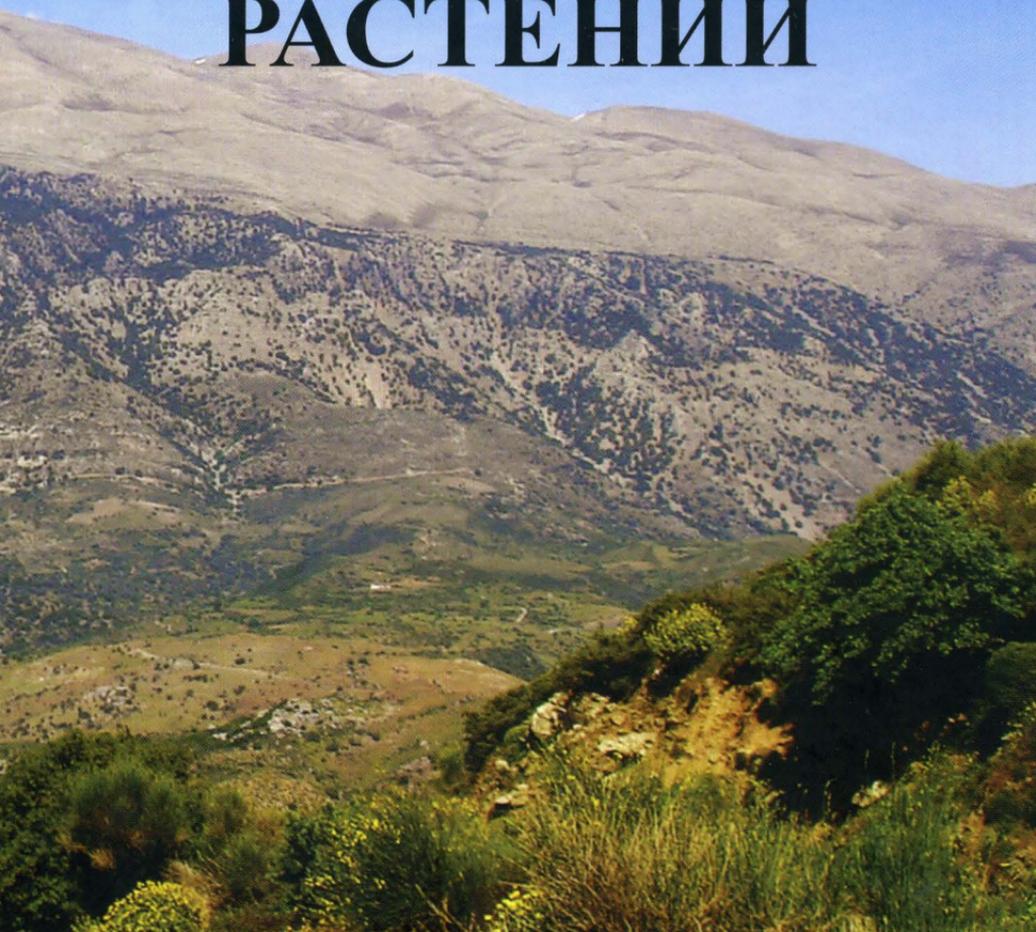


Р. В. Камелин

ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ





Рудольф Владимирович Камелин
(1938–2016)

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В.Л. КОМАРОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Р. В. Камелин

ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Санкт-Петербург
2018

УДК 581.9
ББК 28.58
К18

Рецензенты:

д. б. н., проф. Санкт-Петербургского государственного университета

А. А. Паутов

д. б. н., проф. Удмуртского государственного университета

О. Г. Баранова

Камелин Р. В.

К18 География растений. Учебное пособие.—СПб.: Изд-во ВВМ, 2018.— 306 с., портрет, ил.

ISBN 978-5-9651-1221-0

Оригинальный курс лекций по географии растений, который был прочитан автором в Санкт-Петербургском и Алтайском государственных университетах. Курс географии растений представлен отдельными, взаимодополняющими разделами: учение об ареале, основы географии растительности, учение о флоре, учение о флористическом или фитогеографическом районировании и учение о флорогенезисе (или флорогенетика). Приводятся карты, таблицы спектров флор, богатства флор территорий различной размерности и список рекомендуемой литературы.

Книга предназначена для ботаников и биологов разных специальностей, преподавателей вузов, студентов и аспирантов, в том числе и для самостоятельного изучения.

Публикуется в авторской редакции

Фото на обложке:

Греция, о. Крит, флористическая экспедиция 2010 года
(фото О. П. Камелиной)

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*

© Е. Р. Камелина, текст, фото, 2018

© ФГБОУ СПбГУ, 2018

© ФГБУН БИН РАН, 2018

ISBN 978-5-9651-1221-0

ПРЕДИСЛОВИЕ

Есть одно обстоятельство, заставляющее меня с некоторым трепетом приступить к изложению курса географии растений в Санкт-Петербургском (Ленинградском) университете. Более века назад ректором Санкт-Петербургского университета А.Н. Бекетовым был читан (а затем и увидел свет) первый на русском языке курс географии растений. Отсюда слетели «птенцы его гнезда», уже к началу XX века сумевшие вывести русскую географию растений на передовые рубежи в мировой науке — А.Н. Краснов, Н.И. Кузнецов, В.Л. Комаров. Долгие годы читал географию растений на этой кафедре Н.А. Буш, а с Географическим институтом, возникшим на базе университета, и с географическим факультетом Университета в 20-х годах связана деятельность ещё одного блестящего и оригинальнейшего отечественного ботанико-географа И.М. Крашенинникова. И во времена, к нам уже совсем близкие, именно здесь читал курс географии растений ещё один крупнейший ботанико-географ А.И. Толмачёв.

Традиционным для большинства из них было создание оригинальных курсов по разным разделам географии растений, и эту традицию мне хотелось бы продолжить. **География растений** — как одна из старейших пограничных, стыковых наук не только накопила огромное количество фактического материала, она усилиями многочисленных ботанико-географов и флористов создала целую систему идей, способных не только объяснять или систематизировать эти факты, не только влиять на идейные основы частных биологических дисциплин, но также изменить и существенно дополнить систему знаний таких комплексных, синтетических наук как систематика, филогения, теория эволюции, общая экология и география (и геонимия в целом). Именно поэтому для ботаника (да и биолога вообще) это один из ключевых курсов, формирующих его как личность в науке. К глубокому сожалению, мы не можем в отечественной литературе найти сколько-нибудь полного курса идей (и систематизированных фактов) географии растений. Да и в мировой литературе лишь оригинальнейшая серия сводок Л. Круаза в какой-то степени является попыткой полной систематизации, но попыткой исключительно субъективной, пристрастной.

ВВЕДЕНИЕ

Предмет, объекты и методы географии растений

География растений (фитогеография, Phytogeography, Geographie der Pflanzen) — наука о распространении (распределении) растений по поверхности Земли. Как наука биологическая, предметом своим она считает пространственное, географическое рассмотрение различных ботанических объектов и явлений, а также выявление закономерностей их географической упорядоченности, а, по традиции, и временное, историческое объяснение этих закономерностей. Как наука географическая она изучает географические объекты (ландшафты, системы ландшафтов страны) с точки зрения состава и структуры разнообразия биологических, живых (растительных) организмов, их населяющих. Как в том, так и в другом случае примат исследователя-биолога очевиден.

У великого ботаника К. Линнея есть очень точный афоризм — «*Nomina si nescis, perit et cognitio rerum*» (Не зная названий, лишишься и понимания вещей), а кто, кроме ботаника, может знать хотя бы названия растений. И кто, кроме ботаника, может вполне понимать всё многообразие объектов географии растений и, в то же время, их теснейшую и многомерную структурную связь в растительном покрове Земли (в её фитостроне). В самом деле, объектами географии растений являются популяции и виды различных растительных организмов (от водорослей до цветковых растений), а также таксоны растений выше вида (роды, семейства, порядки), различные элементы растительности (растительные сообщества и синтаксоны классификаций растительности, типы растительности) и исторически сложившиеся на тех или иных территориях, экологически и ценогически адекватные природной (косной и биотической) среде обитания на этих территориях, совокупности (множества) видов растений (конечно же, представленных популяциями и особями) — флоры. К тому же и растительные сообщества и флоры сами по себе являются лишь подсистемами более широких биологических и даже косно-биологических систем — биоценозов и экосистем, биот и участков биосферы, населённых той или иной биотой.

И лишь абстрагируя с целью более направленного, профессионального изучения или изложения материала, мы имеем право гово-

рять о некоторой обособленной общности планетарного размера и ботанической сущности — растительном покрове Земли (фитостроме Г.Н. Высоцкого и Е.М. Лавренко), вполне сознавая, что это лишь ничтожная по массе и объёму часть биосферы, хотя часть, «дарующая жизнь» всему живому на Земле. Мы могли бы сказать в связи с этим, что растительный покров и является основным объектом ботанической географии, но имея в виду, конечно, не столько сам растительный покров в отношении к биосфере и геосфере, сколько всё многообразие составляющих его структур. Уместно сказать здесь и о том, что как в отношении растительного покрова Земли в целом, так и в отношении любого его участка на территориях региональной размерности (вплоть до ландшафта, в смысле элементарного ландшафтного района) мы можем с позиций различных отраслей ботанической науки (а ещё вернее — с позиций исследователей, их представляющих) различать два объекта исследований — флору и растительность.

Флора в этом случае — совокупность видов растений, заселяющих ту или иную территорию и имеющих также самостоятельные географические признаки (в частности — ареал вида, как территорию его распространения, которая может быть и уже и шире территории, занятой той или иной флорой, в составе которой есть и этот вид).

Растительность же, в этом случае понимается как совокупность растительных сообществ, населяющих ту или иную территорию. Соответственно этому, многие ботанико-географы считают необходимым различать собственно географию растений, изучающую географию видов и флор, и ботаническую географию, изучающую географию растительных сообществ и их комплексов разной природы и разной размерности (формации, типы растительности, высотные пояса, подзоны и зоны). Вряд ли это оправдано. И не только потому, что сообщества составляют виды, представленные теми или иными популяциями, а любая флора представляет собой и совокупность растительных сообществ, в которые реально объединено большинство видов, встречающихся на данной территории. Дело и в том, что структура растительного покрова значительно более сложна и в отношении объектов, имеющих географическую упорядоченность, и в отношении связей между ними. Так, выделяя некоторые узловые объекты по важнейшим уровням организации живого выше организменного, то есть, создавая лишь грубую схему системной организации биостромы (включающей растительный покров), мы об-

наруживаем, что уровнем познания биогеографической информации значительно более двух. Следовательно, и в известной степени самостоятельных разделов географии растений больше, хотя они тесно связаны друг с другом, а также во многих случаях ещё реально не оформлены нашей наукой.

Если же мы обратимся не к объектам, а к процессам географической природы, формирующим структуру этих объектов, то есть, не к статической, но к **динамической географии растений** (даже в том более узком смысле, который придавали ей Клинтон Харт Меррием и А.П. Ильинский), то мы увидим ещё большее разнообразие, столь же достойное специального изучения. Это и **динамика ареалов, расселение растений, вымирание видов, динамика сообществ в пространстве и времени, динамика флор, а также типов растительности, комплексов растительности любой размерности.**

Я хотел бы обратить внимание на ещё одну проблему, рассматривавшуюся в трудах наиболее крупных ботанико-географов и теснейшим образом связующую ботаническую географию с биологическим циклом наук; прежде всего с филогенетической систематикой растений. **Это проблема географизма эволюции организмов, географических факторов эволюции.**

В основном сочинении Ч. Дарвина, преобразившем биологию, да и не только её, «Происхождение видов путём естественного отбора» две главы были посвящены географическим свидетельствам эволюции и гипотезам, объясняющим феномен эволюции при географической (островной) изоляции. Практически сразу вслед за Ч. Дарвином, М. Вагнер создал теорию миграции, объясняющую эволюцию видов, в том числе, и даже особенно, причинами сугубо географическими. Именно на основе этих разработок, а также трудов крупнейших австрийских и русских ботанико-географов и систематиков (А. Кернер, Р. Ветшттейн, К.И. Максимович, С.И. Коржинский, В.Л. Комаров) был создан **основной метод систематики растений — морфолого-географический (или морфолого-эколого-географический)**, суть которого в признании выдающейся роли географических факторов в эволюции (видообразовании), а основной афоризм — **«Вид есть морфологическая система, помноженная на географическую определённость».**

Последующее развитие популяционной генетики, а затем и «молекулярной биологии» в широком смысле привело к созданию син-

тетической теории эволюции, практически отбросившей представления о важности географических факторов эволюции и, вообще, о реальных условиях эволюционного процесса, идущего в природе, т.е. в ценозах, на определённых территориях с весьма определённой, по составу ограниченной биотой. Те факторы, которые канализируют, ограничивают реальный процесс эволюции именно в природе, изучаться практически перестали. И замечательные идеи выдающегося генетика и ботанико-географа Н.И. Вавилова об ограниченной и упорядоченной морфологической эволюции и роли географических факторов в этом процессе также были затёрты эпигонами-последователями и не поняты следующими поколениями генетиков и молекулярных биологов. Только география растений хранит до поры факты и гипотезы, прямо касающиеся реального (а не «пробирочного») процесса эволюции, которая и привела к тому разнообразию форм жизни (а не продуктов её, которые может использовать человек) на Земле. Собрать их, привести в систему новых воззрений — одна из важнейших задач новых поколений ботанико-географов.

Но если мы изучаем всё многообразие географических явлений и процессов, свойственных растительному покрову, мы не можем не изучать ботанико-географические последствия деятельности человека. Ныне становятся расхожею истиной слова одного из величайших учёных, когда-либо работавших в стенах Петербургского университета, В.И. Вернадского — «человек становится геологическим фактором». Ботанико-географическим же фактором человек (разумеется — человечество) стал уже давно, едва ли не с зари его истории, ныне же **человечество, безусловно, является и фактором эволюции (в том числе и растений)**. Воздействие человека на растительный покров, прежде всего, выражается в бессознательном и сознательном распространении растений на расстояния, ранее недоступные для их диаспор, в ограничении и разрушении ареалов растений (вплоть до полного уничтожения видов), в уничтожении ценозов и разрушении сукцессионных рядов, в полном освобождении территорий от растительности и одновременно освобождении их для нового заселения в иных условиях, вплоть до техногенно-преобразованных ландшафтов, которых в природе не существовало (и даже аналогов им не было). Ещё раз повторяю, что значительная часть этих процессов началась уже давно (тысячелетия и более). На огромных площадях суши не только невозможно отыскать ненарушенного участка растительности,

но и сколько-нибудь близкая к естественной растительности, развивающаяся естественным путём — отсутствует. Она заменена культурными угодьями, биоценозами особого рода, ранее не существовавшими. Для огромного числа видов растений резкое уменьшение численности особей в популяциях и превращение некогда цельных ареалов в разорванные (перфорация или дробление ареалов) не могло не включить процессы дрейфа генов и, следовательно, ускорить микроэволюционные преобразования, которые, однако, происходят на фоне уничтожения ценозов и, следовательно — при иных нормах естественного отбора (если его так можно ныне называть...).

Совершенно особым родом человеческой деятельности стала массовая интродукция растений, в том числе и стихийная, идущая в условиях непосредственной близости к природным ценозам. Интродукция не только резко расширила видовой состав растений, используемых с той или иной целью человеком, но во многих случаях привела к образованию вторичных ареалов растений и натурализации ряда экзотов в ценозах или на нарушенных участках разных территорий. Конечно, процессы эти изучаются ботанико-географами и флористами, но пока и недостаточно, и односторонне (скорее, статистически-регистрационно и классификаторски, нежели как закономерный в данных условиях процесс). Менее изученными, чем это можно было бы ожидать при почти вековой деятельности крупной сети ботанических садов в стране, остаются процессы ступенчатой акклиматизации (в сущности, современной микроэволюции) интродуцентов и спонтанной гибридизации видов в ботанических садах и их окрестностях.

А между тем, они далеко не безынтересны для теории ботанической географии, а во многом случае и для практики селекции. Вся же совокупность фактов, свидетельствующих о деятельности человека, как географической стихийной силы и фактора эволюции, безусловно, должна стать одним из оснований теории охраны природы (созологии), чего пока мы не наблюдаем.

Обозрение предмета исследований географии растений неминуемо приводит нас к заключению о подлинно пограничном характере этой науки, и о тесной связи её как с различными дисциплинами биологии и геонимии (науки о Земле, включая и геологию и географию), так и с такой метадисциплиной (совокупностью научных представлений) — как экология, ныне понимаемой чрезвычайно широко.

Но, конечно, наиболее тесны связи фитогеографии с систематикой и филогией растений, обобщающими данные других ботанических дисциплин, с экологией растений и фитоценологией, которые частично обобщают и данные других наук экологического цикла, а также с палеобиологией и палеогеографией и частными дисциплинами географии. С систематикой и филогией растений, а также с фитоценологией, география растений тесно связана объектами изучения — видами и фитоценозами, отличаясь от этих дисциплин методами исследования, преимущественно географическими. Да и изучение флор в основе своей систематическое и фитоценологическое исследование видового состава растений и состава фитоценозов, обитающих на той или иной территории. Однако здесь мы употребляем различные географические методики для ограничения объектов изучения, а кроме того, сопоставляем при сравнительном анализе объекты, различным образом расположенные в пространстве и прослеживаем закономерности их изменений в пространстве. С науками экологического цикла география растений связана прежде всего через экологию растений, без знания которой зачастую невозможно ни объяснить форму и структуру ареалов видов, ни тем более динамику ареалов. Наконец, с палеобиологией и палеогеографией география растений связана, прежде всего, при изучении истории формирования ареалов и флор, а с частными географическими дисциплинами — при объяснении границ ареалов.

Связи между многими вышеупомянутыми дисциплинами настолько тесны, что работа биогеографа в ряде разделов, в сущности, совпадает с тем, что делают специалисты по другим дисциплинам как биологического, так и географического (геономического) циклов наук. Меняются лишь задачи (и отчасти методики) исследования. Так, ареалы видов изучают и систематики растений, и флористы-биогеографы, причём одними и теми же методами. И лишь детальность изучения структуры и границ ареала может быть выше у флориста. Подобным же образом и систематик, и флорист вынуждены заниматься выяснением истории того или иного таксона во флоре Земли. Систематик, конечно, пытается прояснить филогенез таксона путём значительно более детального его изучения вкупе с родственными, используя многообразные морфологические, анатомические и биосистематические методики. Флорист обычно ведёт не столь деятельное исследование морфологии, но он глубже познаёт экологию и

фитоценологию видов, а также имеет возможность сопоставлять филогенез различных, далеко не родственных таксонов, представленных в тех или иных флорах в едином по экологии, фитоценологии и географии комплексе.

Довольно долго шла полемика о границах таких дисциплин, как география растений и фитоценология. Дело в том, что в большинстве более старых курсов географии растений непременно присутствовал раздел экологической географии растений, частично совпадавший с экологией растений, а также раздел географии растительности. Оба эти раздела нередко назывались геоботаникой, но в то же время геоботаникой называлась и фитоценология. В настоящее время, когда собственно фитоценология — наука о растительных сообществах: их структура понимается значительно более узко, а методика её исследований, за исключением полевого описания фитоценозов и их первичной обработки — резко отлична от методики работ биогеографа. Различать эти дисциплины не представляет труда, а называть фитоценологию геоботаникой нет никакого резона, поскольку под последней всегда в первую очередь понималась география растительности, особенно комплексных единиц высокого ранга — зон, подзон, полос, поясов и т.д.

Тесная связь многих пограничных дисциплин с географией растений рельефно обрисовывается и при обозрении **методов географии растений**. Эта наука широко использует все важнейшие методы географии в целом — **картографический, описательно-географический** («страноведческий») и **метод районирования**, правда, применительно к ботаническим объектам. Картирование, прежде всего, применяется при изучении ареалов видов, а также географии формаций и типов растительности. Картографически оформляются и результаты районирования по ботаническим объектам. Описательно-географический метод широко используется при характеристике флор и выделов районирования. Методика же районирования по ботаническим объектам во многом совпадает с методиками частного районирования по климатическим, гидрологическим показателям. Ботаническая география широко использует сравнительно-географический метод при изучении однотипных явлений (ареалов, флор), но особенностью её, тесно сближающей, прежде всего с зоогеографией, является применение статистических методов сравнения (в первую очередь, при анализе флор).

От наук же биологического цикла география растений получает два важнейших метода анализа и синтеза явлений и идей — **исторический** (или историко-генетический) и **экологический** (или казуально(причинно)-экологический). Применение этих методов исследования в фитогеографии настолько многообразно, и я бы сказал даже — обязательно при рассмотрении любого явления, что вполне прав А.И. Толмачёв, называя один из них — исторический — принципом. В сущности же, исторический метод в фитогеографии не может применяться иначе как в экологической интерпретации изменений условий среды обитания объектов фитогеографии во времени, вызывающих изменения объектов, тем более существенные, чем сильнее изменения среды и чем продолжительней время. В то же время, и экологический метод, особенно в части анализа явлений, — не может применяться иначе, чем с учётом изменений истории взаимоотношений растений (и элементов растительного покрова) и среды их обитания. Оба этих метода свойственны и зоогеографии, что даёт право многим учёным (в нашей стране, особенно школе А.Г. Воронова в Москве) считать, что и география растений и зоогеография представляют лишь две взаимосвязанные части единой науки — биогеографии.

Но география растений, в отличие от зоогеографии, по специфике своих объектов значительно видоизменяет экологический метод, подключая к нему и методы фитоценологического анализа (снабжённые к тому же общей теорией!).

Рассмотрение взаимосвязей географии растений с другими дисциплинами и её методов приводит нас к пониманию того, что возможны различные способы разделения данной науки на разделы. Так мы могли бы разделять географию растений по основным методам исследования на описательную, сравнительную, эколого-динамическую и историческую. (Так, собственно, и поступает большинство зоогеографов). Но — при изучении большинства объектов нашей науки нам приходится пользоваться всеми её методами в настолько тесной связи, что подобное разделение невозможно. Мы можем выделить основные разделы географии растений и по основным объектам изучения: популяционно-видовая фитогеография, ценотическая фитогеография, флористическая фитогеография. И это разделение, отражая системную организацию растительного покрова, полностью оправдано, но, в то же время, весьма условно, поскольку на более

высоком уровне организации мы должны использовать всю сумму данных, полученных при изучении объектов более низкого уровня организации. Вообще, расчленение любой науки, и особенно науки пограничной, на чётко ограниченные разделы, по-видимому, принципиально невозможно. Здесь, скорее, следует обратиться к логике развития самой науки и связанной с нею традиции. Традиционное же разделение географии растений не является строго выдержанным. Обычно выделяют флористическую, экологическую и историческую фитогеографию в разделе общей географии растений, и описание флористических царств и областей и основных типов растительности в частной географии растений. Но во многих учебных пособиях специально выделяется и раздел учения об ареале (хорология).

