassen ähnlich; sie ist allerdings in Gebieten mit kontinentalerem Klima entstanden als *R. stellatus*.

Einige Folgerungen für die Praxis

Wegen des im allgemeinen theoretischen Charakters der vorliegenden Untersuchung konnten Fragen rein angewandter Art nicht gut an das Thema angeschlossen werden. Es hat sich aber ein umfangreiches, noch nicht publiziertes Material dieser Richtung angesammelt.

Die fleischigen Sammelfrüchte vieler nicht kultivierten Brombeerarten sind von guter Qualität. Ohne Zweifel sibt es unter diesen Brombeeren perspektive Arten für die Selektion und Kultur. Es ist charakteristisch, dass die Zahl der nichtkultivierten Brombeerarten mit schmackhaften Früchten die Zahl der kultivierten Brombeeren und Himbeeren um vieles übertrifft.

In der Abhandlung wird darauf hingewiesen, dass die Arten der phylogenetischen Reihe *Arctici* für die Kultur gute Aussichten bieten.

Alle drei Arten dieser Reihe besitzen Sammelfrüchte von hoher Qualität. Von den Arten hat *Rubus stellatus* eine sehr zerstreute Verbreitung im Raume des Beringmeeres. Als Beerenfrucht hat diese Pflanze also eine mehr lokale Bedeutung.

Die evolutionell plastische Mamurabeere befindet sich in der UdSSR und in Finnland in der Versuchskultur, die ganz gewiss auch eine Selektion dieser Art mit sich bringt. Sie wächst auch auf neutralem Boden, was ihre Kultur und Selektion um vieles erleichtert.

Es ist möglich, dass auch geographische Rassen der Mamurabeere aus verschiedenen Teilen ihres umfangreichen Areals Vorteile für eine Kultur und Selektion bieten. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die im kühlen ozeanischen Klima Beringiens und Kamtschatkas entstandenen Rassen (Varietäten) der Mamurabeere (var. sep.) *grandiflorus* Printz und var. (sep.) *kamtschaticus* Focke),

sich als aussichtsreich erweisen für die Kultur und Selektion in den klimatischen Gebieten ihrer Entstehung — an den nördlichen Küstengebieten und auf den nördlichen Inseln des Stillen Ozeans.

Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse der Forschung

1. Die Forschungsmethoden der phylogenetischen Pflanzengeographie führen zu der Überzeugung, dass die Heimat der Phanerogamen sich in Südostasien, im uralten Kathaysien, befand. In der Flora Südasiens herrscht noch zur Zeit ein ungewöhnlicher Reichtum an primitiven endemischen Arten, Gattungen und Familien der Phanerogamen.

2. Die Entstehung der Brombeerarten vollzieht sich verschieden. Das Alter der subtropischen Hakenkletterer und das der krautigen borealen Arten ist ungleich. Ebenso ungleich ist auch die taxonomische Gradation beider Hauptgruppen.

3. Die Entstehung der Brombeeren vom alten Typus der subtropischen Hakenkletterer reicht in das Paläogen zurück. Diese erdgeschichtliche Periode hatte wahrscheinlich schon von der ausklingenden Kreidezeit gewisse uranfängliche baumartige Brombeertypen geerbt.

4. Für die weitere Abstammung der Brombeeren waren massgebend: das Pliozän, das Pleistozän und das Altholozän (die Zeit der Dryasflora). Durch die Verschlechterung der Existenzbedingungen im Pliozän und in den älteren Stadien des Anthropogens wurde die Evolution des ganzen organischen Lebens umsturzartig beeinflusst. Die in dieser Richtung verlaufenden Prozesse der Evolution dauern auch zur Zeit an. Geochronologisch ist der jüngere Abschnitt der Entwicklung um vieles kürzer als der ältere.

5. Die systematische Phylogenese der Brombeeren hat keinen progressiven Charakter. Die reproduktiven Organe der jüngeren, abgeleiteten Typen besitzen im allgemeinen die alten Merkmale der Gattung.