Мне кажется, что курс географии растений следует разделять на **учение об ареале** (хорологию), **основы географии растительности** (или геоботанику в узком смысле слова), **учение о флоре** (или флористику), **учение о флористическом или фитогеографическом районировании** (или флорографию) и **учение о флорогенезисе** (или флорогенетику). Это деление условно, но разделы эти реально оформлены в нашей науке и, как правило, изучаются разными специалистами.

Полный курс географии растений, который я читаю, очень большой. Он занимает полный семестр. В этом случае базисный курс составляют учение об ареале, основы географии растительности, вводная лекция к учению о флоре (а саму флористику — на следующий год в курсе «Местная флора») и фитогеографическое районирование. Учение же о генезисе флор («флорогенетика») — это курс для магистрантов и аспирантов.

Именно все эти разделы, составленные по моему оригинальному курсу, и содержит настоящий учебник, который, надеюсь, будет полезен и в дальнейшем.

Несколько замечаний об учебниках и учебных пособиях по географии растений. И русская, и зарубежная литература учебного плана весьма богаты, но далеко не полностью охватывают курс географии растений. Кроме того, они перенасыщены экологическими разделами, к нашей науке не имеющими отношения. Поэтому, как правило, для представлений о достижениях географии растений в разных её разделах пригодны различные учебники и пособия.

При изучении ареалов (хорологии видов) возможно использовать учебник А.И. Толмачёва «Введение в географию растений» (1974),

соответствующий раздел старого издания учебника В.В. Алёхина «География растений» (1944) и главы сводки Е.В. Вульфа «Введение в историческую географию растений» (1933).

При изучении основ географии растительности в какой-то мере может помочь пособие Л.В. Шумиловой «Фитогеография» (1979), 3-я часть которого и представляет краткий очерк этого раздела, а также перевод книги И. Шмитхюзена «Общая география растительности» (1966) и сводка Г. Вальтера (она многотомная). Более лёгкая (популярная) книга немецких ботаников во главе с Францем Фукареком «Растительный мир Земли» (1982). Эту книгу и следует почитать любому студенту-ботанику, хотя кое-чего из моих лекций там не будет. Не рекомендую использовать учебники В.В. Алёхина после 1944 г., главным образом переделанные учениками, и О.Е. Агаханянца (1986), а также В.Г. Хржановского с соавторами.

При изучении флористики исчерпывающим вводным очерком может служить раздел учения о флорах учебника А.И. Толмачёва (1974).

Учение о флорогенезисе не отражено ни в одном из учебных пособий в достаточно полной форме, хотя полезно прочитать полностью соответствующие разделы сводки Е.В. Вульфа (1933), а также работу М.Г. Попова «Основы флорогенетики».

Учение о флористическом районировании Земли во многом перекрывается прекрасным справочным пособием А.Л. Тахтаджяна «Флористические области Земли» (1978), хотя изложение здесь весьма краткое, и, пожалуй, перенасыщено названиями растений. Для более лёгкого чтения можно порекомендовать пособие Л.В. Шумиловой «Фитогеография», а также пособия «Биогеография мира». О некоторых других источниках информации мы поговорим в следующих разделах курса.

К истории развития географии растений

География растений, как наука, оформилась уже достаточно давно, едва ли не первой среди пограничных наук, а начатки ботанико-географических знаний вообще восходят ещё к науке Эллады. Если же считать, что флористика в полном её объёме составляет раздел географии растений (а я считаю так), то мы должны признать,

что это едва ли не древнейшая из ботанических дисциплин. Максимально приближенная к природе, связанная с путешествиями в неизведанные земли и замечательными открытиями и находками удивительных растений, флористика и география растений в целом привлекла огромное число исследователей, среди которых были и скромные собиратели локальных флор в различных частях Земли, и блестящие энциклопедически образованные умы, ведущие учёные в различные периоды развития ботаники. Естественно, что историю этой науки, богатой на личности, можно было бы изложить и достаточно подробно, и она того заслуживает, но — в данном курсе сделать это невозможно. Мы должны ограничиться скорее лишь некоторой периодизацией, выделением некоторых вех в этой истории, упоминанием крупнейших имён.

Уже в первом ботаническом сочинении, дошедшем до нас — в книге Феофраста (Теофраста) «Исследование о растениях» (конец IV в. до н. э.) немало сведений о растениях заморских стран, которые автор сравнивает с растениями Эллады. И в дальнейшем многочисленные ботанические (т.е. флористические) труды открывали все большие различия в составе растений разных территорий Земли.

На рубеже же XVIII и XIX столетий мы вправе сказать и об оформлении географии растений как самостоятельной науки. Крупнейший ботаник конца XVIII века Карл Вильденов в курсе «Учение о травах» («Krauterkunde») изложил известные ему данные о распространении растений в связи с особенностями климата и орографии в разных районах Европы (и Земного шара) и поставил вопрос об истории растительного мира в зависимости от изменений очертаний суши и климатических факторов во времени (он и назвал раздел ботаники, изучающий распространение растений — историей растений). Его ученик — выдающийся географ очень широкого профиля Александр фон Гумбольдт в начале XIX века опубликовал на французском и немецком языках «Идеи о географии растений», где вполне очертил круг задач тех наук, которые мы сейчас называем географией растений и экологией растений, а в «Картинах природы» дал яркие образы растительного мира многих экзотических уголков Земли (особенно Южной Америки, Канарских островов и т.д.). Вскоре появился и первый учебник собственно географии растений датчанина Й. Скоу (J. Schow) «Основы общей географии растений» (1822), где, кроме обсуждения связей растительного мира с условиями сре-

ды в тех или иных странах, впервые обсуждаются вопросы сравнения флор и даётся первое деление растительного покрова Земли на царства.

В середине же XIX века выходит замечательная сводка также крупнейшего в то время ботаника Альфонса Декандоля «Фундаментальная география растений» (*Géographie botanique raisonnée*) (1855). В ней специально рассмотрены основы учения об ареалах (и выделены основные закономерности их размеров и очертаний), учения о сравнении состава флор разных территорий, вопросы влияния человека на распространение растений. Декандоль понимал и то, что в случае невозможности объяснения распространения растений современными климатическими условиями, следует пытаться восстановить условия прошлых эпох (правда, далее этого он не пошёл).

Как было сказано выше, трудами Ч. Дарвина, начиная с «Происхождения видов» (1859), была преобразована вся биологическая наука, а две главы этого сочинения прямо посвящены географическим свидетельствам эволюции организмов. Но Ч. Дарвин писал их далеко не на пустом месте, и в оформлении этих данных следовал, прежде всего, за выдающимися ботанико-географами, с которыми он постоянно общался. Это и Эдвард Форбс, ещё в 1846 г. опубликовавший работу об истории флоры и фауны Британских островов, но, прежде всего, это Джозеф Долтон Гукер-младший, выдающийся ботанико-географ, давший первые сводки по флорам Индии, Австралии, Новой Зеландии, Азорских островов и Галапагосского архипелага, а также разработавший представления об истории растительности этих стран в результате географических преобразований суши и океана в прошлые периоды Земли. Именно Д. Гукеру следовали и многие выдающиеся ботанико-географы разных стран, основавшие собственные научные школы.

Вторая же половина XIX века была для географии растений, прежде всего, временем оформления крупных интернациональных (но связанных с господствующим научным языком) и национальных школ. Наиболее мощной из этих школ была, безусловно, немецкоязычная школа. В ней различались с самого начала отдельные направления, выдвинувшие своих выдающихся представителей и свои проблемы. Так мощно заявила о себе австрийская ветвь географии растений, особенностью которой рано стали тщательный анализ экологии (местообитаний и климата) и состава сообществ растений. Её

выдающиеся представители Антон Кернер и Генрих Рудольф Август Гризебах создали выдающиеся сводки «Жизнь растений» и «Растительность земного шара» (1872), а А. Кернер вместе с Рудольфом Веттштейном заложили и начала морфолого-географического метода систематики растений.

Мориц Вагнер в работе «Теория Дарвина и закон миграции организмов» (1868) в дополнение к представлениям Ч. Дарвина об эволюции организмов рассмотрел расселение организмов, в том числе растений, и обратил внимание на выдающуюся роль изоляции растений при их расселении, явно ускоряющей обособление новых видов. Предположив, что в прошлом в связи с частыми изменениями распределения суши и морей, условий для резкой изоляции было ещё больше, Вагнер посчитал миграцию организмов и их изоляцию — основными факторами эволюции. Работа М. Вагнера вызвала значительную критику и весьма способствовала развитию теории географии растений.

Мощнейшей ветвью в немецкоязычной школе стала восточногерманская, возглавлявшаяся длительное время Адольфом Энглером. Крупнейший ботаник-систематик, создатель новой системы цветковых растений и капитальных сводок «Естественная система растений», «Царство растений», он был и выдающимся ботанико-географом, знатоком растительности Африки. Вокруг систематических сводок и сводок по географии растений («Растительность Земли») он сплотил большой коллектив ботаников, среди которых были и другие выдающиеся ботанико-географы. Сам же Энглер в историю географии растений вошёл не только как автор и вдохновитель описания растительности Земли, но и как автор сочинения «Опыт истории развития растительного мира (в первую очередь — флористических областей) с третичного периода» (1878, 1882). Это первое изложение основ исторической географии растений (истории флор) на базе как анализа палеоботанических, так и ботанико-географических данных. В то же время это и первый опыт разделения территории Земли на флористические области с учётом генетических элементов, слагающих флоры. Из сотрудничавших с Энглером выдающихся ботанико-географов следует, прежде всего, выделить Оскара Друде, автора учебника «Курс ботанической географии» (1890), в котором дана оригинальная система разделения Земли на ботанико-географические регионы, более дробная, чем у Энглера (и описание этих

регионов, чего у Энглера, строго говоря, не было). Из учеников и сотрудников Энглера отметим и Карла Рейхе, заложившего основы ботанической географии Анд, Рудольфа Марлота, давшего замечательное описание растительного мира юга Африки, а также Людвига Дильса, открывшего крупнейший рефугиум голарктической флоры на юго-западе Китая, работавшего также по флорам Австралии, Африки и написавшего краткий учебник «Ботаническая география» (1908). В датской ветви школы также были выдвинуты крупные ботанико-географы Э. Варминг и К. Раункиер. Первый из них написал ещё в конце века очень популярную сводку «Ойкологическая география растений, или распределение растений в зависимости от внешних условий» (1895), а второй разработал основы статистического анализа состава жизненных форм во флорах.

В дальнейшем немецкоязычная география растений развивалась очень многогранно. В ней зародилось, в частности, направление географии растений и общей экологии, связанное с изучением эколого-физиологических характеристик растений. Его создал А. Шимпер, издавший в 1898 г. сводку «География растений на физиологической основе», выдержавшую 3 издания. В Германии была создана и одна из деятельных и авторитетных школ биоклиматологии, объединившей изучение особенностей климата крупных регионов Земли с изучением биогеографических явлений и созданием на этой основе рациональных систем хозяйствования — это «Боннская школа К. Тролля», выдвинувшая таких видных ботанико-географов как Й. Шмитхюзен, автор сводки «Общая география растительности» (2 издания), Г. Швейнфурт. Очень сильно развивалась в немецкоязычной среде и хорология растений, теоретические основы которой были заложены в работах Г. Вальтера, О. Шварца, В. Ротмалера, а крупнейшее начинание — «Атлас ареалов растений средневропейской флоры» было выполнено под руководством Х. Мойзеля, Р. Шуберта и Э. Егера. Следует упомянуть также ботанико-географические работы Г. Гамса, Р. Шарфеттера. В послевоенное время особенно активно проявил себя Г. Вальтер, создавший новейшую сводку «Растительность земного шара» и активно участвовавший в возобновлении издания трудов серии «Растительность Земли». Немецкоязычная школа сильно влияла на развитие ботанической географии в славянских странах Европы и в Прибалтике. Крупнейшие ботанико-географы этих стран, как правило, вполне совмещали достижения немец-

коязычной школы и русской ботанической географии. Из наиболее крупных имён здесь следует упомянуть С. Кульчинского и В. Шафера в Польше, К. Домина и Й. Подперу в Чехословакии, И. Панчича в Югославии, Н. Стоянова и Б. Китанова в Болгарии, К. Регеля в Литве.

Второй крупной школой ботанической географии является англо-американская, выдвинувшая ряд выдающихся ботанико-географов. Основателем был, конечно, Джозеф Долтон Гукер-младший. В XIX веке и в начале XX века виднейшими её представителями стали американцы Аса Грей, Мерритт Фернальд, Фредерик Клементс. Аса Грей впервые показал замечательное сходство восточно-североамериканских флор на севере — с европейскими, а на юге флор Восточной (Атлантической) Америки и западной части Северной Америки с флорой Восточной Азии, выдвинув теорию аркто-третичной (у полюса), общей для Голарктики исходной флоры. М. Фернальд — один из активнейших исследователей флоры побережий восточной части Северной Америки и её Арктического Севера, автор гипотезы о выживании на «нунатаках». Наконец, Ф. Клементс — один из величайших фитоценологов мира, автор учения о динамике растительности и её вековых сменах, и, несомненно, лучший знаток растительности Северной Америки вплоть до середины XX века.

Англо-американская школа выдвинула ещё целый ряд оригинальных теоретиков. Это Джо Виллис — создатель теории «ареал и возраст» и один из отцов современной динамической биогеографии, Рональд Гуд — автор «теории толерантности» и наиболее популярной сводки по географии растений (выдержавшей с 1947 г. 4 издания), Хью Мейсон, разработавший основы анализа флор, Стэнли Кэйн, также написавший один из популярных учебников по географии растений («Основы географии растений», 1944) и разработавший теорию вида. Из крупных ботанико-географов, создавших региональные ботанико-географические сводки особо можно выделить Уильяма Таррела, написавшего замечательную работу по анализу флор Балкан, великого «охотника за растениями» Ф. Кингдон-Уорда, впервые описавшего растительный мир гор Южного Тибета, юго-восточных отрогов Гималаев и Сино-Бирманских Альп, а из более поздних ботанико-географов Роберта Торна (Америка, Новая Каледония, Океания), Ф. Фосберга (Океания), а также крупнейшего палеоботаника Д. Аксельрода, совместно с ботаником П. Рейвеном выдвинувшего

новые представления о значении третичной мадрейской флоры в истории флор и, в частности, истории флоры Северной Америки.

Из англичан необходимо упомянуть ещё крупнейшего флориста и автора оригинальной системы Джона Хатчинсона, а из американских ботаников — столь же многосторонних учёных Артура Кронквиста и Питера Рейвена.

После А. Декандоля во франкоязычных странах, несмотря на замечательные флористические традиции, долго не было сколько-нибудь самостоятельной школы ботанической географии. Таковая появляется лишь в начале XX века, причём, прежде всего, в лице биогеографов, работавших в колониях (А. Перрье-де-ла-Бати на Мадагаскаре, А. Гильомен в Океании, Р. Мэр в Северной Африке). Но уже в начале века во Франции появляется оригинальная школа био-климатологии, а затем и теоретической биогеографии и климатологии (Антуан Шевалье, Анри Госсан, Луи Эмберже, Пьер Кезель, Анри Обревиль, Поль Легри и др.). Здесь создаются оригинальные учебники (Шевалье и Кэно, Ан. Хайо, Ж. Леме). Исключительно плодотворно работает и группа учеников Р. Мэра в Северной Африке (П. Озенда, П. Кезель, Т. Моно и др.). Один из оригинальных курсов биогеографии на английском языке был создан во франкоязычной Канаде (Пьер Дансеро).

Совершенно особой фигурой в мировой географии растений является Леон Круаза, соединивший в своём лице франкоязычную и англоязычную школы, и создавший колоссальную серию сводок по биогеографии (крупнейшие из них «Биогеография тропических стран восточнее Суэца — Мадагаскара», «Общее введение в биогеографию Африки», «Очерки общей биогеографии, в частности Малезии», «Курс фитогеографии» и «Пан-биогеография» в трёх частях). Полиглот, способный систематик и биогеограф, объездивший многие районы мира, Л. Круаза одним из первых пришёл к необходимости синтеза данных ботанической географии и зоогеографии и крайне оригинально его осуществил.

Отдельную школу представляют крупные ботанико-географы и фитоценологи Швейцарии, давшие целую серию сводок по растительности земного шара (Э. Рюбель), Европы и Средиземноморских стран (Ж. Браун-Бланке, М. Рикли, Э. Шмид), а также серию теоретических работ по закономерностям высотно-поясного распределения растительности.

Среди голландских ботанико-географов следует особо отметить К. Ван Стеениса, заложившего основы ботанической географии Малезии, и специально исследовавшего вопросы влияния величины горных массивов на распределение флоры и растительности.

Весьма весом вклад в теорию и методику ботанической географии скандинавских ботаников. Труды Натгорста, Андерсона (и датчанина Стеенструпа) были исследованы многочисленные остатки растений в торфяниках, и создана основа анализа растительности Севера Европы в период после оледенения. А. Блютт и Р. Сернандер, по более полным данным (включающим и палинологические), создали стратиграфическую шкалу изменений, охватывающую весь ледниковый и постледниковый периоды. Финский учёный А. Пальмгрен, изучая растительный покров Аландского архипелага, впервые поставил вопрос о случайности, как факторе распределения растений на ограниченных территориях. Скандинавские ботанико-географы нередко работали на территориях, далеких от Скандинавии, и впервые давали их ботанико-географические описания. Так О. Хэгберг создал замечательную серию работ по высокогорным флорам Африки, Е. Христоферсон и К. Скоттсберг — по островам южной части Атлантики и востока Океании. Но едва ли не крупнейшим ботанико-географом Скандинавии стал Э. Хультен, автор флор Камчатки, Аляски и Алеутских островов и создатель ряда атласов ареалов растений северных стран. Э. Хультен создал весьма интересные классификации ареалов растений Севера, отражающие черты их генезиса и общую экологическую активность.

Особенности развития географии растений в России и СССР

Данные по своеобразию распространения растений на огромных пространствах России начали накапливаться уже давно. Ещё в XVII веке ссыльный серб Крижанич отметил отличие растительности и животного мира в Европейской России и в Сибири. Учёные академических экспедиций, организованных ещё Петром I, и, прежде всего, ботаники И. Амман, И.Г. Гмелин, П.С. Паллас дали замечательные описания растений различных районов России от Приазовских и Прикаспийских стран до Даурии. Но собственно становление русской школы географии растений произошло в середине XIX века.

Русская школа возникла, в сущности, из двух источников. Конечно, основным была немецкоязычная школа, то есть традиции Вильдена — Гумбольдта, но не меньшее значение имело и влияние А. Декандоля. Декандоль состоял в длительной переписке, обменивался растениями и книгами с великим русским ботаником-систематиком Н.С. Турчаниновым и с Х. Стевенем — крупнейшим финским ботаником, состоящим на русской службе. И именно в сочинениях Н.С. Турчанинова и появились первые собственно ботанико-географические разделы (обзор флоры и её статистика ещё в самом начале работы над «Байкало-даурской флорой» (1838, 1842)). Почти одновременно подобные разделы появились и у К.Ф. Ледебура в его классической «Flora Rossica» (1841), у К.А. Мейера (1844), у К. Клауса в его сочинении «Флоры местные приволжских стран» (1851). В последнем сочинении был уже дан и сравнительный анализ двух локальных флор. На развитие ботанической географии в России сильно повлияли начавшиеся систематические исследования в Арктике (А.И. Шренк, Ф.И. Рупрехт), на севере Сибири (А.Ф. Миддендорф) и в Средней Азии (А.А. Бунге, И.Г. Борщов). В сущности, уже в трудах А.Ф. Миддендорфа (1848) по описанию Сибири, Ф.И. Рупрехта — «Геоботаническое исследование чернозёма» (1854, 1866) и И.Г. Борщова «Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края» (1865) мы видим настоящие ботанико-географические сочинения, разработку не частных, но общих проблем.

Так, Миддендорф первый обратил внимание на то, что в Сибири смены растительности идут иначе, чем в Европе, Рупрехт решил вопрос о взаимоотношениях почвы и растительности, Борщов сравнивает и районирует территории не только по составу видов, но и по растительным группировкам, господствующим на тех или иных пространствах.

Огромный вклад в ботаническую географию внесли исследования А.А. Бунге по географии различных групп растений (родов *Acantholimon*, *Cousinia*, семейства *Chenopodiaceae*). Они, в частности, были широко использованы А. Энглером. Колоссальные материалы для познания растительного мира Восточной Азии были получены при полевых работах К.И. Максимовича в Японии, и затем в его обработках флор Северного Китая, Монголии и страны Тангутов. Все это не могло не сказаться на быстром росте ботанико-географических школ.

Первая школа возникла в Петербурге, и отцом её мы считаем А.Н. Бекетова. Он был весьма многосторонним ботаником — морфологом, систематиком, флористом («Об архангельской флоре», «Екатеринославская флора») и тем, кого мы сейчас называем — геоботаником. Но, по существу, Петербургская школа должна вести своё начало от выдающегося географа Петра Петровича Семёнова (Тянь-Шанского), который был по образованию ботаник (магистерская диссертация — «Придонская флора», 1851), и от крупного ботаника-флориста Рудольфа Эрнестовича Траутфеттера (в 1851 г. опубликовавшего первый опыт ботанико-географического разделения Европейской России — «О растительно-географических округах Европейской России»). Петербургская школа — школа преимущественно сравнительно-флористическая, хотя и с большим интересом к описанию сообществ, что отразилось и в работах А.Н. Бекетова, особенно в его учебнике «География растений» (1890). К этой школе принадлежат А.Н. Краснов, Н.И. Кузнецов, В.Л. Комаров, Г.И. Танфильев, Х.Я. Гоби, В.Н. Аггеев и др. Они-то, в основном, и составили её славу.