6. In der Phylogenie der Lebensformen der Brombeergattung ist dagegen ein fortdauernder Progress zu verzeichnen, und die Genesis der Lebensform hat einen divergenten Verlauf; das heisst, die vegetative Lebensform und die systematische Abstufung haben sich parallel entwickelt, Gerade die vegetative Gestaltung ist bei den Brombeeren für die taxonomische Abgrenzung am wichtigsten. Ausgenommen die Gattung *Rosa* findet man in der Familie der Rosazeen sowie auch in verwandtschaftlich weiterstehenden Familien der Phanerogamen selten die Lebensform der alten Brombeeren. Eine der wenigen Ausnahmen bildet die Untergattung der Brombeeren *Orobatus* aus den bolivianischen Anden; in der Lebensform dieser Untergattung ist eine evolutionelle Konvergenz mit der systematisch weitstehenden Gattung *Serjania* aus der Familie der Sapindazeen zu bezeichnen.

7. Die uranfänglichen baumförmigen Brombeertypen sind (mit einer Ausnahme) ausgestorben. Der Typus des alten, scheinbar uranfänglichen Hakenkletterers ist in Wirklichkeit ein abgeleiteter Typus der baumförmigen Brombeeren der letzten Phasen der Kreidezeit und des Paläogens.

8. Der alte Typus des Hakenkletterers ist charakteristisch für die subtropische Untergattung der Brombeeren *Malachobatus*, kommt aber auch in anderen Untergattungen vor. Es ist ein aus dem Oligozän und dem Miozän stammender Typus mit schwacher Hauptachse, die mit starken, hakenförmig gekrümmten Stacheln besetzt ist. Weil die Hauptachse im Verhältnis zu der Länge schwach ist, lehnen sie sich und heften sich beim Streben lichtwärts mit Stacheln an naheliegende Bäume und Sträucher an; sind solche nicht vorhanden, überhängen sich ihre Achsen. Ihre Hauptachse ist verholzt, die phylogenetisch jüngeren Typen besitzen auch halbverholzte Turionen. Die Blätter sind immergrün. Dieser Typus der alten Lebensform ist auch in der Gegenwart in subtropischen Regenwäldern sowie in verschiedenen anderen, nicht allzu schattigen Wäldern Ostasiens gewöhnlich. Verschiedene Vertreter dieser Lebensform sind weit verbreitet und mit Arten aus anderen, der Untergattung *Malachobatus* nahestehenden Untergattungen haben sie sich sogar an das boreale Klima angepasst.

9. Die Brombeeren der alten Lebensform sind im allgemeinen phylogenetisch konservativ. Bedingt durch die Nähe des Wendekreises wurde die Phylogenese der Zyklen der subtropischen Untergattung *Malachobatus* durch die Eiszeit wenig beeinflusst. Der Polymorphismus der phylogenetischen Reihe *Moluccani* dieser Untergattung wurde somit nicht durch die Eiszeit stimuliert, gleich den Vorgängen in der gemäßigten Klimazone; dieser Polymorphismus ist entweder durch die evolutionelle Dynamik der *Moluccani* bedingt oder er wurde durch die Veränderungen des Klimas infolge der orogenetischen Prozesse hervorgerufen.

10. Die sich vom vertrocknenden Fruchträger ablösenden Sammelfrüchte der Himbeere charakterisieren besonders die alte Untergattung *Malachobatus*, obgleich sie auch in anderen Untergattungen vorkommen. Die Himbeerenfrüchte sind somit älter als die samt dem fleischigen Fruchträger abfallenden Brombeerenfrüchte. In der systematischen Morphogenese ist der Typus der Himbeerenfrucht auch auf die phylogenetisch jüngeren Gruppen übergegangen.