А.Н. Краснов — это первый русский профессор географии, один из отцов теории «автохтонного развития флор», знаток растительного мира степей России, Америки, а также флор Восточной Азии, основатель Батумского ботанического сада. Н.И. Кузнецов — выдающийся ботанико-географ, основатель «*Flora Caucasica — critica*» и школы систематиков и ботанико-географов, возникшей вокруг этого издания (из них виднейшие — Н.А. Буш, Е.В. Вульф, Я.И. Медведев, А.А. Гроссгейм). Наконец, В.Л. Комаров — вообще один из крупнейших ботаников и организаторов ботаники в России, а затем в СССР.

Примерно в то же время возникла и вторая наша школа — Восточная (или Казанская). Её истоки отчасти иные. Это работы географов и биологов, связанных с Казанью и Оренбургом — центрами освоения восточных территорий. Виднейшие её деятели — П.Н. Крылов, С.И. Коржинский, А.Я. Гордягин, И.И. Спрыгин и их ученики. В этой школе активно развивались собственно географо-ботанические (геоботанические) идеи — взаимодействие растительного покрова с косной средой и почвой, динамика растительности, история флор. Важной фигурой в ботанической географии стал и Д.И. Литвинов, вначале особенно тесно связанный с московскими биологами, но затем работавший в Санкт-Петербурге. На юге России

такую же роль сыграл Г.И. Танфильев. Именно этим учёным наша ботаническая география обязана своим расцветом.

В самом же начале XX века началась деятельность ещё двух крупнейших ботанико-географов, по существу синтезировавших подходы обеих школ и в то же время выдвинувших целый ряд новых идей, прежде всего в исторической биогеографии — И.М. Крашенинникова и М.Г. Попова. Первый из них разработал учение о сменах растительности в связи с циклическими сменами ландшафтов и выдвинул гипотезу о «плейстоценовой лесостепи» сибирского образца, игравшей особую роль в становлении флор эрратических областей Восточной Европы. Второй — показал особое своеобразие Средней Азии и Кашгарии, как части Центральной Азии, и обсудил их место в общем ботанико-географическом районировании Голарктики, дал первый очерк истории флоры Средней Азии и начал разрабатывать основы новой науки — флорогенетики, которая, будучи частью ботанической географии, строилась им, главным образом, на основании монографического исследования таксонов, слагающих флоры. При их активном участии возникли центры ботанико-географических работ в Средней Азии (в их становлении большую роль сыграли также ботаник-флорист и систематик Б.А. Федченко и геоботаник Р.И. Аболин).

20–30-е годы XX столетия в СССР характеризовались исключительно мощным подъёмом прикладной ботанической науки, начавшей плановое изучение всех растительных ресурсов страны и широкое освоение новых культур земледелия. Во главе всех этих работ встал Н.И. Вавилов — ещё один крупнейший ботанико-географ и крупнейший русский генетик. Как ботанико-географ Вавилов более всего известен учением о географических центрах видообразования или «генцентрах» происхождения культурных растений. Но огромной заслугой Н.И. Вавилова было привлечение к работам по растительным ресурсам многих крупных (и менее крупных) ботаников, в том числе и ботанико-географов, причём, на разработку и теоретических проблем. Так, с Вавиловым сотрудничали и И.М. Крашенинников, и М.Г. Попов, и Е.В. Вульф, и А.П. Ильинский, и Р.И. Аболин, и А.А. Гроссгейм с их учениками. Н.И. Вавилов был инициатором создания серии учебных пособий — трилогии Е.В. Вульфа «Введение в историческую географию растений», «География растений», «Историческая география растений: история флор земного шара», а также

сводок В.П. Малеева «Теоретические основы акклиматизации растений» и А.П. Ильинского «Растительность земного шара».

Эти работы сыграли исключительную роль в подготовке новых поколений ботанико-географов. Вообще именно в это время были созданы основы нашей учебной литературы. Надо отметить профессора Московского университета В.В. Алёхина (Курс ботанической географии (совместно с Г. Вальтером); География растений; Растительность СССР в основных зонах), и в дальнейшем Н.В. Павлова (Ботаническая география СССР; Ботаническая география зарубежных стран).

В 20-е годы начала развиваться и советская школа ботанической картографии, в становлении которой выдающуюся роль сыграли Н.И. Кузнецов, Е.М. Лавренко и В.Б. Сочава. Такие её достижения, как карты растительности Европейской части СССР, карта растительности СССР в масштабе 1:4 000 000, карта геоботанического районирования СССР и соответствующие сводки с описанием выделов карт, а также серии карт для «ФГАМ» и «Атласа мира» вызвали исключительный интерес за рубежом и немало способствовали развитию географии растений, да и физической географии в СССР.

Из важнейших теоретических работ более позднего периода следует упомянуть о посмертной публикации ряда важнейших работ М.Г. Попова и, в первую очередь, трудов «Основы флорогенетики», «Особенности флоры советского Дальнего Востока в сравнении с европейской», и т.д. Работы Ан.А. Фёдорова по истории флоры Кавказа возродили «автохтонную теорию» развития флор. Ряд важнейших работ по анализу флор и два учебника создал А.И. Толмачёв. Наконец, в 1978 г. вышла в свет не имеющая мировых аналогов работа А.Л. Тахтаджяна «Флористические области Земли» (переведённая на английский язык и ныне широко доступная всем ботаникам мира).

Если вкратце подвести некоторые важнейшие итоги развития русской и советской ботанической географии, то особо следует отметить то, что она открыла миру огромные и разнообразные по растительному покрову территории Арктики, Сибири, Урала, Средней и Центральной Азии, Дальнего Востока, в том числе Маньчжурии, Северо-Востока Китая, Кореи и Японии.

Именно русской школой наиболее точно и тонко были разработаны проблемы зональности и меридианальной зональности (секторности) (Комаров и Крылов, а далее — картографы школы Лавренко).

Эта школа наиболее полно изучила растительный мир степей, умеренных пустынь, и вообще аридных стран Древнего Средиземья. В ней наиболее полно был разработан и отражён в монументальной «Флоре СССР» морфолого-географический метод систематики растений. Наконец, и особенно в 70–90-е годы, здесь были выполнены самые передовые по теории и методам работы по сравнительной флористике, подобных которым в мире нет (вслед за А.И. Толмачёвым и М.Г. Поповым можно упомянуть в числе крупнейших их разработчиков — Б.А. Юрцева, Л.И. Малышева, В.М. Шмидта, Р.И. Гагнидзе и, наконец, автора данного пособия).

Глава 1. УЧЕНИЕ ОБ АРЕАЛЕ

(ареалогия, хорология, Arealkunde, Phytchorologie)

Понятие об ареале. Типы ареала.

Методы изучения ареала

Ареал — одно из основных понятий географии живого (биогеографии), и в том числе географии растений. В точном значении этого термина (ареал, aerea, Areal) мы понимаем, прежде всего, территорию (или акваторию), заселённую тем или иным **видом** растений или животных. Но вполне допустимо говорить и об ареале любого таксона растений (и животных) выше вида, а также об ареале синтаксонов растительности (от ассоциации до типов растительности). Поскольку точный смысл понятия «ареал» — это территория распространения, уточнения этого термина типа — «ареал распространения» или «ареал заселения» не нужны. Разумеется, в ботанической географии ареал всегда понимается и понимался не как что-то статическое, неизменное, но как динамическое явление, результат расселения вида, таксона или синтаксона, и объект, когда-то начавшийся и имеющий будущее, далеко не неизменный. Поскольку растительное сообщество (фитоценоз), как правило, объект индивидуальный и занимает обычно небольшое пространство, к пространству, занимаемому им, строго говоря, термин «ареал» неприменим, ведь границы сообщества далеко не всегда хорошо различимы в процессе описания (а не только при обобщении).

Чтобы изучать ареал, мы должны, прежде всего, изобразить его на карте (закартировать). Способы картирования ареала весьма различны. При небольших размерах ареала мы можем отобразить его на крупномасштабных картах, и даже на планах (т.е. в масштабах от 1:1 000 до 1:10 000–25 000), применив метод сплошного обследования территории, приближающейся, скажем к 100 км². Но при больших размерах это будет уже затруднительным, тем более что виды растений редко занимают абсолютно всю территорию любого размера (даже — небольшую). Чаще всего, к тому же, мы при изучении ареала пользуемся не только своими сборами (и наблюдениями), но и чужими, представленными в виде гербарных образцов (для синтаксонов — описаний других авторов). Мы наносим на карту все пун-

кты, где встречается тот или иной вид (или синтаксон), и получаем отображение ареала на карте в виде точек, то густо, то реже распределённых по карте. Это простейший (и исходный для всех других) способ отображения ареала — **точечный**. Мы можем соединить какие-то крайние точки на карте, отобразить некоторые пустоты внутри ареала и получить **контурное** изображение ареала.

Мы можем пойти и иным путём — карту любого масштаба мы можем разбить на определённые произвольные по величине (по площади), но смыкающиеся участки либо прямоугольной формы, либо — в виде плотно прилегающих кружков, и затем, выяснив, в каких из подобных выделов имеются сведения о наличии вида, а в каких нет, представить их на карте — это будет **сеточное** отображение ареала. Этот метод, при дополнительной проверке участков, где вид отсутствует, часто более нагляден, хотя границы пустот внутри ареала, да и по его периферии здесь могут быть менее точными (не плавными). Мы можем отобразить любым способом характер надёжности сведений о нахождении того или иного вида в любой точке, где вид известен (т.е. представлен ли он собственным материалом, или чужим гербарием, или лишь указанием в описаниях или литературе). Мы используем в этом случае различные обозначения — значки. Значками мы можем обозначить и различия в поведении вида по ареалу — разную экологию, разную встречаемость. Мы получаем в этом случае **значковую** систему отображения ареала. В тех же случаях, когда значки обозначают какие-то количественные характеристики (плотность особей вида в ареале на единицу площади и т.п.), мы можем получить **растровую** (масштабную) характеристику ареала. Типы картирования могут и сочетаться.

Изображение ареала одного и того же объекта может изменяться в зависимости от типа картирования и его содержания. Но наиболее важно то, что изображение ареала сильно меняется от масштаба картографической основы. В мелких масштабах карты растёт тенденция к изображению сплошных ареалов, в крупных — ареалы часто представлены состоящими из отдельных частей, контуров разной конфигурации, разделённых пустотами. Между тем цельность ареала — одна из важнейших его черт, определяющих типы ареала. Мы делим все ареалы, из двух–нескольких частей, разделённых участками территории, где объект отсутствует, прежде всего, вне зависимости от их формы — на **сплошные** (цельный контур без пустот) и **дизъюн-**

ктивные (разорванные, состоящие из нескольких частей). Разумеется, что есть и некоторые промежуточные типы. Именно с подобной характеристики мы начинаем любой анализ ареала.

Анализ ареала включает анализы характеристик формы, структуры и границ ареала. При этом мы всегда имеем в виду и возможности сравнительного анализа различных ареалов по этим показателям. Форма ареала, прежде всего, определяется его целостностью, а также формой границ ареала. При анализе целостности (или, напротив, дизъюнктивности, разорванности) ареала мы должны учитывать то, что вид редко заселяет всю территорию ареала сплошь, а приурочен к определённым типам местообитаний, урочищ и даже к определённым ландшафтам. Как определяется в этом случае — сплошной или дизъюнктивный ареал свойственен тому или иному объекту (виду, синтаксону)? Мы руководствуемся здесь правилом, что при сплошном ареале разрывы между отдельными местонахождениями вида (объекта) не могут быть большими, чем расстояния, доступные для распространения семян или других диаспор естественным путём. Эти расстояния у видов с различными способами доставки (расселения) диаспор различны, и не всегда хорошо изучены, но всё же они особенно велики у видов, распространяющихся с помощью воды, ветра, со специальными приспособлениями для расселения с помощью животных и т.д. Потенциально мы можем эти возможности оценить (хотя, может быть, с некоторым увеличением от реального). В случае если эти расстояния превышают подобные возможности (а тем более, скажем, в 2 раза) — ареал необходимо считать дизъюнктивным. Но при масштабах картоосновы, которыми мы часто пользуемся (обычно средних или мелких, от 1:500 000 и выше), любое сколько-нибудь визуально (на глаз) обособленное местонахождение — уже дизъюнкция (разрыв) ареала.

Анализируя границы ареала, следует, прежде всего, различать внешние и внутренние его границы. **Внешние границы ареала** — это контур, образованный наиболее удалёнными от центра местонахождениями вида (один или несколько контуров, строго говоря). **Внутренние границы ареала** — это границы районов (участков) ареала внутри этого контура, где вид фактически отсутствует. При характеристике формы ареала совершенно необходимо анализировать и те и другие границы, хотя ясно, что они имеют разный смысл, при этом внутренние — отражают также структуру ареала (т.е. либо

причины выпадения каких-либо популяций вида, либо невозможность для вида освоить какие-либо типы местообитаний).

Всё, что мы сейчас знаем о границах ареалов, свидетельствует о том, что их характер может быть обусловлен самыми разными причинами. Во-первых, часть границ ареалов обусловлены чисто физическими преградами (море, горы, крупные реки), т.е. — это **орографические** границы. Многие границы — **климатические**, и легко интерпретируются через сравнение с проходящими в тех или иных регионах изотермами средних годовых, месячных, максимальных и минимальных температур, изогиями — по суммам осадков, изохтоногиями — по сумме твёрдых осадков или высоте снежного покрова. Но ещё чаще и точнее совпадают границы ареалов с рубежами условных комплексных климатических показателей — индексами сухости, или аридности, соотносительными показателями температур и сумм твёрдых осадков и т.п. Наконец, границы могут быть обусловлены и эдафически (по характеру субстрата — пески, каменистые карбонатные или кислые материнские породы, типы почв и их реакция), а также через комплексные эдафические показатели (температурный и водный режим почв, водопроницаемость и т.д., связь водного режима и минерального состава). Но эдафические границы едва ли не наиболее трудно обоснуемые. Во-первых, они трудны для изучения из-за пестроты почвенных условий (структуры почвенного покрова), во-вторых, они наиболее часто приводят к достаточно спорным, а то и ошибочным результатам. Например, в районе Бадхыза в Туркменистане при совместной работе геологов и биологов была установлена тесная приуроченность распространения фисташки к районам развития наименее засоленных палеогеновых карбонатных пород. Был сделан, казалось бы, обоснованный вывод о кальцефильности фисташки. Однако анализ состава карбонатов почв, на которых обитает фисташка, подобной приуроченности не показал. Причина оказалась иной, и обнаружилась она при работах по водоносности коренных пород. Оказалось, что только в карбонатах, на которых росла фисташка, в условиях Бадхыза из-за мелко-трещиноватости пород создаются условия для дополнительной капиллярной подпитки корнеобитаемых слоёв почв, где растёт фисташка, и именно это дополнительное количество влаги в условиях жёсткого атмосферного водного режима (количество осадков не более 350 мм в год) и обеспечивает подобную приуроченность фисташки.

Большая группа причин, определяющих границы ареала, принадлежит к категории биотических, связанных не столько с природными факторами, сколько с взаимоотношениями живых организмов друг с другом. Это и ценоотические причины — связь тех или иных видов с определёнными типами фитоценозов, а также с конкурентными отношениями в этих ценозах. Это и факторы прямой конкуренции близкородственных видов в примерно одинаковых ценоотических и ландшафтных системах. Это и характер взаимоотношений растений и насекомых-опылителей или животных, распространяющих диаспоры. Многие орографические, климатические и эдафические факторы также влияют через взаимоотношения видов, а не прямо — в чистом виде. А, значит, по существу, определяют рубежи, которые не являются строго климатическо-природными рубежами. Наконец, возможно и вполне оправданно рассмотрение границ ареалов и как результат антропогенных воздействий — прежде всего, смены хозяйственно-культурных типов, границ этносов и т.д.

Мы должны при анализе границ ареалов вполне осознавать, что одни из факторов, например, климатические, орографические, прежде всего, определяют внешние границы ареала, а другие — зачастую и внутренние границы (и это чаще всего эдафические и биотические в чистом виде).

Мы различаем при этом собственно анализ формы ареала и его внутренних границ от анализа общей структуры ареала. При анализе структуры ареала мы, прежде всего, выделяем **эврихорные** (занимающие большое количество разнообразных территорий) и **стенохорные** (занимающие ограниченное число территорий, иногда лишь строго одну территорию) виды (и другие объекты). В последнее время различают ещё и различную структуру ареала (и поведения вида во флорах тех или иных территорий) в зависимости от поведения вида в ценозах. Виды, встречающиеся в самых различных ценозах и зачастую входящие в число эдификаторов, называются в этом случае — **активными**, а виды, приуроченные строго к одному типу ценозов, да к тому же чаще всего в качестве ассектаторов — **неактивными**. Поэтому, в случае различия в поведении одного и того же вида в ценозах на всём ареале этого вида, ту часть ареала, где вид выступает в качестве эдификатора, мы называем **ценоареалом вида** (и ценоареал практически всегда уже всего ареала, а некоторые

виды — как не имеющие роли эдификаторов в сообществах, так и вообще асоциальные — не имеют и ценоареала).

Мы знаем, что многие виды на Земле (абсолютное большинство) имеют небольшие ареалы, меньше не только площади всей суши, но и территорий отдельных континентов и субконтинентов. Виды, свойственные только той или иной территории, мы называем **эндемичными** (эндемиками). Однако для Земли в целом все виды — эндемичны (и, следовательно, это разделение весьма условно). По занимаемой площади можно выделять лишь небольшие (локальной размерности) **локальные, региональные и субглобальные** ареалы. Объекты эти далеко неравноценны, и в случае даже региональной размерности ареала изучение его структуры (а не формы границ) — уже очень трудоёмкая задача, оправданная, может быть, лишь в отношении объектов особой хозяйственной или социальной значимости.

Разумеется, что во многих случаях (и, прежде всего, на горных территориях) ареал реально представляет не только и не столько плоское пространство, но — некоторый объём, выражающийся и в определённых высотных (над уровнем моря) величинах. В принципе, вполне возможно и **представление о трёхмерном ареале** и даже сравнение объёмных изображений ареалов по широтно-долготным и высотным показателям. Однако для точных построений в этом случае требуется значительно больший объём работ, нежели для плоскостного изображения ареала и изучения крайних пределов распространения вида по абсолютной высоте. Достижимые же в случае сколько-нибудь точных объёмных построений ареала, разумеется, более точные характеристики структуры ареала или уточнение в этом случае факторов, определяющих границы ареала, далеко не соответствуют усилиям по изучению трёхмерного ареала.

Принципы общей теории ареала

Продолжающееся уже, по крайней мере, два века изучение ареалов растений, позволило не только получить характеристики ареалов многих видов (и таксонов) растений, но и приступить к созданию общей теории ареала.

В основании этой общей теории лежат **три постулата**, обычно не осознаваемые и никем до сих пор специально не выделяемые. Они характеризуют, прежде всего, хорологию видов.

Постулат первый — неповторимость (индивидуальность) ареала. Ареал любого вида живых организмов неповторим, хотя бы в частных деталях.

В самом деле, мы знаем множество фактов тесной сопряжённости видов в ценозах, приуроченности их в тех или иных участках ареала практически к одним и тем же типам местообитаний, но тщательное изучение ареалов подобных видов вскрывает их индивидуальность. Казалось бы, наиболее точно могли бы совпадать ареалы растений-хозяев и их узкоспециализированных паразитов. Но и в этом случае всегда есть участки ареала растений-хозяев, где нет их паразитов (то одних, то других).

Принципиальная неповторимость ареала любого вида организмов имеет огромное теоретическое значение. Именно поэтому любой вид живых организмов это не только череда поколений особей, обладающих определённым генотипом, и, значит, определённой морфологией и физиологией, а также и экологией, но и индивидуальный пространственно-временной (географический) объект.

Постулат второй — толерантность (или толерантная интегративность) ареала.

Ареал любого вида — это суммарное интегрированное отображение в пространстве всех присущих виду черт биологии и экологии (а также морфологии и физиологии), раскрывавшихся в течение времени существования вида в изменявшейся в течение этого времени среде обитания (как косной, так и биотической). Интегрированное отображение всех черт биологии и экологии (или бионта, как называл это С.И. Коржинский) вида — это отображение его «выносливости» или толерантности (*tolerance*). Вообще говоря, понимается это биогеографами достаточно давно, но до сих пор, пожалуй, с недостаточным осознанием того, что в ареале, как правило, отображены многие такие черты экологии и биологии видов, такой диапазон большинства характеристик видов, который не может проявиться полностью в современных условиях, но во время существования вида проявлялся в другом диапазоне характеристик среды. Детальный анализ ареала вида показывает, что в различных участках ареала вид может существовать в очень разных условиях, но и это зачастую не вскрывает всю меру его толерантности. Кое-что вскрывается в интродукции, но интродукция, обычно, исключает конкурентные и взаимоблагоприятствующие отношения между видами. Разумеется,

что во время существования видов они проявляли толерантность по-иному, и все это отражалось в ареале.

Постулат третий — неполное отражение экологии вида в ареале.

Современный ареал вида не отражает все его потенциальные возможности в освоении природной среды. Этот постулат дополняет и ограничивает постулат толерантности. В самом деле, мы хорошо знаем, что многие ареалы ранее имели иную конфигурацию, но при этом экологические характеристики (особенно в опытных условиях) видов достаточно постоянны (хотя и могут характеризоваться определённым диапазоном изменчивости). Но знаем мы также и то, что во многих случаях проявление тех или иных экологических признаков вида перекрывается конкурентными отношениями между видами. Это обуславливает во многом случайный характер расселения видов (и изменения их ареалов). Потенциально вид может обитать на той или иной территории, но данные типы местообитаний (или даже одно местообитание) могли быть и заняты ранее видом с близкой экологией (или рядом таких видов-компенсаторов), и, следовательно, реально вид на эту территорию не попал.

Все эти постулаты общей теории ареала, разумеется, одновременны по действию и взаимно дополняют друг друга. Кроме того, несмотря на то, что они, прежде всего, доказываются для единственно реальных таксонов живого в природе — видов, но в равной мере относятся ко всем другим типам ареалов — к ареалам разных таксонов (родов, семейств), а также к ареалам синтаксонов. Диалектика их взаимодействия, конечно, сильно затрудняет проведение анализа индивидуальных ареалов. Но, к счастью, это не исключает возможности сравнения ареалов по обобщённым характеристикам формы, структуры, характеру границ, как в целом, так и в деталях. Сравнение же ареалов в этом случае позволяет нам не только классифицировать (т.е. обобщать и соподчинять) ареалы, но также выявлять различия в проявлении бионта видов в тех или иных конкретных (реальных) условиях. [Но в этом случае важно — выбрать масштаб!]