11. Die Himbeerenfrüchte der Untergattung *Idaeobatus* sind den Früchten der *Malachobatus*-Arten gleich. Den *Idaeobatus*-Sippen ist also im Bau der Früchte ein älteres Merkmal eigen, in den vegetativen Teilen jedoch, in den halbverholzten Turionen besitzen sie ein Merkmal, das von den Lebensformen der holzigen Arten zu den krautigen Lebensformen führt. In allen Weltteilen verbreitet, ist der Untergattung *Idaeobatus* somit eine auffallende

Verbreitungsdynamik eigen. Im Gegensatz zu *Malachobatus* hat sich ein Teil der *Idaeobatus*-Arten an das boreale, begrenzt sogar an das subarktische Klima angepasst.

12. Die Sippen der Untergattung *Eubatus* besitzen die alte Lebensform der Hakenkletterer. Im Bau ihrer Brombeerenfrüchte unterscheiden sie sich jedoch von *Malachobatus*. Ausgenommen Süd-japan fehlen beiden Untergattungen gegenwärtig die Kontakte zwischen ihren Arealen. Die Arten der Untergattung *Malachobatus* besitzen auf Madagaskar sowie von Südostasien bis Nord-australien verbreitete, im allgemeinen kontinuierliche Areale. Die Untergattung *Eubatus* gehört in die Neue Welt; die Areale ihrer Sippen in Europa und in Westasien sind sekundär, geochronologisch von jüngerer Entstehung.

13. Das Fehlen arealer Kontakte mit den *Malachobatus*-Sippen, die Verschiedenheit im Bau der Sammelfrüchte sowie das Vorhandensein von Turionen bei den *Eubatus*-Arten veranlasste die Aufstellung einer älteren Hypothese über die polyphyletische Entstehung der Brombeeren-Untergattungen, die jedoch keine einwandfrei bewiesene Hypothese geblieben ist. Die Anfänge der systematischen Divergenzen in der Gattung *Rubus* sind sehr alt: sie reichen in das Paläogen zurück, in ein Zeitalter, wo die Konfiguration der Ozeane, der Meere und der Festländer ein ganz andere war als in der Gegenwart. Nur so sind die erheblichen und zum Teil schwer zu verstehenden Verschiedenheiten in der rezenten Lokalisierung dieser Areale zu erklären.

14. Die Untergattung *Lampobatus* ist mit *Eubatus* systematisch nahe verwandt; die Lokalisation ihrer Areale fällt zum Teil mit den Arealen der *Malachobatus*-Arten zusammen. Die Entstehung der Arten der Untergattung *Lampobatus* fällt in das Paläogen oder in die Anfangstadien des Neogens.

15. Die Entstehung der krautigen *Rubus*-Arten vom borealen Typus wurde durch die im Pliozän beginnende Abkühlung des Klimas eingeleitet. Die Verschlechterung des Klimas stimulierte eine fortdauernde Abspaltung neuer Taxone der Brombeeren, die imstande waren, sich an die strengen Winter mit reichlichem Schnee anzupassen. Parallel mit der Reduktion der vegetativen Lebensform entwickelte sich auch die Reduktion der Stacheln.

16. Entwicklungsgeschichtlich ist die phylogenetische Reihe *Arctici* die wichtigste in der borealen Untergattung *Cylactis*, obgleich sie keine phylogenetische Schlüsselstellung einnimmt. Die Probleme der Evolution der *Arctici* sind nicht nur für das Verständnis der Phylogenie der Untergattung *Cylactis* oder der Gattung *Rubus* wichtig; sie sind es auch vom Standpunkte der Entwicklung der gesamten periglazialen und postglazialen Flora borealer und subarktischer Gebiete. Von den drei Sippen der Reihe *Arctici* befindet sich jede in einem eigenen Stadium der Artentwick-

lung; jede von ihnen bietet entweder ein Beispiel für die evolutionelle Dynamik oder die Statik.

17. Die systematisch sehr nahe verwandte und in der Lebensform mit der Reihe *Arctici* übereinstimmende, jedoch viel ältere phylogenetische Reihe *Fragarioides* (in den Gebirgen des zentralen und südöstlichen China sowie im Himalaja) umfasst drei endemische Arten. Phylogenetisch befinden sich alle drei Arten der *Fragarioides* in einer statischen Lage, sie entbehren jeglicher evolutionellen Dynamik. Sie deuten jedoch auf eine vormalige Konnektion ihrer Areale mit denen der Reihe *Arctici*, mit der in der Gegenwart die Kontakte fehlen. Für das Begreifen der Phylogenie der Reihe *Arctici* besitzen die *Fragarioides* somit eine Schlüsselstellung.