Правила Декандоля и теория «Age and area» Д. Виллиса

Продолжим рассмотрение некоторых более частных теоретических положений, выдвигавшихся в процессе накопления знаний о конкретных ареалах растений.

Прежде всего, мы должны здесь обратиться к фундаментальной сводке А. Декандоля. Проанализировав размеры (и отчасти форму) ареалов огромного числа видов растений, Декандоль ещё в прошлом веке сформулировал ряд закономерностей (законов или правил).

1. Средний ареал вида тем меньше, чем выше и совершеннее класс, в состав которого он входит. (Под средним ареалом Декандоль понимал здесь величину относительную, т.е. фактически — ранговую, получаемую делением числа областей, в которых встречаются виды того или иного класса на число видов в классе). Декандоль объяснял эту закономерность тем, что ранее, в прошлые эпохи условия на Земле были более однородны, и виды более древних классов занимали эти обширные однородные территории. В процессе эволюции дифференцировались и условия среды, и виды занимали более узкие ареалы. Таким образом, чем сложнее организация видов, тем меньше средний ареал. [Отчасти это связано и с числом видов!]

Правило Декандоля отражает подлинный факт: виды, скажем, водорослей, лишайников, мхов, но также и голосеменных в среднем имеют значительно большие ареалы, чем у цветковых. Однако это не значит, что, скажем, среди водорослей (пресноводных) или мхов нет узкоареальных видов — таковые, конечно, есть. Не значит это и то, что среди покрытосеменных нет видов с обширными ареалами (вспомним тростник обыкновенный, или «южный»).

Но всё же в большой мере средний ареал вида — это и производное от современного уровня разнообразия того или иного высшего таксона системы растений.

2. Средний ареал вида цветковых (и голосеменных) тем больше, чем меньше продолжительность жизни особей этого вида. Т.е. наиболее обширные ареалы, в среднем, у однолетников и, особенно, эфемероидов, видов с циклом развития в несколько месяцев (*Poa annua* — в 40 дней, *Arabidopsis thaliana*). Декандоль оговаривается, что краткость жизни, в сущности, не причина, или не единственная причина обширности ареалов. Связанное с этим правило 3.

3. Средний ареал вида цветковых (и вообще растений) тем больше, чем меньше его размеры. В общем случае эти закономерности правильны, но имеют и множество исключений.

4. В одном и том же семействе средний ареал видов (с примерно одинаковыми свойствами — похожими по весу и способам распространения семенами, особенностями прорастания и т.п.) уменьшается по мере продвижения от севера к южным оконечностям материков. Причины — материка асимметричны, на севере более связанные, на севере всех материков более однородные условия и т.д. Но, конечно, влияет в этом случае и история видов.

Связанное с этим правило формы ареалов, также отмечено Декандалем: «В умеренных и холодных зонах протяжённость ареалов с запада на восток больше, чем с севера на юг». И эти оба правила в общей форме верны.

5. Ни один вид цветковых растений не распространён по всему земному шару от полюса до полюса. Число видов цветковых растений с обширными ареалами незначительно. Ареалы, занимающие более половины земного шара, свойственны ничтожному числу видов (по Декандалю их всего 18). Лишь около 1/1 000 числа видов имеют ареалы до четверти земного шара (и более) — по Декандалю их не более 150 видов (он смог найти лишь 117 таких видов).

И, значит, число видов с ограниченными небольшой частью суши ареалами — подавляющее (их значительно больше, нежели видов с обширными ареалами).

И это совершенно верно. Более того, большая часть видов с обширными ареалами таксономически очень непросты: содержат многочисленные формы и расы с разной пloidностью, с разным отношением к температурным факторам. Многие из них — «вторичнослившиеся» (composites) — таковы тростник, человек разумный и др.

Правила Декандоля, таким образом, в основном верны. Но, вот каковы те общие закономерности эволюции организмов, которые объясняют эти правила. Значит ли это только то, что с эволюцией увеличивается дифференциация жизни, а параллельно этому — дифференциация «экологических ниш», дифференциация среды под давлением возрастающей и в сумме, и в качественном отношении жизни? Ведь совершенно ясно, что условия жизни на Земле неоднократно менялись, и причём — катастрофически менялись. И столь ли однонаправлен процесс дифференциации жизни?

Факты, позволяющие интерпретировать форму и размеры ареалов, как функцию их развития во времени, также начали накапливаться давно. Но особенно интенсивно обсуждаться они стали после выхода в свет в 1915–1922 гг. работ J. Willis. Виллис, долго работавший на Цейлоне директором ботанического сада в Перадени, создавший «Флору Цейлона», а в последующем — «Словарь родов цветковых и высших сосудистых растений», начал разработку своей теории именно в период работы на Цейлоне.

Предпосылками своей теории, которая стала известна как теория, или гипотеза «Age and area» [Возраст и ареал (= пространство)], Виллис считал следующее.

Растения реально распространяются исключительно медленно. При этом важно подчеркнуть, что более половины родов растений с «космополитными» (обширными, почти по всей Земле) ареалами не имеют каких-либо особых механизмов для распространения. Между тем, им пришлось освоить огромный диапазон условий, которые растения в интродукции человеком часто освоить не могут. Существует огромное число препятствий как в экологии растений, так в свойствах среды, и даже чисто физических, очень трудно преодолённых — например, моря, горы.

В то же время, достаточно близкие по морфологии виды растений часто обладают ареалами, резким образом различными (так, *Coleus barbatus* — вид, распространённый по всей тропической Азии и Африке, а *C. elongatus* — живёт лишь близ вершин гор Ритигала на Цейлоне). Нет, пожалуй, никакой возможности сказать вслед за Дарвиным, что это — следствие лишь преимущества «в борьбе за существование». Виллис даже декларировал, что он специально отбросил теорию естественного отбора, и попытался найти этому более простое объяснение. Объяснением он посчитал — возраст видов.

Во флоре Цейлона эндемичные виды одного и того же рода занимают и на всём острове наименьшие территории, те виды, что есть также и в Индии — побольше, а те, что есть и за её пределами — наиболее широко распространены и на Цейлоне. Во флоре Новой Зеландии среди видов с ареалом в 881–1 080 миль — 112 эндемиков и 201 широко распространённых, а среди видов с ареалом в 1–160 миль — 296 эндемиков и 30 широко распространённых. Более того, исходя из этих данных, можно было предположить, что флора островов близ Новой Зеландии будет состоять главным образом из наибо-

лее широко распространённых в Новой Зеландии видов. **Так это и оказалось!** Ни один из видов, распространённых в Новой Зеландии на пространстве менее 300 миль (эндемичен он или нет — неважно) не встречается на островах. Поэтому Виллис сделал 1 вывод: **Ареал пропорционален возрасту вида** («Age and area»). Более того, можно получить и некоторые статистические закономерности (индексы), которые особенно достоверны, если опираться на изучение не отдельных видов, а групп экологически близких видов (в числе более 10).

Но если распространение вида в любой стране связано с возрастом, то виды родов с большим количеством видов в этих странах будут в среднем иметь бóльшие ареалы, чем виды родов с малым числом видов. А «цикл связанных между собой крупных (по числу видов) родов будет иметь бóльший ареал, чем цикл из стольких же немноговидовых родов». Это, также подтверждённое подсчётами, положение Виллис назвал «**Size and space**» (**положение** (или величина) **и пространство**).

Но тогда монотипные роды (роды с одним видом) и любые эндемичные виды — это новообразования по сравнению с более широко распространёнными родами и видами и более многовидовыми родами. И Виллис подсчитал, что из 12 571 ему известного рода на Земле — 4 835 (38,6%) имеет по одному виду, 1 632 — 2 вида, 921 — 3 вида и т.д. до огромных — свыше 1 500 видов — их по Виллису 2–3 (на деле больше, но не намного). В больших семействах наиболее высок процент монотипных родов. А на маленьких территориях — их процент велик, но чем больше территория, тем число монотипных родов, занимающих большую её часть, всё меньше (для Старого и Нового Света лишь **66 общих монотипных родов**). Виллис посчитал это доказательством того, что монотипные роды — новообразования, а значит, его теория верна. При этом развитие ареалов должно идти как процесс, в основном, центробежный. Разумеется, Виллис сделал из своих частных выводов, касающихся ареалов, и более общие, эволюционные выводы. Он прямо заявил, что выводы теории «Age and area» более согласуются с теорией эволюции видов путём мутаций (а не с Дарвиновскими построениями, основывающимися на постепенном накоплении незначительных изменений и естественном их отборе).

С момента своего появления теория «Age and area» начала подвергаться жёсткой критике. Разумеется, что с ней не согласились,

например, многие палеоботаники. Они сразу же привели немало примеров, когда широко распространённые ныне роды (и виды) более молоды, чем современные же типы с небольшими ареалами. Ряд ботаников проверил данные Виллиса на материалах островных флор внетропических стран и обнаружил, что в большинстве случаев здесь возможны и иные объяснения. Так, англичанин Дж. Мэтьюс проверил данные Виллиса на флоре полуострова Пертшир в Англии, где резко разделены низменная часть и горы, причём в горах растёт около трети видов флоры полуострова, только здесь и встречающихся, а в низменности — флора значительно богаче. Между тем, площадь горного района вдвое больше. При этом, конечно, большая часть видов низменности широко распространена в Британии, но и горные виды (в Британии — нечастые) обладают обширными дизъюнктивными аркто-альпийскими ареалами. При этом ясно, что именно они — наследие более древней флоры ледникового периода, а виды во флоре низменности по большей части — более поздние пришельцы.

Ещё более определённо это было показано М. Фернальдом для флоры северо-востока Северной Америки (районы залива Св. Лаврентия, острова Ньюфаундленд и полуострова Гаспе). Здесь также есть и горные хребты, сохранившие древнюю флору, и молодые низменности. В горных флорах до 90 эндемиков, в том числе узколокальных, но и они, конечно, древнее, чем многие виды низменностей. Фернальд указал также, что в довольно древних родах *Rubus* и *Crataegus* в послеледниковой Европе — для первого рода, и в восточной части Северной Америки — для второго характерно исключительно новейшее видообразование, исчисляемое сотнями видов с различными ареалами. Возрастом это не объяснишь (особенно возрастом рода).

Проверка положений теории Виллиса на распространении видов рода *Erica* в Южной Африке также не подтвердило ни положения о том, что виды распространяются центрифугально, ни положений о том, что узколокальные эндемики — обязательно молоды.

Р. Гуд рассмотрел историю ареалов видов родов семейства *Magnoliaceae* и показал, что несмотря на то, что здесь преобладают локальные эндемики, они и не молоды, и ареалы их скорее определяются изменением климата. Виллис, правда, всюду оговаривал, что его теория действительна лишь при практически неизменных усло-

виях. Это, во многих случаях, недостаточно ясно и в тропиках, а в умеренных странах — особенно!

И всё же, Виллис оперировал суммой фактов, которую трудно сбросить со счетов. Он, в сущности, доказал, что большая часть видов на Земле имеет относительно небольшой возраст (а следовательно — и ареал), хотя, при этом, конечно, не смог *точно* отделить реликтовые типы от новообразований. Огромное значение имела и критика его работ, которая во многом повлияла на то, что сам Виллис в более поздних работах оговаривал свой закон множеством дополнительных условий. С моей точки зрения — напрасно.

Этот закон хорош лишь в своей наиболее общей форме. Анализируя любой ареал, мы, прежде всего, должны понимать, что возраст его — немалый (в мерках индивидуальной жизни), но ареал любого современного вида, всё же, с точки зрения геологии, имеет относительно небольшой возраст.

Теория толерантности Р. Гуда

В 1931 г. английский ботанико-географ Р. Гуд опубликовал новую теорию распространения растений — теорию «толерантности». В последующих работах Гуд продолжал отрабатывать отдельные её аспекты, считая при этом, что именно эта теория, объясняя механизмы расселения видов (а, следовательно, и изменения ареалов) — является наиболее общей теорией географии растений.

В качестве принципиальных предпосылок для этой теории Гуд выдвигал следующие положения, к моменту создания теории толерантности — практически общепринятые:

1). Распространение растений определяется распределением условий климата.

2). Распространение растений определяется распределением эдафических условий.

Оба положения — **кардинальные положения экологии растений**, именно в эти годы усиленно развивающейся. Они очевидны и могут быть доказаны многими фактами.

3). Существовали в прошлом и существуют и ныне крупные изменения и перемещения флор на территории Земли.

Это положение **исторической географии растений**, доказанное многочисленными данными **палеоботаники**.

4). В течение геологической истории происходили многочисленные и разнообразные изменения и колебания условий климата в разных регионах Земли (и на Земле в целом).

5). За время существования растительности на Земле имели место значительные изменения в распределении суши и океана.

Оба эти положения (4-е и 5-е) — кардинальные положения **палеогеографии и исторической геологии**.

6). Расселение видов происходит путём продвижения отдельных особей растений в процессе их размножения.

Это положение кажется очевидным, но современная генетика популяций и популяционная экология растений дают нам доказательства того, что расселение отдельных особей может быть и малоэффективным не только, если речь идёт о выходе за границы ареала, но и при освоении иных условий (новых типов местообитаний) внутри ареала.

7). Эволюция биологических и физиологических особенностей растений идёт медленнее, чем изменяется физическая среда обитания. При этом данный вид растений либо должен погибнуть, либо изменить место и территорию своего обитания в соответствии со своими возможностями, и освоения этого места в пределах, доступных для его распространения (его диаспор).

Именно последнее положение и является основным в теории Гуда. Ибо совокупность всех биологических и физиологических особенностей вида и называлась Р. Гудом — **tolerance (толерантность, выносливость, жизнеспособность) of species**. Истоки этого положения можно найти, с одной стороны, у А. Энглера, который обозначал сходным термином «*Lebensfähigkeit*» (жизнеспособность) возможность производить потомство, поддающееся изменчивости, которая бы позволяла этому изменившемуся потомству приспосабливаться к изменениям среды (в определённых рамках). Ещё более полно это же обстоятельство понимал С.И. Коржинский в его учении о «бионте вида» (1892), понятии, в сущности, тождественном «толерантности».

Принцип толерантности Р. Гуд формулировал так: «*Вид может заселить лишь ту часть земного шара, внешние условия которой на-
ходятся в соответствии со степенью его толерантности*».

Но та часть, которую может заселить на Земле тот или иной вид — это только **потенциальный ареал** его. В действительности же вид практически никогда не реализует потенциальный ареал в

реальной природе, во-первых, потому что возможности расселения вида могут быть ограничены крупными естественными преградами («изоляционными барьерами»), и, во-вторых, вид во многих случаях встречается с конкуренцией других видов. Но если это так, и реальный ареал уже потенциального, то вся совокупная энергия особей вида по его границам, выражающаяся в размножении особей, направлена на расселение (миграцию) вида за пределы ареала, а для особей вида, занимающих те или иные территории внутри ареала — на их удержание. Правда, судьба особей (их диаспор и потомства) и в достаточно благоприятных условиях может быть очень различной. Следовательно, практически всегда толерантность вида не вполне реализована, и это является причиной изменений ареала.

Поскольку толерантность — это сумма всех свойств вида, мы зачастую не знаем, какой из факторов среды определяет ту или иную границу ареала. Здесь в какой-то мере действует основное экологическое правило Либиха: *«Фактор существования, находящийся в минимуме, будет определять и границу ареала в большей степени»*. Но определить этот фактор с точностью часто бывает невозможно. Кроме того, следует учитывать и значительную продолжительность жизни особей многих видов, а также историю (возраст) видов на данных участках Земли, а значит, и изменение условий в этих участках.

Мы знаем, что процессы расселения идут довольно медленно, и большая часть любого ареала, складывалась в течение времени, не доступного нашим наблюдениям. Поэтому Р. Гуд считал, что прямых доказательств его теории не может быть.

Косвенными же доказательствами являются:

1) **наличие у всех особей одного вида определённого диапазона изменчивости по физиологическим признакам** (то более узкого, то более широкого), **и**, как следствие, **некоторого разнообразия особей в отношении экологии**. Мы теперь во многом более полно знаем об этом, поскольку на многих растениях, особенно кормовых злаках и бобовых, а также в географических культурах лесных пород вскрыта сложная структура экотипов, свойственных тому или иному виду растений, но при этом вскрыта и определённая эколого-физиологическая изменчивость по многим признакам, с одной стороны, отличающаяся у разных видов, но с другой стороны, и, в определённой мере, избыточная по отношению к реально освоенному видами диапазоном признаков среды. Особенно замечательны в этом случае,

скажем, характеристики теплоустойчивости клеток растений Арктики и высокогорий, показатели водного режима растений степей и пустынь и т.д.;

2) **данные интродукции и акклиматизации растений, показавшие и значительные объёмы потенциального ареала** многих видов, в реальной природе ими не освоенного (например, для *Aesculus hippocastanum* или *Robinia pseudoacacia*), но и неудачи интродукции у многих видов в случае их слабой морозостойкости или засухоустойчивости. Особенно показательны данные по резкому изменению диапазона среды, освоенной растениями (и выявленной в культуре изменчивости) дали некоторые реликтовые виды, введённые в широкую культуру (например, тот же конский каштан обыкновенный, или *Scorzonera tau-saghyz* — таусагыз, лучший каучуконос умеренных флор).

Таковыми же косвенными доказательствами являются — 3) **данные по соответствию ритмики растений климату местопроизрастания**. Так, для европейских растений в норме характерен такой ритм жизнедеятельности: у деревьев (б.ч.) — цветение, затем облиствление, затем плодоношение; у трав (б.ч.) и у липы, конского каштана — развитие листьев, цветение и плодоношение. Но у безвременника (*Colchicum autumnale*) весной развиваются листья, затем созревают плоды, а осенью проходит цветение. Это ритмика не европейская, а средиземноморская. Поэтому европейская часть ареала *Colchicum* — это территория, не соответствующая его ритмике. То же у *Cyclamen europaeum* или *C. colchicum*, которые цветут зимой (в том числе и во время с периодическими снегопадами). При этом в культуре для многих видов была выявлена во многих случаях различная реакция на необычные условия ритмики (например, в условиях выращивания в оранжереях в течение круглого года с ровной температурой). Часть европейских растений полностью сохраняют в этом случае свой ритм — например, *Polygonatum odoratum*, а часть — полностью его теряет (например, *Asperula odorata*). Все эти несоответствия ритмики могут дать нам ключ для выяснения происхождения видов в определённых частях его ареала (или в определённых, ныне изменившихся, условиях). В ряде случаев на значительной части ареала вид не проходит полного цикла развития, а в некоторых случаях в историческое время — и достоверно исчез на значительных участках ареала (болотные растения торфяников в

Средней Италии, *Ligularia sibirica* в Центральном горном массиве во Франции — Французская Юра). Вымирание видов — также свидетельство значительных изменений ареала, идущих и в современный период. Но во всех этих случаях мы не знаем подлинной (или какой-либо единственной, ведущей) природной причины этих изменений.

Поэтому мы считаем сейчас, что теория толерантности Р. Гуда в общей форме правильно описывает механизмы изменения ареалов, но характер этих изменений — многофакторный, а прямые доказательства этой теории невозможны.

Есть ли какие-либо теории, кардинально по-иному описывающие механизмы изменения ареалов? Теория Р. Гуда описывает преимущественно изменения ареала, связанные с изменением его внешних границ при расселении видов и внутренних границ при вымирании видов. Противоположные, по существу, процессы лежат в основе теории изменений ареалов И.К. Пачоского (русского ботаника польского происхождения), которую он развивал в работах с 1900 по 1922 год, и теории ологенеза (гологенеза) Даниеля Роза, опубликованной в период с 1918 по 1931 год. Сущность отличий заключается, прежде всего, в том, что оба названных исследователя придерживались иных представлений о видообразовании (и, вследствие этого, о характере первичного ареала вида по отношению к предковому, родительскому, виду).

И. Пачоский был сторонником теории видообразования, основанной на параллелизме изменений генотипа вида сразу на больших пространствах ареала и «автохтонном», по преимуществу, характере изменения ареала, начинающегося ещё в рамках ареала родительского вида (а не за его пределами). Поэтому, по его представлениям, виды, в основном, возникают на месте родительских видов, сразу на обширных пространствах («в ареале») и «пантопно» (т.е. по всем природным местообитаниям в ареале). Поэтому ареал для большинства современных видов состоит из трёх основных частей, соответствующих трём стадиям развития ареала. Первой, составляющей большую часть ещё «материнского» ареала, второй части «занятой видом», которая соответствует биоэкологическому потенциалу нового вида и вновь им заселена (здесь материнского вида не было), и третьей части, где вид вымирает при изменении условий обитания (когда вид начинает угасать). Доказательствами своей гипотезы И. Пачоский считал, прежде всего, наличие полосно-чередующихся

ареалов близкородственных видов (скажем, *Campanula*) и различные случаи замещения (викаризма) видов. Никаких центров происхождения вида в ареале, следовательно, быть не может.

Теория Д. Роза, представляющая развитие его теории видообразования как процесса специализации видов к всё более и более дифференцированной среде (и связанного с этим процесса однопольного упрощения наследственной изменчивости), отличалась ещё более крайними взглядами. По Роза, ареалы первичных растений в каждой крупной группе первоначально были обширными, почти космополитными (ведь обстановка на Земле ранее была более ровной), а в процессе эволюции становились всё меньшими и меньшими. В сущности, как и в теории Виллиса, ареал здесь связывался с возрастом, но решение было (по механизмам развития) противоположным.

Надо сказать, что идеи и Пачоского, и Роза нередко используются многими современными (экологизированными и вульгарно-генетически-образованными) биологами (разумеется, без каких-либо ссылок на первоисточники, и в пёстрой смеси с нео-дарвинистическими представлениями). Следовательно, и эти гипотезы в известной степени живы. Связано это, несомненно, с тем, что для множества современных видов совершенно невозможно сколько-нибудь надёжно отделить процессы автохтонного (на месте) их преобразования от миграционных преобразований при заселении каких-то новых участков ареала. Все процессы преобразования различных популяций любого современного вида — результат и автохтонных, и миграционных процессов. Первые наглядно видны нам в дизъюнктивных (разорванных) ареалах, вторые — в обширных сплошных ареалах, но и те и другие только в упрощении.