18. Aus dem Vorigen folgt, dass die Differenzierung sowie die Verbreitung der Brombeeren vom borealen Typus in den vertikalen Zonen älter ist als in den horizontalen; mit anderen Worten: sowohl die Entstehung als auch die Verbreitung der boreal-krautigen Brombeeren begann in den Gebirgen der warmen Länder viel früher als in borealen Tiefländern.

19. Hinsichtlich der Entwicklung ihrer Lebensformen sind die Brombeeren zum Teil eine plastische Gattung. Auf die Verschlechterung der Lebensbedingungen im Neogen und im Anthropogen reagierten einige Gruppen der Gattung mit der Verkürzung des Lebenszyklus; damit wurde der Rhythmus ihrer Phylogenese unvergleichlich beschleunigt.

20. Die jüngeren Etappen in der Evolution der phylogenetischen Reihe *Arctici* wurden unmittelbar von der Eiszeit und vom Holozän stimuliert.

21. Die Adaptation der boreal-krautigen Brombeeren an das boreale und subarktische Klima ist als eine regressive Anagenese dieser Gruppen zu bezeichnen.

22. Die Lebensformen der *Rubus*-Arten: *R. xanthocarpus*, *R. arcticus* und *R. saxatilis* zeigen bildlich den divergenten Verlauf der regressiven Anagenese in der Untergattung *Cylactis*. Die Lebensform der Moltebeere, *Rubus chamaemorus*, trägt ein ähnliches Gepräge.

23. Eine gewissermassen nahe systematische Verwandtschaft der Arten der phylogenetischen Reihe *Arctici* mit einer Himbeerart, *Rubus spectabilis*, rechtfertigt eine frühere Hypothese, nach welcher die Mamurabeere, *Rubus arcticus*, sich im Pliozän von *Rubus spectabilis* oder einer anderen nahestehenden Art abgespaltete und sich während der Eiszeit im Kampfe um die Existenz zu einer Art ausbildete.

24. Die Abspaltung des *Rubus stellatus* (aus der Reihe *Arctici*) von *Rubus arcticus* oder einer anderen nahestehenden Art hat sich im Pleistozän, in einem kühlen ozeanischen Klima vollzogen, also

unter anderen Bedingungen als diejenigen, die die Abspaltung des nordamerikanischen *Rubus acaulis* einleiteten.

25. Die nordamerikanische Stengellose Brombeere, *Rubus acaulis*, ist die jüngste Sippe der phylogenetischen Reihe *Arctici*. Der Anfang ihrer Abspaltung von *Rubus arcticus* hat in der Eiszeit auf den eisfreien Territorien Alaskas stattgefunden. Diese junge Art hat in Kanada und im Norden der Vereinigten Staaten ein nahezu gemeinsames Verbreitungsgebiet mit *Rubus arcticus*; die Verzögerung in ihrer Ausbildung als selbständige Art liegt im Fehlen einer notwendigen Isolation von *R. arcticus*. Die Zwergformen des *R. arcticus* der Bergtundren Sibiriens sind nicht identisch mit *Rubus acaulis*, weil die Blüten dieser Zwergformen um vieles kleiner sind als die Blüten von *R. acaulis*.

26. Die in der Gegend von Kaansoo im mittleren Teil Estlands auftretende Sippe *Rubus castoreus* ist eine hybride von *Rubus arcticus* mit *R. saxatilis*, nicht aber eine rotblütige Form des letzteren.

27. *Rubus arcticus* var. (ssp.) *grandiflorus* Ledebour und *R. arcticus* var. (ssp.) *grandiflorus* Printz sind taxonomisch nicht identisch. Der erste Name ist ein Synonym für den nordamerikanischen *Rubus acaulis*, der zweite — die Bezeichnung für eine von *Rubus arcticus* unter den Bedingungen eines kühlen, ozeanischen Klimas abgespaltene Sippe; dasselbe gilt für *R. arcticus* var. (ssp.) *kamtschaticus* Focke.