Современные представления о формировании ареалов (понятие об основных проблемах и разделах эпионтологии)

Эпионтология — часть ботаники, развивающаяся на стыке экологии, фитоценологии, генетики популяций и ботанической географии и изучающая механизмы расселения растений в процессах размножения и эцезиса (захвата жизненного пространства), процессы изменчивости (и направления изменчивости) в популяциях и процессы исторического преобразования видов (после их обособления от близкородственных, т.е. собственно видообразования). Многооб-

разие проблем этого раздела науки связано с тем, что общая сумма фактов, давно накопленных и постоянно накапливающихся у столь обширного числа объектов (почти 500 000 видов современных растений и грибов), в сущности, неупорядочена теоретически. Поэтому, я лишь бегло и очень кратко охарактеризую содержание некоторых из разделов этой науки, а отчасти степень полноты знания и теоретической упорядоченности их.

Особый раздел этой комплексной дисциплины характеризует нам в первую очередь признаки репродуктивной биологии видов и значение преград различного типа для расселения видов в процессе размножения.

Совершенно ясно, что во многих случаях **расселение растений зависит напрямую от очень многих факторов организации самих растений.** Во-первых, очень важно, размножаются растения только семенным путём или также и вегетативно. Как возможности вегетативного размножения, так и возможности свободного разноса диаспор растений, конечно, зависят, например, от жизненной формы, свойственной тому или иному виду. Большая часть деревьев — поликарпичны (дают семенное потомство много лет), длительно занимают пространство, но почти не размножаются вегетативно. Кустарнички (особенно настоящие) тоже поликарпичны (даже в большей степени, чем деревья), но к тому же вегетативно подвижны. И у тех, и у других число генеративных органов на одной особи может достигать огромных величин, семенная продуктивность исключительно велика, но вступают в пору плодоношения они далеко не сразу. У многолетних трав наряду с поликарпиками значительно чаще встречаются монокарпические организмы (и системы монокарпических побегов), лишь один раз в жизни дающие генеративные структуры, а затем гибнущие. Но и число побегов у многолетних трав может быть очень большим. Однолетние травы характеризуются скороспелостью, но и более интенсивным ритмом (оборотом) в семенной продуктивности. Вегетативного размножения они обычно лишены, и способности укореняться заново у побегов (или растения в целом) — у однолетников нет. Длительное удержание пространства одним вегетативным клоном — потомком одной особи (или многочисленными частями одной особи) — очень важное обстоятельство, способствующее переживанию больших периодов времени с неблагоприятными для генерации семенного потомства условиями.

Во-вторых, огромное значение для характеристики возможностей расселения растений имеют разнообразные формы семенного размножения (перекрёстное опыление или самоопыление, двудомность или однодомность, различные формы агамного семенного размножения). У растений эти формы значительно более разнообразны, чем у животных. Но ещё большее значение имеют, разумеется, различия в приспособлениях для разноса зрелых диаспор. По возможностям преодоления больших расстояний эти различные приспособления распределяются, по-видимому, так. Наименьшие расстояния достижимы путём **автохории**, а также разных форм **баллистохории**. Большими, но все же ограниченными возможностями обладают **зоохорные** способы распространения диаспор. Наиболее далёкие разносы возможны при благоприятном стечении обстоятельств у растений, приспособленных к разносу семян водой и потоками воздуха — т.е. у видов **гидрохорных** или **анемохорных**. Последние, к тому же, чрезвычайно различны по частным приспособлениям — распространение с помощью окрыления, с помощью микроспории (особой мелкосемянности, часто связанной с ничтожным весом семян), с помощью летучек (иногда очень сложно устроенных) или воздушных полостей, воздушных мешков или шаров (физокарпия) и т.п. Многие приспособления, в сущности, комплексные — гидро- и анемохорные. При разных способах распространения диаспор растения могут очень по-разному реагировать на естественные барьеры распространения — орографические (горы, большие равнины, водные преграды), но также и эдафо-климатические (пустыни с их характерными иссушением и засолением, зимние снега и т.п.). При этом огромную роль играет и общее количество производимых диаспор («семенной дождь»), создающее при распределении на относительно ограниченной площади определённое **давление расселения**. Особенно велико оно бывает у автохорных видов в пределах первых 1–2 метров по периферии кроны деревьев и в площади проекции самой кроны (например, жёлуди дуба или крылатые орешки у берёз, или орешки в колючих створках плюски у буков, или «дождь» орехов каштана благородного (*Castanea sativa*) в их колючих внешних покровах).

Однако возможности дальнего разноса диаспор у большинства видов растений всё же невелики, а общее давление расселения падает при этом в геометрической прогрессии.

В дальнейшем в действие вступает ещё множество других факторов. Всхожесть семян у большинства видов растений сохраняется в течение ограниченного времени (хотя при плотных покровах семян, например, у бобовых и маревых это время может быть очень велико — до нескольких десятков лет). У множества тропических видов и видов аридных территорий (кофе, саксаул) всхожесть семян сохраняется не более года, а то и меньше. Немалую роль может сыграть и такое обстоятельство, как недоразвитие зародыша у зрелых семян, когда для прорастания требуется определённое время для доразвития зародыша (или определённые специфические условия, например, развитие микоризы у орхидных и т.п.). Все эти обстоятельства сильно снижают возможность эффективных дальних разносов семян (и вегетативных диаспор).

Наиболее трудно преодолимыми преградами для семян большинства видов являются морские пространства (а ведь океан занимает большую часть поверхности Земли). Особенно жёстким фактором здесь выступает солёность вод, при которой гибнет любое количество диаспор большинства видов растений. Лишь немногие виды морских литоралей обладают специальными приспособлениями для разноса с морскими водами (это многие виды семейства *Convolvulaceae*, например, виды *Ipomaea*, или каспийский *Convolvulus persicus*, некоторые виды маревых, например, из родов *Salicornia*, *Suaeda*, *Salsola*, а также *Cocos nucifera* и т.п.). При этом, скажем, далеко не всё определяется только толщиной покровов и величиной плодов (например, *Cocos nucifera* прилично выносит длительное путешествие в морских волнах, а *Lodoicea maldivica* (*L. sechellarum*) — самый крупноплодный вид пальм — нет). И всё же расселение через морские пространства возможно и для некоторых видов, не обладающих ярко выраженными свойствами, способствующими сохранению в морских водах. Это происходит при так называемых расселениях на «плотах». Имитация этого расселения происходила в середине нашего века по мере заполнения многих искусственных водохранилищ.

В океане же моряки не однажды описывали огромные плоты, скопления сотен переплетённых стволов и корней деревьев, нередко забитые илом и грязью, на которых явно могли перемещаться и диаспоры, а также неоднократно наблюдались и скопления птиц, отдыхающих на таких плотках. Возможности сохранения на подобных

плотах диаспор были и предметом специальных исследований, при которых вполне вскрылась реальность пересечения некоторыми диаспорами на подобных плотках океана. Конечно, эта возможность редка, и большая часть диаспор погибает, но всё же в течение длительного времени она реальна.

Огромные дополнительные возможности разноса семян через океаны появилась в связи с освоением океанских просторов человеком. Речь идёт не о сознательном (и бессознательном) расселении с культурными растениями или продуктами сельского хозяйства. Значительно более сказалось расселение с балластом, который после плавания сбрасывался с судов, с сыпучими грузами типа различных руд, с углём и т.д. Человек сильно изменил и возможности разноса диаспор по суше. Его пути сообщения, особенно железные дороги, оказались для большинства регионов Земли принципиально новым типом ландшафтов, с особыми условиями обитания (склоновый контраст на больших протяжениях, подсолонение грунтов и нитрификация субстратов в условиях почти без конкуренции).

Но ни точное знание репродуктивной биологии видов, ни сравнительное изучение возможностей видов проникать через различные преграды не могут вполне охарактеризовать реальный процесс расселения растений. В природных условиях лишь в редких случаях расселение идёт на свободных от других организмов пространствах. Обычно расселение проходит в ценозах или в рядах и комплексах различных ценозов, где расселение ограничивается ещё и биотическими и биоценогическими факторами — наличием сложных консортивных отношений (потребителей диаспор и семян, вредителей и паразитов), конкуренцией других видов и, наконец, просто физическими преградами, создаваемыми в процессах жизнедеятельности собственно ценозов (сообществ из многих видов разнообразных живых организмов).

Реальный процесс расселения растений называется **эцезисом** (захватом жизненного пространства), процессом, по меньшей мере, двусторонним (когда вид реализует давление расселения в процессе своего размножения, а среда, во всём её разнообразии, включая и все биотические компоненты, препятствует этому расселению).

В чём выражается это препятствование, противодействие среды? Прежде всего, необходимо учитывать, что биоценозы — это уже занятое пространство. Диаспоры любого вида в этом случае могут просто вовремя не достигнуть почвы (задержаться на других рас-

тениях, быть полностью съеденными, как это реально происходит у дуба, каштана, бука, поедаемых во все времена года множеством видов животных). Их могут почти на сто процентов поражать вредители (например, для многих бобовых — специализированные зерновки, развивающиеся в семенах; многочисленные вредители, поражающие семянки многих сложноцветных ещё на материнском растении). В результате жизнедеятельности различных видов в сообществах могут образовываться также ярусные структуры, которые для большинства диаспор практически непроницаемы — напочвенный моховой покров, дернина злаков или осоковых, подстилка (опад листьев, ветошь или отмерший войлок из остатков трав и т.п.). Для преодоления подобных препятствий отбор создает целый ряд специфических структур плодов и семян (например, «бомбовидные» плоды *Dipterocarpaceae*, ввинчивающиеся гигроскопичные плоды ковылей или различных гераниевых).

Огромную роль в ценозах, сильно влияющую на реальный процесс расселения видов, играют и проявления **аллелопатии** (химического воздействия организмов друг на друга). Это и резкое изменение почвы через опад и выделяющиеся при этом продукты его распада, подкисление или засоление поверхностных слоёв почвы через опад ветвей, листьев и даже плодов, корневые выделения, подавление прорастания диаспор продуктами жизнедеятельности других диаспор и т.д. Но даже и в случае, когда диаспоры вида благополучно прорастают, проростки могут не выжить и по причине ограниченности ресурсов среды, необходимых для жизнедеятельности (влаги, питательных веществ, микроэлементов), и особенно из-за влияния различных консортов (не только паразитов), но особенно из-за перераспределения консортов при попадании в новый ценоз.

Именно поэтому темпы эцезиса значительно медленнее, чем темпы свободного разброса диаспор. Для деревьев — эдификаторов бореальных лесов — они медленнее обычно примерно на порядок, для трав замедление может быть ещё большим. Внедрение же большого числа чужеродных диаспор во многие ценозы бореальных типов растительности просто исключено.

Разумеется, у многих растений выработаны и многообразные приспособления, защищающие диаспоры (толстые покровы, большой запас питательных веществ в эндосперме и возможности длительного автономного — без почвы — роста проростка, накопление

ядовитых либо для теплокровных, либо для насекомых веществ в семенах). Некоторые растения, абсолютно неспособные возобновляться в ценозах (виды тополей, мари, многие виды берёз), выработали в процессе эволюции ряд компенсаторных механизмов расселения. Например, тополя или облепиха размножаются на свободных от других растений свежих аллювиальных наносах, и, хотя семена их быстро теряют всхожесть, но и прорастают очень энергично, и почти без периода покоя. Разносятся они, как правило, не менее чем двумя способами (водой и по воздуху, или водой и животными). Семена видов мари долго сохраняют жизнеспособность (видимо, до сотен лет) и поэтому за счёт запаса семян в почвах быстро осваивают любое нарушенное местообитание в сомкнутых степных ценозах, например, порою животных. Берёзы, почти нацело повреждаемые вредителями семян и грибковыми заболеваниями, дают ежегодно огромное количество семян, и разносятся они, как правило, в течение длительного времени, в том числе и по снегу (хионо-анемохория).

Процесс эцезиса осложняется и рядом обстоятельств, связанных с ёмкостью типов местообитаний. Именно в процессе эцезиса наилучшим образом проявляется и такой важнейший ботанико-географический фактор, как случайность (стохастичность) расселения. На роль этого фактора впервые специально обратил внимание финский ботаник Арне Пальмгрен, который работал на молодой (в геологическом смысле) территории Аландского архипелага. Изучая состав флор этой островной и шхерной территории, он во многих случаях наблюдал отсутствие в тех или иных довольно бедных и однообразных флорах достаточно широко распространённых растений. Поскольку Пальмгрен статистически обрабатывал свои обширные массивы информации по очень многим экологическим, биоморфологическим, фитоценотическим показателям, он чётко связал это с факторами случайности (и подчёркивал это в ряде работ). Случайное расселение он связывал, в первую очередь, с ёмкостью типов местообитаний на ограниченных территориях и так называемым «правилом (правом) первопоселенца». В условиях относительной редкости (и малой площади и объёма) многих типов местообитаний на малых островах и шхерах, чрезвычайно важным становится фактор первопоселения в них какого-либо одного из видов из целой серии видов с близкой экологией («компенсирующих видов» той или иной экологической свиты видов). Первопоселенец, занимая ограниченное пространство какого-либо типа ме-

стообитания, просто не даёт возможности вселиться в него другим (другому) видам с близкой экологией. Обнаруженные Паымгреном закономерности — далеко не частный случай, они действуют и на территориях более протяжённых и с бóльшим набором местообитаний, поскольку и в этом случае на любой более ограниченной части территории будут и очень редкие типы местообитаний. Более того, в богатых флорах тропиков, где набор видов деревьев со сходной экологией может быть очень богатым, именно это правило определяет и чрезвычайно пёстрый набор видов-эдификаторов в древесных ярусах лесов, причём на ограниченных территориях многие из них могут быть представлены одним–немногими экземплярами.

При столь медленном и осложнённом многими обстоятельствами эцезисе, любое изменение ареала, если оно сколько-нибудь существенное, по-видимому, — процесс также медленный. Практически всегда это результат и расселения (как размножения особей одного вида) и одновременного отмирания части особей как в местах идущего расселения, так и в иных частях ареала вида. Естественно, что при медленных темпах заселения происходят и изменения в структуре популяций вида. Часть этих популяций может длительное время быть весьма малочисленной, что в условиях различных типов структуры полов и при различных способах опыления может сильно влиять не только на фенотипические проявления в особях, но и на структуру генотипа (резкая унификация генотипа при длительном преобладании клоновой, по существу, организации популяций, включение механизмов «дрейфа генов» в малочисленных популяциях-семьях самоопылителей и т.п.). Изучение именно этих процессов могло бы многое прояснить в механизмах формирования ареалов. К сожалению, в настоящее время оно проводится в рамках не вполне корректных методов познания структуры популяций, а именно — в форме описания анализа структуры так называемых «ценопопуляций» (частей популяций, ограниченных границами фитоценозов). При этом изучается, главным образом, возрастной состав ценопопуляций и смена фитоценотической роли их в рамках различных фитоценозов. Строго генетических исследований популяций при этом не проводится (да это и очень трудная задача). Но не проводится также и параллельного исследования изменчивости особей в составе ценопопуляций по эколого-физиологическим и биохимическим показателям, что сильно обедняет возможности интерпретации структуры

этих образований. Нет и сравнения обычных массовых изменений ценопопуляций в ценозах без строгих в сущности границ со структурами, которые могли бы проявить какие-то более редкие изменения, если они принадлежат к ценозам того же типа, но строго изолированным в необычных типах местообитаний. Поэтому-то сейчас мы так мало (и мало конкретно) можем говорить о многих важных и наиболее сложных процессах, идущих в ареалах широко распространённых (и значит, более древних) видов, довольно резко обособленных от родственных видов. Мы можем заметить некоторые ранние стадии изменений в обширных ареалах по смещению ценоареала вида или по каким-либо следам изменений в трёхмерной (высотно-зональной) структуре ареала. Но без знания популяционной структуры интерпретация подобных изменений очень поверхностна. Столь же поверхностны наши представления о вымирании видов. Мы видим отражение этих процессов в форме и структуре ареалов (дизъюнктивные ареалы, ареалы с явными признаками сокращения по границам, как у уже упоминавшихся видов торфяников в Италии или для части видов, скажем, в Румынии, точечные, узколокальные участки ареалов реликтовых видов и т.д.). Но мы не знаем, как правило, ни причин естественного сокращения ареалов, ни локализации мест первичного сокращения ареала, и — во многих уже случаях — не умеем отличать природно-естественное сокращение от антропогенного сокращения ареала. Для многих видов в современных условиях мы не знаем даже таких необходимых данных, как предельный возраст особи, после которого особь безвозвратно отмирает.

Обзор основного содержания эпионтологии позволяет сделать некоторые заключения и по отношению к теории толерантности Р. Гуда. Мы можем утверждать, что естественное расселение любого вида — процесс чрезвычайно медленный и сложный, встречающий множество препятствий. И все изменения ареалов в естественной среде очень медленны и постепенны. Сколько-нибудь быстрое (и тем более скачкообразное, прерывистое) изменение ареала — явление, конечно, допустимое, но исключительно редкое. Поэтому и одно из основных положений теории Гуда, трактующее расселение видов как процесс продвижения отдельных особей растений в процессе их размножения, следует определить ещё более строго. Процесс продвижения отдельных особей возможен лишь по фронту границы ареала ещё в связи с родительскими популяциями. Все случаи кажущихся

разрывов в процессе продвижения — результаты иных механизмов: либо сокращения ареала по его периферии, либо образования гибридных популяций и их обособления. Случайный (т.е. скачкообразный) характер расселения возможен, в сущности, лишь при массовом заносе диаспор в достаточно большом количестве. В связи с этим, и наиболее важный тезис Р. Гуда, предполагающий, что изменение физической среды обитания вида идёт быстрее, чем эволюция биологических и физиологических свойств (признаков) вида — также должен формулироваться строже.

Во-первых, изменение физической среды идёт в сложном комплексе с изменениями в биотической среде, поэтому возможности сохранения вида в этом случае могут расширяться. Во-вторых, и эволюция признаков вида в ряде случаев, в краевых популяциях может идти быстрее (отбор здесь может быть более интенсивным, особенно на ранних стадиях развития особей, и, кроме того, в малочисленных популяциях могут быть подключены и иные генетические механизмы — дрейф генов и гибридизация с отдалёнными видами).

Всё это свидетельствует о том, что ареал вида — прежде всего, историческое явление, а не только и не столько — обусловленное современными климатическими, эдафическими и биотическими причинами образование, с геологической и эволюционной точки зрения современное.

В ареале всегда есть черты и длительного автохтонного преобразования и черты, возникшие при миграции, также имеющие достаточно ощутимый возраст.

Исторический анализ ареалов

При полном осознании важности исторического анализа ареалов, мы должны признать, что это исключительно сложное и пока ещё недостаточно точное занятие. Конечно же, у нас есть и достаточно обширные знания о прошлом распространении ряда видов растений, сильно дополняющие и изменяющие наши представления о современных их ареалах. Таковы, например, данные о прошлом распространении *Dryas octopetala* на территории Европы в четвертичном периоде и, отчасти, в голоцене (т.е. в период от примерно 1 000 000 до 5 000 лет тому назад). Но при всей важности подобных данных, вполне связывающих на территории Европы ныне разобщённые

участки ареала дриады, они недостаточны в силу их относительной редкости и неравномерного распределения в столь большой промежуток времени для создания сколько-нибудь точной и детальной картины становления ареала этого вида даже на этой территории, где и палеогеографическая обстановка в разные периоды плейстоцена, и реконструкция палеоэкологии и истории растительности неизмеримо более полные, чем в других районах. Но и даже таких данных, основанных на анализе ископаемых остатков, у нас, в общем, немного.

Основной причиной, затрудняющей нам исторический анализ ареалов, является неполнота геологической летописи. Ни по одному виду живых организмов мы не знаем сколько-нибудь полной, отражённой в ископаемых остатках, истории. Причём, причины этого вполне объективны.

Наши знания об истории видов живых организмов ограничены, прежде всего, в силу закономерностей, способствующих или препятствующих захоронению ископаемых остатков, т.е. по тафономическим (тафономия — наука о закономерностях захоронения ископаемого материала) причинам. Следует сказать сразу, что захоронение различных ископаемых остатков живых организмов — явление далеко не частое. Существуют огромные толщи отложений, в которых почти невозможно обнаружить следы живых организмов или сами эти организмы, хотя отлагались они в периоды существования цветущей и богатейшей растительности и не менее богатой фауны. Таковы, например, многие пачки отложений среди неогеновых конгломератов Дарваза и Придарвазья, толщи которых достигают сотни метров. Подобные отложения называют «немыми» (и слои в них, соответственно, — точно «нерасчленёнными»). Богатейшие отложения ископаемых остатков связаны, как правило, с условиями равномерного и достаточно продолжительного осаждения осадков (песков, илов, сапропелей) на дне морей или озёр, причём для хорошего захоронения столь нежного материала, как различные органы растений требуются ещё и условия, исключающие сильное перемешивание осадков при волнении. Другая группа отложений, в которых происходят захоронения — некоторые вулканогенные отложения, прежде всего — вулканические пеплы. Практически невозможно образование продуктивных захоронений в горах, кроме особых участков, связанных с межгорными котловинами. Столь же неблагоприятны условия для захоронения растительных остатков в условиях равнин

в глубине континента, и, особенно, в условиях аридных равнин. Растения могут сохраняться обычно не в виде сколько-нибудь полно представленных побегов (и тем более не целиком), но в виде отдельных органов. Это либо окаменелые остатки древесных стволов, либо листья, либо плоды или соплодия, очень редко — цветки и участки соцветий; наконец, это пыльца и споры. Листья захороняются лишь у листопадных (в том числе и «вечнозелёных») деревьев и кустарников в тех случаях, когда они опадают целиком, а не засыхают по частям на побегах. У трав листья могут захороняться лишь в случае значительного кремневения ещё при жизни (как у некоторых злаков), у крупномерных водных трав (только листья или с частями побегов) и в некоторых иных случаях. У большинства трав невозможно захоронение ни листьев, ни побегов в целом. В богатых захоронениях листьев обычно находятся и некоторые плоды и соплодия, но более обычно плоды и семена захороняются в других отложениях, связанных с отмывкой их водными потоками и сносом в небольшие лагуны или заводи. Пыльца сохраняется также далеко не повсеместно и не у всех растений (например, невозможно захоронение пыльцы тополей).

Не менее существенны для неполноты геологической летописи ограничения чисто таксономические. В условиях отдельного захоронения различных органов даже при использовании самых совершенных современных методик (исследования анатомического строения ископаемых остатков, стоматографический анализ и т.п.) возможности точного определения растений невелики. Кроме того, для более древних остатков зачастую невозможно связать ископаемые виды с современными.

Наконец, очень существенным ограничением является и сам характер эволюционного процесса. Палеоботаники всегда подчёркивали недостаток переходных (промежуточных) форм между таксонами. Причина этого вполне объективна и достаточно проста (переходные формы, как правило, были, видимо, и малочисленными, и существовали очень короткое — в геологическом смысле — время, и, по видимому, на ограниченных пространствах). Обширные ареалы образовывали лишь хорошо обособленные виды, обладавшие, к тому же, и значительной изменчивостью.

Все эти объективные причины сильно затрудняют нам возможности исторического анализа ареалов.

Но всё же он возможен.

Мы можем достаточно основательно, в частности, использовать те, даже довольно разрозненные, данные, что поставляет нам исследование ископаемых флор, которые надёжно свидетельствуют о каком-то достаточно резком изменении общего состава флор (зонального или высотно-поясного их положения). Особенно резкие подобные смены связываются с некоторыми критическими периодами развития биоты, охватывавшими большие пространства (континенты, полушария или сушу почти целиком). Так, на территории Кордильер Северной Америки работами американских геологов и палеоботаников (особенно Дэвида Аксельрода) изучено большое число ископаемых флор, демонстрирующих переход от эоценовых к олигоценовым биотам, а затем характер олигоценовых биот вплоть до рубежа миоцена. Это классическая флора Флорисант, а также флоры Крид, Ласт Ривер Рэндж, Снэйк Ривер, Балл Рэн и многие другие в штатах Колорадо, Невада, Айдахо, Орегон.

Анализ их показывает, что эпоха перехода от эоцена к олигоцену и поздний олигоцен характеризовалась мощным орогенезом в этих районах Америки, интенсивным вулканизмом, сопровождавшимся уменьшением прозрачности атмосферы и, как следствие этого, похолоданием. Более того, этот «олигоценовый кризис» был, по-видимому, почти глобальным, так как в это время началось оледенение Антарктиды, общее понижение уровня Мирового океана (образование мощных ледовых покровов в разных участках Земли, пока ещё, главным образом, в горах). Разумеется, что это не могло не сказаться на составе биот. По существу тропические и субтропические флоры эоцена сменяются в это время в Америке флорами более умеренными и теплоумеренными (а в горах впервые образуются высокогорные, видимо, и холодно-умеренные экосистемы). Ареалы множества групп растений (прежде всего, многих родов), типичных ныне для южных районов Калифорнии, Невады, а также Мексики, были представлены ещё на рубеже эоцена и олигоцена в Орегоне и Айдахо или в олигоцене в Неваде, Колорадо, но с конца олигоцена и в миоцене они уже отступают к югу. Для ряда растений наблюдается также развитие в эоцене на значительном диапазоне высот, а для более поздних периодов — уже только в нижних частях гор (это доказано для видов *Sequoia*, *Sequoiadendron*). Особое богатство ископаемых флор этого района, в которых представлены многие виды хвойных,

многие роды современных широколиственных деревьев, ныне в этих регионах отсутствующих или очень резко локализованных, и, наконец, богатство видов многих кустарников (например, из семейства Rosaceae — виды *Cercocarpus*, *Chamaebatiaria*, *Fallugia*, *Holodiscus*, *Cowanina*), достаточно надёжно классифицированных — вполне подтверждает эти представления об «олигоцене кризисе». Конечно, в первую очередь, это связано с особенностями фоссилизации в этих ископаемых флорах (они, преимущественно, вулканогенные по природе), и именно поэтому в них много очень ярких примеров редукции ареалов родов (близких к части современных видов во многих родах) цветковых растений. Подобные же процессы, хотя и менее ярко выраженные, происходили в этот период и на территории Евразии (особенно хорошо они изучены на территории Казахстана).

Не менее надёжными опорными данными являются сведения по четвертичным и голоценовым флорам Северной Евразии (особенно Европы) и Северной Америки (главным образом, восточным и северо-восточным районам). Это время столь же критических для существования флор событий, и при всём разнообразии возможных объяснений их причин и характера, несомненно, что и здесь мы имеем дело с субглобальным катастрофическим развитием, как палеогеографической среды, так и биот. В результате этого и здесь есть ряд хороших модельных схем развития ареалов видов (причём, либо современных, либо очень близких к современным) многих родов цветковых растений, например, родов *Dryas*, *Betula* грех *Nanae* на отрезках от полутора до полумиллиона лет. Это также позволяет нам использовать эти данные для объяснения ареалов видов и родов растений.

Мы имеем и множество разрозненных более частных случаев ископаемых находок, явно позволяющих нам использовать их для объяснений изменений ареалов. Так, изучая ареалы современных видов, близких к чёрной ольхе, невозможно не учитывать факта, что на территории Ферганы в одном из ископаемых торфяников, в слое, непосредственно предвещающем голоценовый разрез, находится почти сплошная масса разложившейся древесины ольхи (типа чёрной). Ныне в Средней Азии нет ни одного вида ольхи, а ближайшие современные пункты, где встречается ольха, находятся в Северо-Восточном Казахстане (горы Баянаул), где после крупной дизъюнкции встречается ольха чёрная (*Alnus glutinosa*), в Гиркании на южном по-

бережье Каспия, где встречаются два вида ольхи, и в Кашмире, где встречается *Alnus nitida*, вид, непосредственно не близкий ольхе чёрной, хотя и того же круга родства. Естественно, что в данном случае (плохо сохранившаяся древесина) мы не можем говорить точно о том или ином виде современном, но можем считать, что редукция ареала рода *Alnus* в Средней Азии — результат недавнего (видимо, не более чем 15–20 тысяч лет назад) времени.

Именно подобные данные дают нам возможность применять для объяснения особенностей ареала современных видов (и родов) растений и собственные ботанико-географические данные. Это, прежде всего, данные о повторяющихся у разных видов (из самых разных групп) дизъюнкций ареала или о повторении подобных дизъюнкций у ряда близкородственных видов, замещающих друг друга в разных районах Земли (такие виды растений называются **викаристами**, а ареалы их — **викарными**).

В ботанико-географической литературе не раз предпринимались попытки классифицировать некоторые наиболее важные типы дизъюнкций ареалов (особенно интересными были работы Ирмшера, а в русскоязычной литературе — Е.В. Вульфа). Однако в принципе невозможно учесть все возможные типы дизъюнкций ареалов, регулярно повторяющиеся во многих группах в пределах многих регионов Земли. К тому же, огромное число видов так и не охарактеризовано по их географии сколько-нибудь точно (особенно это касается ареалов тропических растений). Кроме того, я думаю, что необходимости в сколько-нибудь полной классификации дизъюнкций ареалов, которая была бы пригодна на все случаи анализа — не существует. Связано это с тем, что для многих, давно изучаемых и хорошо известных типов дизъюнкций ареалов не существует какого-либо одного, единственного объяснения, в котором надёжно бы отразились наши знания о возрасте подобного разрыва ареала, причинах этого разрыва, а также о связях подобных дизъюнктивных ареалов с историей тех или иных флор или типов растительности.

Основные типы дизъюнктивных ареалов

Но, всё же, некоторые основные типы дизъюнктивных ареалов мы можем кратко напомнить и охарактеризовать. При этом следует сразу резко различать типы ареалов **наземных растений** и расте-

ний Мирового океана. Внешне они могут быть довольно близки, но по существу это — совершенно различные типы ареалов. Их можно было бы назвать **континентальными** (или «гейными») и **океаническими** («талассными»). Подавляющее же большинство ареалов растений суши, т.е. континентальных ареалов, мы также должны разделять на две большие группы. Ареалы одних из них разделены пространствами океана и морей, и дизъюнкции в основном связаны с невозможностью современного преодоления диаспорами видов этих крупных водных пространств. Их можно назвать **трансконтинентальными** ареалами (а соответствующие дизъюнкции — **таласогенными**). Второй же тип ареалов — ареалы растений в пределах одного или двух связанных друг с другом связью по суше континентов. Это ареалы **голоконтинентальные** (и соответствующие дизъюнкции в них — **геогенные**). Современные территории разрывов подобных ареалов нельзя связать с невозможностью сплошного расселения диаспор видов на эти территории. Конечно же, и это разделение ареалов достаточно условно, поскольку есть и ареалы с дизъюнкциями, связанными как с современным распределением суши и океана, так и с иными причинами.

Важнейшие типы **голоконтинентальных** дизъюнктивных ареалов таковы:

1. **Аркто-альпийские и аркто-монтанные.** Очень давно изучаемая группа ареалов, первоначально открытая в условиях горной Европы (тип ареала *Dryas octopetala*). Объединяет растения, обладающие ареалами, состоящими из участков в Арктике (и нередко очень обширных) и в горных системах Евразии (нередко только в собственно высокогорьях). Разрыв ареалов здесь охватывает, главным образом, равнинные пространства Евразии, занятые зональной растительностью от тайги до степей, реже, пустынь. Если горные участки таких ареалов связаны только с горами Европы (Пиренеи, Альпы, Карпаты, реже Балканы и Кавказ), то это и будут собственно **аркто-альпийские** ареалы, а если и горы Европы и горы Азии (Южная Сибирь, Монголия, Средняя и Центральная Азия, Хинган, нередко также Гималаи, Тибет, горы Юго-Западного Китая), то такие ареалы — **аркто-монтанно-евразийские**. Аркто-монтанные виды могут быть представлены и в горах Америки (или только в горах Америки — главным образом в Скалистых горах). В последнем случае — это **аркто-монтанно-американские** ареалы. Примером

аркто-монтанно-евразийского ареала с многочисленными дизъюнкциями является ареал *Lloydia serotina*.

Аркто-монтанные ареалы обычно объясняются как ареалы, дизъюнкция в которых — следствие катастрофических событий четвертичного или послеледникового времени. Но возраст видов с такими ареалами, вообще-то, может быть очень различным, и даже возраст образования отдельных фрагментов таких ареалов также может быть различен (в абсолютном исчислении примерно от 10–8 до 0,3–0,01 миллиона лет).

2. Северо-евразийские дизъюнктивные ареалы. Это очень разнообразная группа ареалов, возраст фрагментов и дизъюнкций которых может быть как третичным, так и четвертичным. Наиболее резкими дизъюнкциями характеризуются ареалы, состоящие из участков, приуроченных к двум противоположным океаническим участкам Евразии — атлантическо-европейскому и притихоокеанскому (пацифико-восточноазиатскому). Таков ареал *Hepatica nobilis* s. l. (включая иногда выделяющуюся *H. asiatica*). Разрыв ареала может быть представлен у таких видов (или пар близких видов) либо территорией от Урала до Приамурья, либо даже почти всей Восточной Европой и Сибирью до Забайкалья. Очень близким разрывом ареала обладает, например, *Streptopus amplexifolius*, или пара близких видов *Taxus baccata* (Европа до Прибалтики и Прикарпатья, Малая Азия и Кавказ) и *T. cuspidata* (Приморье, Корея, Восточный Китай, Япония). В зоогеографии подобный тип ареала представляет ареал голубой сороки.

Замечательными разрывами ареала, охватывающими территорию Восточной Европы и Западной Сибири обладают, например, близкие виды рода *Sibiraea* (Rosaceae) — *S. laevigata* (Алтай), *S. tianschanica* (Северный Тянь-Шань — Центральный Китай) и *S. croatica* (Западные Балканы, очень небольшой участок); два очень близких вида *Aquilegia glandulosa* (горы Южной Сибири и Северной Монголии) и *A. transsylvanica* (Восточные Карпаты); два близких вида, иногда объединяемых — *Gymnospermium altaicum* (Алтай, Тарбагатай, Северный Тянь-Шань) и *G. odessanum* (Северо-Западное Причерноморье, Добруджа) из семейства Berberidaceae. У *Waldsteinia ternata* s. l. (Rosaceae) ареал состоит из фрагмента в Восточных Альпах, Юго-Восточных и Восточных Карпатах (*W. trifolia*, если карпатский вид выделяется) и участков ареала в Прибайкалье, Приамурье и на Дальнем Востоке. Несколько меньший разрыв ареала у замечательного

травянистого вида рода *Clematis* — *C. integrifolia*, встречающегося от Восточных Альп до Среднерусской возвышенности и Южной Украины, а затем — на Западном Алтае и в Тарбагатае.

Множество других видов обладают иными, часто также довольно значительными разрывами ареала, например, *Campanula altaica* s. str. (участки ареала: Центральнорусская возвышенность, Южный Урал и — после дизъюнкции — Алтай, Тарбагатай и прилегающие территории), *Symbaria dahurica* (Scrophulariaceae) (отдельные пункты в Кулундинской степи и долине Бухтармы на Южном Алтае и — после перерыва — Даурия, Восточная часть Монголии, Северная Маньчжурия, Приамурье) и многие другие.

3. **Древнесредиземноморские (и древнесредиземные) дизъюнктивные ареалы.** Тоже очень разнообразная группа видов с различными дизъюнктивными ареалами представлена и собственно в Средиземноморье. Часть дизъюнкций здесь связана с разделением частей ареала Средиземным морем (дизъюнктивные ареалы видов, имеющих в Португалии и Испании, а затем — в Марокко, или на всей территории Магриба (Марокко, Алжир, Тунис), дизъюнктивные виды с фрагментами ареала только в Центральном Средиземноморье, например, на Сицилии, а затем — в Северной Африке и т.д.). Многие типы ареалов обладают разрывами и собственно в Северном Средиземноморье, особенно в его более восточных участках. Таков, например, ареал *Biarum tenuifolium* (Araceae) с фрагментами в Испании, Италии и западной части Балканского полуострова. Многие средиземноморские виды имеют оторванные местонахождения в Малой Азии (например, *Cupressus sempervirens*). Восточнесредиземноморские виды (ареалы которых начинаются либо от Италии, либо от Балканского полуострова) нередко имеют оторванные фрагменты ареала во всей Передней Азии и на Кавказе, или в Крыму. Множество древнесредиземноморских видов, распространённых до Южной Средней Азии и Западных Гималаев, также имеют самые различные разрывы ареалов (например, ареал *Morina persica*). Нередки различные разрывы ареала между участками на Кавказе, например, в Дагестане или Южном Закавказье и затем — в Копетдаг-Хорасане и на юге Средней Азии (у *Gypsophila aretioides*, *Onobrychis cornuta*). Множество видов Сахаро-Гобийской пустынной области также имеет дизъюнктивные ареалы (например, ареалы *Tetradiclis tenella*, видов рода *Cynomorium*, близких видов рода *Gymnocarpus* и многие др.).

Средиземноморские и древнесредиземноморские континентальные разорванные ареалы могут быть очень различны по возрасту (от голоценовых до палеогеновых). Так, разорванный ареал такого вида, как *Platanus orientalis* не может быть моложе палеогена, хотя возраст отдельных его фрагментов существенно более молодой (и даже совсем юный). Разрывы ареала в этой группе видов могут иметь самые различные причины — горообразование, изменение границ морских бассейнов, разкая аридизация и т.п.

4. Африканские континентальные дизъюнктивные ареалы. Характер их в пределах Африканского континента может быть совершенно различным, различны форма и размеры ареалов, величина дизъюнкции, а значит и возраст и причины разрыва ареалов.

Довольно значительная группа ареалов связывает средиземноморские территории Африки и Западной Азии и территорию Абиссинского (Эфиопского) нагорья, Сомалийского рога и Эритреи. В основном, связи этих территорий заметны на уровне общих родов (восточноафриканский вид *Juniperus procera* близок к восточносредиземноморскому *J. excelsa*, *Ficus pseudocarica*, растущий в Эфиопии и в Южной Аравии, в горах Йемена, близок к древнесредиземноморскому *F. carica* и др.). Но есть и некоторые общие виды, например, *Celtis australis*, *Sanicula europaea* s. l., *Arabis albida*, *Epilobium velutinum*, *Roemeria hybrida* и др. В горах Восточной Африки (Кения, Килиманджаро, Рувензори, плато Масаи и др.) также имеются некоторые из этих видов средиземноморского родства, причём и их ареалы дизъюнктивные (только в горах, например, тот же *Juniperus procera*). Некоторые дизъюнктивные виды связывают горные флоры Восточной Африки и Южную Африку, часть их общие и со средиземноморскими территориями (виды *Osyris*, *Silene*, *Dianthus* и т.п.), а часть — собственно южноматериковые (виды *Widdringtonia*, *Erica*, *Mesembryanthemum*, *Crassula* и др.). Очень важно, что на высоких горах Западной Африки (Камерун, горы островов Фернандо-По и Сан-Томе) есть дизъюнктивные типы, связующие их флору с горами Восточной Африки, но и типы видов, общих с Южной Африкой и даже близких к средиземноморским (например, виды родов *Succisa* и *Succisella* из *Dipsacaceae*). Единственное хвойное всей тропической Западной Африки — *Podocarpus mannii* (о. Сан-Томе) более близок к южноафриканским (после большого разрыва в ареале рода). В Африке есть многочисленные дизъюнктивные виды (и роды) в составе

тропической флоры. Наиболее крупными дизъюнкциями обладают группы, общие для тропических лесов западной Экваториальной Африки и Юго-Восточной Африки (районы Мозамбика, южной Танзании) с перерывом на большей части Экваториальной Африки.

Многочисленные разорванные ареалы африканских растений неоднократно обсуждались ботанико-географами. Они дают основания утверждать, что древнейшая флора Африки была общей для больших территорий от Средиземноморья до Капа и, может быть, до Мадагаскара, а, следовательно, тропическая (экваториальная) флора этого континента ранее не занимала на нём тех территорий, где она особенно ярко представлена ныне. События, которыми можно объяснить эти перестройки — очень древние (по-видимому, палеогеновые — верхнемеловые).

5. Австралийские континентальные дизъюнктивные ареалы. Даже на столь небольшом континенте, как Австралия, немало дизъюнктивных ареалов у видов самых различных флор. Наиболее обычны здесь случаи, когда территории, на которых не встречаются виды с разорванными ареалами — это пространства Центральной Австралии — Эремеи, аридной территории, обладающей своеобразием и очень бедной. Л. Дильс выделял три типа разорванных ареалов на континенте Австралии, фрагменты ареалов которых есть на разных участках Западной (главным образом Юго-Западной) и Восточной Австралии (например, виды секции *Erythrorhiza* рода *Drosera*, близкие виды рода *Banksia* из *Proteaceae* и др.). Но есть и дизъюнктивные ареалы, связующие, главным образом, Северо-Восточную Австралию и небольшие горные территории в центре Эремеи. Время большинства дизъюнкций в Австралии, безусловно, значительно, поскольку аридные территории на Австралийском континенте развиты давно.

6. Северо-американские континентальные дизъюнктивные ареалы. Это целая группа самых различных по возрасту и причинам дизъюнкций ареалов, объединяющих самые различные виды Северной Америки и по возрасту и по положению в растительном покрове.

В Северо-американской флоре много видов, обладающих различными далеко оторванными от основных территорий местонахождениями и фрагментами ареалов в бореальных частях Америки (особенно в приатлантической Северо-Восточной Америке). Около 100 видов обладают подобного рода ареалами (например, ареал *Draba*

luteola s. l.). Другая группа дизъюнктивных ареалов, близких по природе, объединяет виды, встречающиеся в южных областях Северной Америки и после дизъюнкции в прибрежно-океанических участках Северной Атлантики, такие, например, как папоротник *Woodwardia areolata*. Как те, так и другие типы ареалов объясняются, в основном, сложной четвертичной историей Северной Америки. Так же объясняются и многие дизъюнктивные ареалы растений Скалистых гор. Но в западной части Северной Америки много дизъюнктивных ареалов у видов ксерофильных флор, объединяющих многие территории Запада США с более южными территориями, вплоть до центральной Мексики. Это **мадреанские** дизъюнктивные виды (связанные с историей Мадреанской третичной флоры).

7. **Северо-Южноамериканские дизъюнктивные ареалы.** Обе Америки, ныне имеющие континентальную связь, долгое время были разделены океаническими преградами, причём существовал и независимый континент Центральной Америки. Тем более интересны многочисленные типы дизъюнктивных ареалов, связывающих оба континента. Большая часть таких ареалов сформировалась в результате формирования Кордильерских горных цепей обоих континентов. Основная часть растений, распространённых в обеих Америках, ныне представлена разными видами на отдельных континентах, принадлежащих к одним родам, реже к одним секциям родов, и особенно редки ареалы, образованные одним и тем же видом (например, *Bartsia alpina*). Обычным примером таких дизъюнктивных ареалов служат ареалы видов, родственных *Juglans nigra* — одному из широко распространённых североамериканских видов, после дизъюнкций встречающихся, например, в Боливии в расе, весьма близкой собственно к *J. nigra*. Более сложными являются случаи дизъюнкции ареалов родов (или групп видов), представленных не только в Кордильерах, но и в различных районах Южной Америки, не связанных с Кордильерами (Гвианское нагорье, участки Бразильского нагорья). Все случаи амфиамериканских связей широко обсуждались американскими ботаниками, причём были обнаружены доказательства различного возраста таких связей, хотя преобладают здесь связи с событиями третичного времени.

8. **Биполярные дизъюнктивные ареалы.** Этот редкий, но чрезвычайно интересный случай континентальных дизъюнктивных ареалов объединяет виды с ареалами, состоящими из участков в

Арктике (и иногда в горах Северного Полушария) и в южных регионах суши, наиболее близких к Антарктике (особенно в Чили и Патагонии или в южных районах Новой Зеландии). Таков, например, ареал одного широко распространённого в Евразии вида осоки — *Carex microglochin*, и ещё нескольких осок, в том числе *C. capitata*, *C. magellanica*, злаков: *Vahlodea atropurpurea*, *Phleum alpinum*, *Alopecurus alpinus*, *Trisetum spicatum* s. l., а также *Primula farinosa* s. l. (var. *magellanica*!), *Draba incana* s. l., *Gentiana prostrata* и др. (всего таких до 16 видов, не считая видов мхов и папоротникообразных). Происхождение этих ареалов объясняли по-разному: как следствие сплошного распространения за длительные отрезки времени по горным системам, как следствие политопного происхождения видов в разных сходных по климату странах, как результаты заносов (птицами, морскими течениями, айсбергами и т.д.). Несомненно, что роль случайных заносов здесь не невероятна, но следует обратить внимание на то, что часть подобных растений достаточно хорошо обособлена от северных близких видов или рас (например, группа видов *Empetrum rubrum* s. l.). Кроме того, очень различны и сами эти виды по положению в системах соответствующих родов (*Primula farinosa* s. l. и *Draba incana* — не сравнимы, скажем, с *Carex microglochin* или *Vahlodea atropurpurea*). У части видов, к тому же есть «промежуточные» местонахождения в Кордильерах и в Северной и Южной Америке.