28. Die von der Ornitochorie abhängigen progressiven Arten der Reihe *Arctici*, *Rubus arcticus* und *R. acaulis*, besitzen eine sprunghafte Art der Verbreitung, die bei dem statischen *R. stellatus* anscheinend fehlt oder begrenzt ist.

29. Die oktoploide Moltebeere, *Rubus chamaemorus*, hat sich in den periglazialen Gebieten der Eiszeit ausgebildet; Tundren und boreale Hochmoore sind ihre sekundären Standorte.

30. Im Vergleich mit anderen Arten der Gattung *Rubus* besitzt die Moltebeere den am deutlichsten ausgebildeten Habitus einer neotenischen Pflanze.

31. Die phylogenetischen Erforschungsmethoden der krautigen Brombeeren können auch an anderen borealen und subarktischen Arten, Gattungen und Familien angewendet werden.

32. Eine detaillierte Untersuchung der Lebensformen der tropischen und subtropischen Brombeeren ist eine Aufgabe für die Zukunft. Sie ist nur mittels experimentaler Forschungsmethoden in der freien Natur ausführbar.

33. Die Gattung der Brombeeren enthält eine Reihe volkswirtschaftlich wichtiger Arten, die sich seit langer Zeit in der Kultur befinden und deren Züchtung lange gedauert hat. Das sind die Arten der Himbeeren und die meisten dunkelfrüchtigen nordamerikanischen Brombeeren. Die Zahl der Arten mit essbaren Früchten ist jedoch um vieles grösser als die Zahl derer, die gegenwärtig

kultiviert werden. Daraus folgt, dass die Einführung neuer *Rubus*-Arten in die Selektion eine aussichtsreiche Aufgabe ist.

34. Früchte von besonders hoher Qualität besitzen die phylogenetisch plastischen Arten der Reihe *Arctici* der Untergattung *Cylactis*. Von diesen Arten befindet sich die Mamurabeere, *Rubus arcticus*, im Norden der UdSSR in der Versuchskultur. Die Auslese dieser Art, besonders aber ihrer Rassen könnte auch für nördliche Gebiete mit unterschiedlichen klimatischen Bedingungen erfolgreich sein.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От редактора	3
От автора	4
Введение	5
Общая часть. Род <i>Rubus</i> L.	10
I. Род <i>Rubus</i> L. Краткая характеристика подродов	10
Таблица определения подродов ежевик	13
Характеристика подродов	14
1. подрод <i>Malachobatus</i> Focke	14
2. „ <i>Orobatus</i> Focke	16
3. „ <i>Dalibardastrum</i> Focke	18
4. „ <i>Anoplobatus</i> Focke	18
5. „ <i>Idaeobatus</i> Focke	18
6. „ <i>Lampobatus</i> Focke	22
7. „ <i>Eubatus</i> Focke	22
8. „ <i>Comaropsis</i> Focke	24
9. „ <i>Chamaebatus</i> Focke	24
10. „ <i>Dalibarda</i> Focke	26
11. „ <i>Cylactis</i> Rafinesque	26
12. „ <i>Chamaemorus</i> Focke	26
II. Морфогенез древних типов ежевик	28
III. Род <i>Rubus</i> во времени и пространстве. Сравнительная характеристика подродов	32
IV. Третичная дифференциация флор юго-востока Азии	45
V. Адаптация к климатическим условиям горных и высокогорных поясов	51
VI. Стимулированная ухудшением климата редукция жизненной формы; подроды ежевик бореального склада	54
VII. Адаптация к жизненным условиям перигляциальных областей. Подрод <i>Chamaemorus</i>	58
VIII. Пути становления новых видов ежевик. Полиплоиды и псевдогамные таксоны	64
IX. Филогенетическая морфология и регрессивный анагенез жизненных форм ежевик	75
X. Жизненные формы ежевик	86
Жизненные формы предков бореальных ежевик	90
Жизненные формы бореальных ежевик	92
Специальная часть. Подрод <i>Cylactis</i> Rafinesque	96
XI. Подрод <i>Cylactis</i> Rafin. Филогенетические ряды и виды	96
Характеристика подрода <i>Cylactis</i>	96