Есть, разумеется, и иные типы голоконтинентальных дизъюнктивных ареалов, прежде всего, различные южноазиатские и афрозазиатские.

Важнейшие типы **трансконтинентальных** дизъюнктивных ареалов следующие:

9. **Атлантические дизъюнктивные ареалы.** Ареалы, состоящие из фрагментов разной величины по обе стороны Атлантического океана в северной его половине от Арктики до экваториальных широт. Возраст их, преимущественно, позднетретичный и четвертичный. Связь Северной Америки через Гренландию или южнее её с районами Атлантической и Северо-Западной Европы устанавливалась в четвертичном периоде, видимо неоднократно, возможно, что и в плиоцене подобная связь (особенно в высоких широтах) существовала не один раз. Подобными ареалами, когда ос-

новой крупный фрагмент ареала представлен в Северной Америке, а единичные местонахождения в Европе приурочены к Ирландии (или и к Шотландии) обладают *Spiranthes romanzoffiana*, *Eriocaulon sexangulare*. Более широко в Атлантической Европе (а иногда и до Восточной Европы) распространены *Lobelia dortmanna*, *Carex hostiana*, *Lycopodium inundatum*, *Najas flexilis*. С другой стороны, некоторые европейские виды с более широким распространением представлены в Северной Америке немногими местонахождениями на атлантическом побережье (*Arenaria norvegica*, *Potentilla anglica*, *Pedicularis sylvatica*, ряд осок). Совершенно иную группу представляют виды с амфиатлантическим ареалом, в Европе встречающиеся только в Средиземноморье — *Spartina alterniflora*, *S. patens*, или на побережьях Атлантической Европы, Балтики и Средиземноморья — *Puccinellia maritima* s. l. Правда, в этом случае чаще мы имеем дело с викарными близкими видами, например, *Comandra elegans* (Средиземноморье) — *C. umbellata* (Атлантическая Северная Америка) из Santalaceae.

10. Южноамериканско-(западно-)африканские дизъюнктивные ареалы. Как правило, представлены ареалами родов, которые при обширном распространении в Южной Америке имеют отдельных представителей в Африке. Часто это — единственные представители соответствующих семейств в Африке.

Так из семейства Sactaceae (северо-южноамериканского) род *Rhipsalis* имеет один вид в Экваториальной Африке (а также на Мадагаскаре и, видимо, на Цейлоне (Шри-Ланка)).

В центрально-южноамериканском семействе Vochysiaceae род *Erismadelphus* имеет один вид в Западной Экваториальной Африке.

В центрально-южноамериканском семействе Bromeliaceae род *Pitcairnia* представлен одним видом в Западной Африке.

Семейство Caricaceae (2 рода в Америке) имеет два вида рода *Cylicomorpha* в Камеруне и в Восточной Африке.

Род пальм *Elaeis* (принадлежащий к целиком американской трибе *Attalleae*) состоит всего из двух видов *E. oleifera* (Амазония) и *E. guineensis* (настоящая масличная пальма, широко культивируемая) в Западной Африке.

Такие же отношения в родах *Symphonia* и *Vismia* из Hypericaceae (Clusiaceae), *Copaifera* (Leguminosae), *Heisteria* (Oleaceae), *Annona* (Annonaceae), *Olyra* (Gramineae), но здесь обычно более широкое

распространение южных видов в Африке (и иногда на Мадагаскаре). Вообще ещё А. Энглер считал, что до 87 родов цветковых имеют родственные виды в Америке и Африке, а 85 видов из разных родов общи этим флорам (но по поводу них у большинства ботаников сложилось мнение, что это в основном заносные виды). Но замечательно и то, что в Америке (главным образом, Южной) и в Африке есть 5 только этим континентам свойственных родов мхов (например, род *Rigodium*).

Эти ареалы обсуждаются ботаниками давно, сводные работы по проблеме южноамериканско-африканских связей принадлежат многим крупным ботаникам (в том числе А. Энглеру). Особенно оживлённо они обсуждались в связи с теорией дрейфа материков А. Вегенера в 20-х годах XX века. Судя по рангу связующих групп, и, несомненно, давнему обособлению флор в целом — время существования общих связанных ареалов очень древнее (не ранее верхнего мела), даже если лишь немногие виды с подобными связями достоверно не являются заносными.

К этим типам разъединения ареалов принадлежат и некоторые ареалы разных таксонов, либо связующих флоры Южной Америки и Мадагаскара, минуя Африку (например, ареалы близких монотипных родов *Ravenala* (Мадагаскар) и *Phenakospermum* (Гвианское нагорье)), либо общих Южной Америки, Южной Африке и Мадагаскару.

11. **Амфиберингийские дизъюнктивные ареалы.** Связывают Северную (чаще Северо-Восточную) Евразию и Северную (главным образом Северопацифическую) Америку. Строго берингийские виды, при этом часто ограничены в Азии только Чукоткой (реже и Анюйским нагорьем), а иногда только островом Врангеля (*Stellaria dicranoides*, *Puccinellia wrightii*, *Salix phlebophylla*, *S. rotundifolia*, *Cardamine purpurea*, *Draba stenopetala*, *Erigeron compositus*, *Antennaria friesiana*, *Artemisia globularis* и др.). Но подобные же ареалы бывают и у видов, в пределах Азии более южного, притихоокеанского распространения, включая на севере территории только «Хультении» (Камчатка, Командоры, Алеутские о-ва) или Северной Охотии (*Dicentra peregrina*, *Acomastylis rossii*, *Vupleurum americanum* и др.). Возраст многих из подобных ареалов оценивается очень по-разному — от позднечетвертичного до голоценового.

Для большинства собственно берингийских видов Э. Хультен предполагает именно голоценовый возраст разрывов, с чем не согла-

сен, например, Б.А. Юрцев. Но то, что причиной современных разрывов ареала здесь выступают события, связанные с историей Берингийской суши, как широкого соединения Северо-Востока Азии с Северо-Западом Америки — безусловно.

В Северной Азии есть и виды, связывающие её с флорой Америки, которые обладают значительно более обширными фрагментами (или небольшими, но сильно удалёнными от океана в Азии) ареала в Восточной Сибири (и иногда в Арктике), а затем столь же обширными, или, напротив, значительно меньшими фрагментами ареала в западной части Америки. При этом они, как раз не встречаются на крайнем Северо-Востоке Азии. Часто такие виды представлены на территории обоих континентов близкими викарными расами (*Chamaerhodos sabulosa* и *Ch. nuttallii*, *Krascheninnikovia* (или *Eurotia*) *lenensis* и *K. lanata*, и др.). Их возраст, разумеется, более почтенный.

12. **Восточноазиатско-североамериканские дизъюнктивные ареалы.** Это очень обширная группа трансконтинентальных ареалов. Впервые точно оценил значение трансконтинентальных связей Азии и Америки Йозеф Цуккарини, завершавший обработку «Флоры Японии», начатую совместно с Ф. Зибольдом. Но специально занимались этим Аса Грей и К.И. Максимович, особо подчеркнувшие преобладание во флоре Восточной Азии видов и родов, ныне встречающихся в Америке главным образом или исключительно в восточном, атлантическом секторе Северной Америки. По большей части, это викарные виды или виды, не слишком близкие, но из родов, ограниченных только этими территориями (виды родов *Liriodendron*, *Sassafras*, *Diphylleia*, *Hamamelis*).

Есть немало подобных связей и с видами, встречающимися в Америке на притихоокеанских территориях, или одновременно и с видами в западном и в восточном секторах Америки (виды родов *Torreya*, *Chamaecyparis*, *Tsuga* и др.). Фрагменты ареалов или ареалы близкородственных таксонов в Азии в подобных случаях могут очень сильно отличаться, например, быть только японскими или японско-восточнокитайскими, центрально-югозападно-китайскими или доходить также до Гималаев. И на более северных участках Восточной Азии могут встречаться подобные типы, например, в паре близких видов *Lonicera tolmatchevii* (Сахалин) — *L. chamissoi* (притихоокеанские районы Северной Америки).

Возможное происхождение и возраст подобных дизъюнктивных ареалов широко обсуждались в литературе. Ещё Аса Грей объяснял подобные ареалы происхождением данных таксонов в высоких широтах Арктики в третичное время. Поскольку преобладают в этом случае группы, значительно более полно развитые в Азии, предполагалось также, что подобные ареалы могли образоваться и расселением из Восточной Азии через древнее соединение суши (в границах Берингии) ещё в палеогене (или даже ранее). Допускалось при этом и встречное расселение из Америки. В любом случае, ареалы подобных таксонов не могут быть моложе палеогена, а для некоторых таксонов уже, в сущности, доказано параллельное развитие близких групп на обоих континентах, начиная с верхнего мела, но — на значительно больших пространствах, занятых предковыми типами.

13. **Южно-океанические (антарктические) и океанические дизъюнктивные ареалы.** Тоже очень обширная и разнородная группа ареалов, главным образом родов (и даже семейств), реже — видов цветковых растений. Собственно антарктическими ареалами в этом случае можно называть ареалы видов и родов, встречающихся в Новой Зеландии или на ближайших островах (реже, вместе с Тасманией), на крайнем юге Южной Америки (Патагония, Южные Анды, Огненная Земля) и на некоторых островах севернее Антарктиды (Кергелен, Маккуори, Южная Джорджия), реже Фолклендские острова, южные участки Австралии. Таковы ареалы *Blechnum penna-marina*, *Ranunculus acaulis*, *Geum parviflorum*, *Tillaea maschata*, *Callitriche antarctica*, *Hebe elliptica*, а также родов *Rostkovia*, *Marsippospermum* (Juncaceae), *Jovellana*, *Ourisia* (Scrophulariaceae), *Donatia* (Donatiaceae, близкое к Stylidiaceae) и др.

Подобными же разрывами ареала, но при большем распространении на материке Южной Америки, иногда в Австралии и Новой Гвинее или в Океании обладает ещё значительное число родов — *Nothofagus*, *Drimys*, *Colobanthus* (Caryophyllaceae), *Eucryphia* (Eucryphiaceae, близкое к Cunoniaceae), *Azorella* (Umbelliferae), *Hebe* (Scrophulariaceae), *Luzuriaga* (Philesiaceae, близкое к Smilacaceae) и др.

Безусловно, что часть подобных ареалов можно объяснить существованием древней антарктической флоры на ещё покрытой оледенением Антарктиде, или на значительно большем материке Гондвана, объединявшем Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию и, возможно, Южную Африку. И в том, и в другом случае это или со-

бытия не ранее нижнего мела (если речь идёт о разделении Гондваны) или верхнего мела и палеогена, если ориентироваться на оледенение собственно Антарктиды. Именно подобным образом объяснял данную группу связей южных материков ещё Д. Гукер, не имея, разумеется, никаких палеогеографических подтверждений своей гипотезы.

Но для целого ряда подобных групп (особенно, крупных родов) возможно совершенно иное объяснение — происхождение предковых типов этих групп на значительно более северных (практически тропических) территориях и их параллельное развитие на южных материках и островах по мере расселения к югу. И в этом случае разрывы ареалов очень древние.

Ещё более разнообразны многочисленные разрывы ареалов родов и видов между различными частями материков и островами Тихого океана, а в какой-то мере и Атлантического океана. Наиболее удивительны и сложны для объяснения азиатские, юго-восточно-азиатские и австралийские связи флоры Гавайских островов, новозеландские связи во флоре островов Хуан-Фернандес, общие эндемичные роды для Новой Каледонии, Фиджи и Новых Гебрид (в первую очередь, из-за очевидной, относительной, конечно, молодости большей части архипелагов и Новых Гебрид, и Фиджи). Очень интересны также южноамериканские и полинезийские (пацифически-океанические) связи эндемичных родов во флоре острова Святой Елены в Атлантическом океане. Многие из этих связей чрезвычайно древние, но, в то же время, во флорах островов Мирового океана немало и, безусловно, более молодых свидетельств расселения как видов, по-видимому, хорошо разносимых с океаническими водами (типа ряда видов рода *Ipomoea*), так и сорных и заносных видов (связанных с расселением с помощью человека).

Конечно же, перечисленными группами дизъюнктивных ареалов далеко не исчерпывается их разнообразие. Особенно плохо до сих пор изучены ареалы тропических видов, как на отдельных континентах, так и по архипелагам и островам Мирового океана. Исключительно сложны и многообразны разрывы ареалов растений на пространствах от Юго-Восточной Азии до Новой Гвинеи и Австралии.

Но и сказанного выше достаточно для того, чтобы утверждать, что ботанической географией накоплен уже значительный фактический материал по разнообразным дизъюнкциям ареалов, позволяющий решать многие теоретические проблемы, и использовать уже

известные массивы информации для расшифровки истории флор различных регионов Земли.

Но далеко не все ботаники удовлетворяются методом анализа дизъюнктивных ареалов. Наиболее образно выражал эту неудовлетворённость Э. Хультен. В 1937 г. он опубликовал чрезвычайно интересную работу «Опыт истории арктической и бореальной биоты во время четвертичного периода». В этой работе Хультен принципиально считает неприемлемым метод анализа дизъюнктивных ареалов, называя его «романтическим», основанным на редких, резко выделяющихся фактах. Напротив, по его мнению, следует основываться на основной массе данных, которые могут дать ареалы непрерывные или с небольшими разрывами ареалов, которые он считал несущественными. В пределах этих ареалов, основываясь на общей их форме, протяженности и ширине, следует выделять более или менее однородные группы, которые Хультен назвал «эквиформными». Таких групп (типов ареала) в северных флорах Хультен выделил 35. Конечно, в условиях работы с бедными и довольно однородными флорами на относительно однородных территориях, объективно Хультен был прав, и позицию его понять нетрудно. Но с конкретными методами обобщения ареалов, которые использовал Хультен, согласиться невозможно, и это не замедлили показать многие русские ботаники (Ю.Д. Клеопов, М.Г. Попов, В.Н. Васильев и др.). К тому же, Хультен полагал, что на тех территориях, где он работал, все особенности современных ареалов определяются невозможностью существования столь обширных ареалов растений в течение четвертичного периода с его резкими катастрофическими сменами среды обитания. Поэтому он предложил оценивать для различных эквиформных типов ареала, прежде всего — способность видов восстановить утраченные в четвертичное время обширные прошлые ареалы (главным образом, широко узкие, а долготно вытянутые). Хультен разделил поэтому виды бореальных флор на **ригидные** (жёсткие), которые в течение четвертичного времени потеряли большую часть ранее существовавших экотипов (т.е. резко обеднённые и по генотипу), и на **лабильные** (пластичные), сохранившие в более южных или, главным образом, на берингийских, для арктических видов — восточных территориях, большинство экотипов и форм. В результате, первые не смогли восстановить прежние ареалы, а вторые восстановили их, главным образом, за счёт однонаправленных широтных (к западу или к востоку

от притихоокеанских территорий) миграций. Конечно, каких-то особых доказательств обеднения гено типа (или биотической и экотипической структуры видов) у Хультена не было. Но наиболее странной представлялась принципиальная позиция Хультена в отношении анализа родственных связей исследуемых видов. Он полагал, что родство видов северных флор, столь сильно нарушенных в четвертичное время, выяснить невозможно, а, следовательно, его и учитывать незачем. Эта позиция для российских исследователей тоже была, по меньшей мере, странной, особенно в сочетании с многочисленными фактическими ошибками, допущенными Хультенем.

Но всё же было в этой позиции и рациональное зерно. В условиях бедных и однообразных флор, конечно же, кроме анализа дизъюнктивных ареалов, следует анализировать и эквиформные группы сплошных ареалов; следует анализировать ареалы видов и в отношении их ригидности (богатству или бедности расового и экотипического состава, популяционной структуры, как это можно называть ныне).

Недаром, в сущности, те же принципы были заложены в возникшей в 50–60-е годы координатной характеристике ареалов растений Севера, т.е. в анализе ареалов по зональным (широтным) и секторальным (долготным) параметрам. Для этой системы анализа ареалов много сделал Б.А. Юрцев. Но справедливости ради, следует указать, что и Юрцев, и видимо, даже Хультен в этом случае освоили принципы классификации ареалов уже отработанные специалистами по низшим растениям, мохообразным и грибам, где, в частности, зональный анализ ареалов был предложен ещё классиками географии растений. Дальнейшее развитие теории типа ареала привело к тому, что как координатный, так и эквиформный анализ ареалов стали, в сущности, равноценными целому ряду иных типов анализа (Юрцев, Камелин, 1990), и все эти различные варианты могут в разных сочетаниях применяться для решения тех или иных проблем, особенно при анализе флор.

Вторично-изменённые ареалы

В наше время, когда разнообразная деятельность человеческого общества стала воистину «геологическим фактором» (В.И. Вернадский), уместно напомнить о том, что ещё полтора века тому назад Д. Гукер отмечал, что за какие-то 40 лет растительность острова

Мадейра претерпела такие изменения, которые «при действии естественных природных причин следовало бы измерять геологическим хронометром». Речь шла о целенаправленном сведении лесов на острове и создании на их месте обширных плантаций культурных растений (с их сорняками, которые свободно расселялись по свободным местам). Шедшее при этом резкое изменение растительности, несомненно, привело к уничтожению многих элементов флоры, и, даже если они не встречались только на Мадейре и были, разумеется, уничтожены, то всё же Мадейра перестала быть частью их ареала. Подобных фактов как на островах Атлантического, так и Тихого океана было уже в прошлом веке предостаточно (о. Святой Елены, о-ва Хуан Фернандес, о. Пасхи и т.д.). Но, конечно же, столь же сильные изменения очертаний ареалов за время деятельности человека в колыбелях его цивилизации (Средиземноморье, Передняя и Средняя Азия, Балканы, Северная Индия, Китай) привели к тому, что для многих растений этих стран мы, в сущности, уже не можем с точностью определить ни форму, ни размеры исходных ареалов. С другой стороны, именно растения из этих регионов, в качестве сорных в посевах зерновых и бобовых, в качестве компонентов сена и других запасов кормов получили широчайшую возможность расселения вместе с человеком, с его земледельческой культурой и животноводческим освоением различных территорий. Поэтому не только лесную растительность Греции съели козы, но и благодаря козам, овцам и коровам многие регионы Европы обогатились восточно-средиземноморскими сорняками и заносными видами, которые ныне мы с трудом воспринимаем как что-то неестественное на европейских лугах или в европейской лесостепи. О перемещениях же растений между разными регионами Древнего Средиземья от Испании и Марокко до Кашгарии, Гималаев и Тибета, но также и до Эфиопии и Йемена ныне мы не вправе делать сколько-нибудь серьёзные предположения, поскольку надёжных фактов у нас нет. Между тем, всё это — свидетельства значительных изменений ареалов в новейшее время. Более того, для значительного числа видов в Западной и Центральной Европе накоплены и за историческое время надёжные свидетельства о их распространении на территории, где они ранее не обитали (*Senecio vernalis*, *Impatiens parviflora*, *Elodea canadensis*, *Matricaria inodora*, *Chamomilla suaveolens*, *Galinsoga parviflora* и др.). Причём, даже если проникновение на какую-либо территорию этих

видов первоначально, безусловно, было связано с деятельностью человека (в том числе и сознательной), то собственно широкое их распространение шло уже естественным путём, хотя и по изменённым местообитаниям.

Все эти данные приводят нас к необходимости различать **первичные** (сформировавшиеся без участия человеческой деятельности) и **вторичные** (созданные в значительной мере или даже почти нацело как результат человеческой деятельности) **ареалы**. При этом вторичные ареалы не обязательно могут быть более широкими, чем первичные, но и существенно меньшими, чем исходный первичный и даже дизъюнктивными.

Но и от тех и от других ареалов следует отличать ещё один тип ареала — **культигенный**. Это ареал, который занимает тот или иной вид растения в сознательной культуре его человеком. Сознательная интродукция и культивирование растений начались очень давно, во всяком случае, до начала письменности (поэтому относительно происхождения многих культурных растений у нас нет точных сведений, но почти у каждого цивилизованного народа сохранились легенды и мифы о получении ими культурных растений от богов или каких-то героев, часто иноплеменных).

За время сознательной хозяйственно-культурной истории человечества было освоено в интродукции и культивировании с хозяйственными целями огромное число видов растений. Жизнь человека, прежде всего, основана на употреблении в пищу, для строительства, для множества иных нужд, включая и содержание домашних животных, множества видов растений. И, хотя основной ассортимент возделываемых растений — достижение самых ранних этапов развития человеческого общества, основная часть интродукционных достижений человечества всё же отражена и в исторических документах. Именно по ним, особенно после открытия Америки, мы можем оценить общие итоги этой огромной деятельности.

Несмотря на то, что ныне человек возделывает в разных целях не более 2000 видов растений, общее число интродуцированных видов в разных регионах Земли исчисляется не менее чем 30000 видов (около 10% флоры сосудистых растений). Разумеется, что у большинства этих видов ареал существенно изменился (и появилась культигенная часть ареала). Есть ныне и виды растений, сохранившиеся только в культуре — это целый ряд культурных растений, не

имеющих дикого предка (*Triticum aestivum*, *Hordeum vulgare*, *Zea mays* и др.), но это и ряд растений, сохранившихся только в ботанических садах (*Franklinia alatamaha* из атлантической юго-восточной части Северной Америки).

Почему же мы в этом случае всё же особо выделяем ареал этих видов как культивируемый? Потому что условия произрастания большинства видов в культуре всё же задаются человеком. Человек не только выполняет некоторый минимум агротехнических мероприятий, которые ограждают возделываемый вид от неблагоприятных экстремальных условий среды, но и ограждает культурное растение от конкуренции иных видов, способствует опылению растений, их осеменению и т.д. Всё это позволяет существовать многим видам далеко за пределами их первичного ареала, но только при помощи человека.

Ареалы надвидовых таксонов

(групп родственных видов, родов, семейств растений)

Как ясно из вышесказанного (в отношении анализа дизъюнктивных ареалов), мы имеем полную возможность изучать не только ареалы видов, но и ареалы различных родственных групп видов (или полагаемых таковыми), а также родов, триб, семейств и, вообще, любых надвидовых таксонов.