1. Филогенетический ряд <i>Xanthocarpi</i> Focke	99
1. <i>Rubus xanthocarpus</i> Bur. et. Franchet	99
2. <i>Rubus minusculus</i> Lévl. et Vaniot	102
2. Филогенетический ряд <i>Saxatiles</i> Focke	103
3. <i>Rubus Clarkei</i> J. D. Hooker	104
4. <i>Rubus simplex</i> Focke	104
5. <i>Rubus defensus</i> Focke	105
6. <i>Rubus saxatilis</i> L.	107
7. <i>Rubus pubescens</i> Rafinesque	113
8. <i>Rubus japonicus</i> (Maximovicz) Focke	117
9. <i>Rubus transmontanus</i> Focke	118
3. Филогенетический ряд <i>Humulifolii</i> Focke	120
10. <i>Rubus humulifolius</i> Focke	120
4. Филогенетический ряд <i>Fragarioides</i> Eichwald	125
11. <i>Rubus fragarioides</i> Bertoloni	125
12. <i>Rubus Franchetianus</i> Léveillé	127
13. <i>Rubus allophyllus</i> Hemsley	129
5. Филогенетический ряд <i>Arctici</i> Focke	131
14. <i>Rubus arcticus</i> L.	132
Разновидности и формы поленики арктической	136
Поленика арктическая в Финляндии	143
Поленика арктическая в Эстонской ССР	144
О ценотических отношениях поленики арктической в Азиатской части Союза ССР	154
Вопросы распространения и ареала поленики арктической	158
15. <i>Rubus stellatus</i> Smith.	160
16. <i>Rubus acaulis</i> Michaux	169
Различные точки зрения на поленику бесстебельную как вид.	
Гербарные образцы и вопросы синонимии	171
Проблема ареала поленики арктической и поленики бесстебельной в Северной Америке	178
Примеры ценотических отношений поленики арктической в Канаде	186
Примеры ценотических отношений поленики бесстебельной в Канаде	187
XII. Климатические факторы и формирование канадского ареала поленики арктической и поленики бесстебельной	192
Данные средней температуры из разных секторов ареала <i>Rubus arcticus</i> L. и <i>Rubus acaulis</i> Michx.	197
XIII. Эволюция видов филогенетического ряда <i>Arctici</i>	199
Некоторые выводы практического характера	209
Краткая сводка основных результатов исследования	211
Литература	216
Murakate alamperekond <i>Cylactis</i> Rafin. Uurimus ühe boreaalse taime-rühma fülogeneesis. Resümee	227
Die Untergattung der Brombeeren <i>Cylactis</i> Rafin. Untersuchung der Phylogenie einer borealen Pflanzengruppe. Zusammenfassung	253

Тартуский государственный университет
Тарту, ул. Юликооли, 18

На русском, эстонском и немецком языках

Toimetaja H. T r a s s

Korrektorid L. B r a f m a n n ja E. U u s p õ i d

Ladumisele antud 20. VIII 1959. Trükkimisele antud
5. I 1960. Paber 60×92 ¹/₁₆. Trükipoognaid 18,0 + 1 klee-
bis. Trükiarv 1000. MB-01009. Tellimise nr. 2307.
Hans Heidemanni nimeline trükikoda, Tartu.
Ülikooli 17/19.

Hind rbl. 12.60

Замеченные опечатки

Страница	Ряд	Напечатано	Следует читать
3	7-й снизу	аттестационной комиссией	аттестационной комиссией
125	19-й сверху	11. <i>Rubus fragarioides</i> Bertol., стр. 121.	11. <i>Rubus fragarioides</i> Bertol., стр. 125.
153	19-й сверху	Ph 5,5	pH 5,5

Tell. nr. 2307