В первую очередь, это ареалы **родов растений**. В случае если род составлен одним, единственным видом — ареал этого вида и есть ареал рода. В большинстве случаев род составлен несколькими видами (наиболее обычны роды, составляющие совокупность 5–50 видов, но есть и огромные роды, число видов в которых достигает 1 000–2 500 видов). В этом случае, общий ареал рода представляет сумму ареалов всех его видов. Поскольку род, в большинстве случаев достаточно естественная группа родственных видов (даже если они и не происходят от одного предкового типа), многие биогеографы (особенно зоологи, а среди них — энтомологи) считают именно изучение и анализ ареалов родов — важнейшей частью биогеографического анализа. Но столь же обоснованно мы можем анализировать и секции, и серии родственных видов внутри рода.

И группы родственных родов — трибы, подсемейства и семейства мы также имеем возможность и достаточно точно изучать, и

анализировать по характеристикам их ареалов. Правда, если число видов сосудистых растений с обширными (почти космополитными или пангейными) ареалами ничтожно, среди родов таковых значительно больше, а среди семейств сосудистых растений уже большинство имеют обширнейшие ареалы. Это и **пангейные** (занимающие всю сушу) семейства, такие как Compositae, Gramineae, Cyperaceae, Cruciferae, Umbelliferae, Fabaceae, Rosaceae, Juncaceae и др., либо **почти пангейные** (в том числе такие небольшие семейства как Lobeliaceae, Oxalidaceae), либо отсутствующие лишь на одном (двух) небольших континентах, либо тропические (и с заходами в субтропики и умеренные регионы Северного и Южного полушария, например, Murtaceae), либо преимущественно голарктические с далёким проникновением в тропики или на южные оконечности суши (например, такие небольшие семейства, как Fagaceae и Salicaceae). Есть и большое число семейств с обширнейшими ареалами, обнимающими тропики и южные материки (тропико-австрогейные ареалы). Но, конечно, немало и семейств, эндемичных для относительно небольших участков Земли. Так, для Восточной Азии эндемичны более 30 семейств, для Сонорского (или Мадреанского) региона на юго-западе Северной Америки с частью Центральной Америки эндемичны 6 семейств.

Мы можем в какой-то мере охарактеризовать и ареалы порядков и даже подклассов цветковых растений, но они уже практически полностью пангейные. Поэтому картирование подобных ареалов исключительно трудоёмкое и даёт не столь много материала для рассуждений.

Ареал таксонов любого ранга выше вида, конечно, является суммой ареалов составляющих видов, но в этом случае он обычно не является интегрированным выражением всех биологических свойств видов, реализованных на той или иной территории. Хотя одним из основных положений географо-морфологического метода систематики является постулат о невозможности совмещения ареалов близкородственных видов (рас), но в большинстве случаев (и в небольших, а тем более в крупных родах) совмещение, перекрытие ареалов на части территории есть. Связано это обычно с различным возрастом родственных видов. И хотя картографические приёмы обработки данных по ареалам таксонов выше вида остаются теми же, что и для ареалов видов, анализ границ общего ареала и особенно

анализ структуры ареалов (особенно многовидовых родов и семейств) в корне отличен.

Во-первых, здесь невозможна строгая экологическая интерпретация многих границ ареала, особенно климатическая. Ведь ареалы образуют виды с заведомо различной экологией, и при этом, несомненно, когда-то непосредственно (или через посредство предковых типов) конкурировавшие на какой-то части территории общего ныне ареала таксона. А темпы эволюции в разных группах оценить дифференцированно для разных по возрасту, да и по всей сумме биологических свойств видов, мы обычно не можем.

Во-вторых, во многих частях общего ареала многовидовых родов на одной и той же территории распространены нередко очень различные по степени родства виды, часто хорошо биологически изолированные, но с довольно сходной экологией.

Однако как это нередко бывает при переходе на более сложный объект исследования, при анализе ареалов надвидовых таксонов у нас появляются и совершенно новые возможности анализа. В случае если ареал рода или иного более крупного таксона в разных частях общего ареала образован разным числом видов, заведомо различных по толерантности, но всё же родственных в разной степени, мы получаем возможность анализировать весь ареал по насыщенности видами в разных его частях, и — при достаточно полных данных — говорить о **современных центрах (или центре) многообразия видов** в данном ареале рода, трибы, семейства. Закономерности, которые мы при этом отмечаем, могут быть очень различными (например, ареалы родов *Verbascum*, *Onobrychis*, *Cousinia*, *Erica*, *Salvia*, семейств *Dipsacaceae*, *Nepenthaceae*, *Pandanaceae*, *Palmae*).

Далее мы обычно стремимся понять, являются ли современные центры многообразия видов в ареале крупного таксона — **центрами видообразования** этого таксона (и с какого времени), и не могут ли они свидетельствовать нам место происхождения этого таксона. При этом мы, конечно, стремимся также сравнить ряд различных таксонов по сходным центрам многообразия видов, чтобы понять, почему это возможно именно для этих таксонов, а не для большинства других — и с точки зрения географических факторов, и по экологии видов, образующих эти центры, и по сравнительной оценке родственных связей (а значит по возрасту группы в целом).

Но, разумеется, мы во многих случаях убеждаемся и в том, что современные центры многообразия связаны с видообразованием именно в этом регионе и сохранением в них многих древних, обособленных от большинства видов, типов. Так, в роде *Pinus* чуть более 100 видов, причём особая концентрация современных ареалов видов наблюдается, с одной стороны, в районе юго-запада Северной Америки и Мексики, а с другой стороны, в Юго-Западном и Южном Китае. Но и в том и другом случае, наряду с этой концентрацией довольно близкородственных видов, здесь есть и древние обособленные типы рода, а некоторые группы, наоборот, не представлены. Сходны отношения и в роде *Quercus*, но при этом род *Quercus* значительно богаче, чем сосны, представлен на территориях южнее Китая, хотя и в том и в другом случае именно на этих более южных территориях имеются и особенно резко обособленные (и, видимо, очень древние) родственные таксоны (*Ducampopinus* для *Pinus*, *Lithocarpus* и ещё более древний *Trigonobalanus* — для *Quercus*). А сколько в этом случае мы не знаем (или плохо знаем) ископаемых видов!

И интерпретация дизъюнкций в ареалах родов и семейств, разумеется, весьма отличается от дизъюнкций ареалов видов. Мало того, что дизъюнкции здесь обычно значительно более древние, объясняемые уже не столько современными, но прошлыми очертаниями континентов. Но ещё чаще дизъюнкции здесь связаны с распространением далеко не близкородственных видов, а в этом случае мы не имеем права говорить о некогда сплошном ареале вида, связующем через места разрыва ареалов ныне представленные фрагменты ареалов. Конечно, если нет достоверных ископаемых остатков данного таксона на территории современной дизъюнкции.

Вообще, в большинстве случаев, признаками редукции ареалов на тех или иных территориях для крупных таксонов, мы можем считать лишь палеоботанические свидетельства наличия того или иного вида этого таксона, и то лишь в случаях, когда этот таксон и ныне представлен на всех территориях вокруг анализируемой (как в случае с родами *Pinus* и отчасти *Quercus* на территории Средней и Центральной Азии). Но и в этом случае мы не всегда точно знаем, редукция ареала каких (или какого) видов из каких групп рода образовала современную дизъюнкцию. И, наконец, современное сужение до небольших (узколокальных) ареалов какого-либо рода, даже если оно документировано и палеоботаническими свидетельствами, далеко

не всегда свидетельствует вполне о том, что этот ареал — наследие прежнего обширного ареала. Так, современные ареалы *Ginkgo biloba* (одновременно — редуцированный ареал целого семейства и класса) и *Metasequoia glyptostroboides* (одновременно ареал рода) всё же не могут быть вполне доказательно интерпретированы как ареалы некогда широко распространённых видов, но явно доказаны как резко редуцированные ареалы семейства или рода.

Таким образом, специфика анализа ареалов крупных (надвидовых) таксонов весьма значительна.

Ареалы растительных сообществ (и синтаксонов растительности)

В принципе, любой конкретный фитоценоз — вполне индивидуальный объект и как таковой не может быть объектом картирования. Но уже на уровне ассоциаций (даже в наиболее дробном понимании этого синтаксона) возможно говорить о том или ином ареале, свойственном этим синтаксонам. Формации, а также группы и классы ассоциаций при доминантной системе классификации, равно как и союзы, порядки — в классификации флористической — безусловно, вполне географическое явление, и легко могут быть закартированы. Мы можем, например, закартировать как все боры-брусничники, так и все боры-брусничники с пятнами неморальных элементов (сложные боры) на территории Северо-Запада России, и получить хорошо различающиеся ареалы. Более того, например, в Южном Казахстане, в хребте Сырдарьинский Каратау (и только здесь) нередко встречаются ценозы высокого полукустарника (почти кустарника) *Lepidolopha karatavica* (Compositae) с участием характерного вида *Jurinea suffruticosa*, ряда низких многолетних злаков, как степных (*Festuca valesiaca*), так и полусаванновых (*Poa bulbosa*), многих однолетников и эфемеров и др. Мы можем закартировать все эти участки и наглядно убедиться, что на участке примерно в 250 км по протяжению хребта, где встречаются эти сообщества, есть пространство примерно в 50 км длиной, где нет сообществ *Lepidolopha*, ни каких-либо подобных ценозов, т.е. выявить явную дизъюнкцию (хотя и небольшого размера).

Конечно, изучение географии синтаксонов — исключительно трудоёмкое занятие. Здесь, как правило, для синтаксонов ранга ниже

формации невозможно употребление какого-либо накопленного старого материала (если только это не детальные описания хорошего геоботаника, использовавшего такие же методы, как и ваши). А ведь в случае с ареалами видов мы используем (перепроверяя) надёжный гербарный материал. Очень сложна в этом случае и проверка чисто литературных данных (без конкретных описаний). Но всё же все эти трудности преодолимы.

Картирование синтаксонов более высокого ранга лежит в основе большинства геоботанических карт, и использование этих данных и перепроверка их более легки. Замечательно, что при всех трудностях классификации фитоценозов, синтаксоны географически тем более определённы, и, следовательно, тем легче можно составить их ареал, чем выше ранг синтаксона (без различия, в какой системе классификации мы работаем). Лишь картирование тех типов растительности, которыми нередко оперируют ботанико-географы в качестве **высших** единиц классификации растительности, например, тундрового типа, лесного (или таёжного), степного, или пустынного, которые, в сущности, представляют собой не синтаксоны, а фитоценохоры территории крупных выделов растительного покрова, характеризующиеся по некоторому набору фитоценологических, но чаще экологических признаков, практически невозможно с достаточной точностью. Напротив, типы растительности генетической классификации, все высшие синтаксоны флористической классификации картируются достаточно надёжно.

Сбор исходных материалов для картирования синтаксонов высокого ранга в самое ближайшее время может сильно упроститься в связи с развитием систем автоматического картирования природной среды (в том числе и растительности), основанных на лазерной диагностике (дистанционного зондирования) и более глубоких и точных методов спектрального картирования с автоматической компьютерной обработкой данных. Именно поэтому я надеюсь, что мы сможем значительно более подробно и точно картировать различные синтаксоны и изучать их ареалы. Для некоторых же крупных синтаксонов уже сейчас есть попытки хорошего климатического анализа их границ (например, в работах Э. Егера — для темнохвойной тайги, широколиственных лесов).

В заключение раздела, характеризующего **учение об ареале**, следует сказать о большой практической ценности этого фундаменталь-

ного раздела географии растений. Изучение ареалов видов, крупных таксонов и синтаксонов растительности — это единственная фундаментальная основа для получения исчерпывающей информации о ресурсах природного растительного сырья, т.е. о территориях, где обитают используемые в хозяйственной деятельности растения, об их валовых запасах на всей территории их обитания, местах концентрации запасов, где возможно вести заготовки различной интенсивности, вплоть до промышленных, о возможном максимальном объёме рационального ежегодного отчуждения ресурсов, и территориях возможного восстановления и расширенного естественного воспроизводства того или иного вида ресурсов.

Сейчас эти сведения даже по важнейшим категориям растительного сырья получают лишь при трудоёмких полевых изысканиях, по многим группам используемых растений из-за сложности этих изысканий не могут претендовать на точность, и, по этим причинам, ежегодно значительные количества необходимого сырья не используются.

Глава 2. ОСНОВЫ ГЕОГРАФИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Глобальные закономерности распределения растительности

Когда мы называем нашу планету земным шаром, мы, конечно, довольно сильно упрощаем современное знание о форме Земли. Форма Земли лишь приближается к шару, но в целом это очень сложная и вполне индивидуальная фигура — «геоид», неравномерно слегка сплюснутая у полюсов, в различной мере слабо выпуклая на континентах и очень сложно устроенная по уровням поверхности океана, к тому же находящаяся во вращении под определённым углом наклона главной оси вращения. К тому же Земля — магнитное тело, полярность которого не совпадает с осью вращения и окружённое, вследствие этого, атмосферой очень сложного, и далеко не равномерно упорядоченного строения. Более того, и с точки зрения строго геоморфологической, как планетарная макроструктура, сочетающая сушу (континентальные массивы) и океан (водные пространства), Земля весьма своеобразна, и, прежде всего, асимметрична (но в то же время — полисимметрична).

Как в широтном измерении, так и в полярном, на Земле ясно различимы преимущественно океаническое и преимущественно континентальное полушария. В широтном измерении — это континентальное по-преимуществу полушарие ограничивается пространством примерно на 10° западнее меридиана Гринвича и соответственно таким же сдвигом от линии смены дат на северо-востоке Евразии, а в долготном — линией экватора. При этом полярные области Северного (континентального) полушария представляют водное пространство, а Южного (океанического), напротив — массив суши (хотя и обледенелый). Адекватно этому, а также и основным течениям в океане, растительный покров Земли, как географическая структура — асимметричен.

Растительный мир Земли (фитострома) — важнейшая составная часть живого вещества в биосфере Земли, полная планетарная совокупность фототрофных организмов, первичных продуцентов органического вещества, которое создаётся за счёт космической энергии Солнца. Это — высшие растения, водоросли, цианобактерии

(или «синезелёные водоросли»), некоторые другие прокариоты, а также симбиотические организмы — лишайники. Постоянно создаваемое ими и ранее созданное ими органическое вещество, а также выделяемый в процессе фотосинтеза кислород — это источник жизни не только их самих, но и почти всех других живых организмов на Земле (кроме хемосинтезирующих бактерий). То есть — это важнейший возобновляемый ресурс биосферы, в том числе и как среды обитания человечества и развития человеческого общества.

Растительный мир — исключительно сложный по организации компонент биосферы. Его объекты, выделяемые на разных уровнях организации живого — особи, популяции и виды, фитоценозы (как основы элементарных экосистем — биогеоценозов), фитоценохоры (сочетания разных фитоценозов на одной территории), флоры (как части биоты, живущей в пределах разных территорий) — и сами очень разнообразны, и распределяются на Земле неравномерно. Распределение их определяется, в первую очередь, глобальными морфоструктурными особенностями Земли — формой геоида, положением суши в Мировом океане, площадью и формой континентов, островов, шельфов, распределением глубин и основными течениями в океане, их температурным режимом, распределением материковых и океанических ледовых покровов (то есть, теми же особенностями, которые определяют и основные типы климата на Земле), но, конечно, не только этим, но и особенностями самих растений (да и других живых организмов).

Мы, прежде всего, должны выделять две совершенно разные части растительного мира Земли — **растительный мир открытого океана** и **растительный покров суши и прибрежных участков шельфа** (до глубин примерно в 200 м).

Растительный мир открытого океана (а это более $\frac{2}{3}$ площади Земли) — это массы главным образом одноклеточных водорослей, реже цианобактерий и некоторых других архей, очень редко — цветковых растений (так называемых «морских трав»), вместе с простейшими животными образующих планктон, свободно перемещаемый водными массами, и чрезвычайно быстро обновляющийся (но далеко не равномерно).

Растительный покров суши и шельфов (фитострома) — это массы главным образом прикрепленных к субстрату растительных организмов (прежде всего, сосудистых растений, а на шельфах — макрово-

дорослей), которые на единых биотопах сочетаются с грибами, грибоподобными организмами и бактериями, обычно образуя сложные сообщества, преобразующие субстраты в почвы.

В растительном мире океана ежегодная продуктивность на порядки больше биомассы единовременно существующих особей. Это связано с высочайшими темпами размножения одноклеточных организмов, очень краткой продолжительностью жизни и постоянным отпадом отмерших особей.

В целом, общий баланс биомассы растительного мира во много раз выше биомассы всех других организмов, но сколько-нибудь точно подсчитать его невозможно, а поэтому — невозможно и создать надёжную модель биологического круговорота. Численность одновременно живущих особей растений на Земле огромна, но подсчётам не поддается. В результате этого в разных моделях и доля фитомассы растительного покрова, по сравнению с фитомассой планктона открытого океана, — оценивается по-разному.

Растительный покров суши представлен сложной структурой экваториально-тропического мегапояса Земли, в основном сосредоточенной в условно-восточном (континентальном) полушарии и двумя мегапоясными структурами субтропико-умеренных поясов (включая и холодные приполярные области). Легко при этом заметить на обзорных мелкомасштабных картах растительности, что большая часть Северного (континентального) полушария характеризуется ясной системой широтных почвенно-растительных зон в Евразии (а до таёжной зоны включительно и в Северной Америке). Правда, южнее на континенте Северной Америки аналогичная Евразии система зон южнее тайги развёрнута в субмеридиональном, а на крайнем юго-западе — и в меридиональном направлениях. Но всё же система зон здесь аналогична. Есть некоторые нарушения зональности и в приатлантической и притихоокеанской полосах, но и здесь это вполне укладывается в общую схему. Наконец, аридные типы растительности на соответствующих зональных почвах в Северном полушарии располагаются тоже упорядоченно: умеренные и теплоумеренные травянистые и полукустарниковые (и кустарниковые) типы приурочены к внутренним частям континентов, а субтропические связаны с периферией и внутренними частями континентов.

В Южном полушарии практически нет единой системы зон. На одних и тех же широтах в Южной Америке, Африке и Австралии

располагаются совершенно различные комплексы растительности, и лишь в Австралии мы видим некоторое подобие зонального упорядочения (но концентрически организованного). Строго криофитные типы на суше (аналоги тундр) в Южном полушарии почти не представлены (исключая субантарктические «туссоки» Огненной Земли и близлежащих островов, имеющие аналоги и в Новой Зеландии — на южном острове и на островах Антиподов). И субтропические, и умеренные аридные типы здесь преимущественно субокеанические (кроме Австралии, где есть и внутриконтинентальные субтропические пустыни). Очень резко различаются южные страны и по относительно малой площади лесов (и особенно — хвойных лесов). Явно заметно большее влияние тропиков в Южном полушарии. Во многом это объясняется меньшей площадью суши. Океан, однако, в этом случае более зонален (особенно по составу планктона).

Несомненно, всё это одновременно и следствие длительной истории мировой суши, явно имевшей в отдалённом геологическом прошлом (в том числе во всё время существования цветковых растений) иные очертания.

В пределах меньших, чем полушария, по площади морфоструктур, в сложной картине растительного покрова Земли мы можем более чётко выделить разные типы упорядочения растительного покрова. При этом три типа являются основными — это зональные, секторальные и поясные (высотно-поясные) явления в растительном покрове.

Зональные явления характеризуют преимущественно распределение растительности и почв в зависимости от количества прямой радиации на единицу земной поверхности, которое падает, хотя и нерезко, от экватора к полюсам. Разумеется, что эта общая (объективная) зависимость отражается в растительном покрове значительно более сложно, чем если бы мы имели дело с зависимостью подобного рода в условиях открытой (и однородной) земной поверхности.

Секторальные явления характеризуют, в первую очередь, распределение крупных элементов растительного покрова в зависимости от влагообеспеченности территорий суши, в общем виде падающей от океанов вглубь континентов. Но, в сущности, и здесь зависимость сложно обусловлена (соотношение режима влагообеспеченности с температурным, зависимость режимов переноса влаги с океана в связи с температурным режимом поверхности океана, холодных или тёплых течений и т.п.).

Вертикально-поясные явления характеризуют распределение растительности и почв в горных странах и сферах их влияния на равнинах, также в основном климатически обусловленные.

Уже достаточно давно учёные пытаются представить себе схему распределения растительности на континентах в зависимости от самых общих климатических закономерностей. Первые схемы этого рода связаны с именами швейцарских ботаников Брокман-Ероша и Э. Рюбеля. Эти схемы, получившие название «идеального континента», в сущности, были очень просты, и особенно в отношении обобщения распределения сообществ травянистой растительности (где выделялись только луга, степи и пустыни, причём последние — далеко не только травянистые сообщества). Но многочисленные попытки улучшения этой схемы, претендующие на большую точность и более сложные (лучшие из которых принадлежат школе К. Тролля), объективно отнюдь не точнее, что связано, прежде всего, с недостаточно объективно-точной классификацией растительности. Поэтому, следует относиться к ним, как к более наглядным (особенно при обучении) рабочим инструментам анализа растительного покрова, далеко не полно и весьма субъективно отражающим, в сущности, сочетание зональных и секторальных закономерностей распределения растительности.

Одним из важнейших факторов упорядочения растительности на Земле, отражающим, как сказано выше, прежде всего, распределение её в зависимости от количества солнечной энергии, поступающей от Солнца, возрастающее от полюсов к экватору — является **зональное упорядочение**. Представление о нём, как об общеклиматическом явлении, и как о явлении солярно-зависимом, но выражающемся, прежде всего, в приспособлении растений к существованию в различных температурных режимах, появилось достаточно давно, и, например, в трудах А. Декандоля оно было отражено в его системе типов растений по их отношению к температурному режиму существования. А. Декандоль различал типы макротермов (главным образом растений тропиков), мезотермов (растений умеренных и теплоумеренных широт), микротермов (растений холодноумеренных широт) и гексотермов (растений полярных широт).

Но современное представление о **почвенно-растительной зональности** сформировалось, прежде всего, в России (на материке Евразии), и объективно оно не могло возникнуть нигде в мире. Ис-

токи его мы находим ещё в работах Ф.И. Рупрехта о связи чернозёма со степной растительностью, а как теоретическое обобщение глобального характера оно было оформлено в трудах великого почвовед В.В. Докучаева. Без представлений о тесной взаимосвязи растительности и почв (как биокосного тела), без экологического подхода (как мы теперь можем сказать) — зональное распределение растительности представляется лишь как крайне схематичное, абстрактно-всеобщее явление. Почвы же, как биокосное тело, связанное с растительностью и, одновременно, с неживой, косной, геологической оболочкой Земли, как тело, хранящее в какой-то мере и память о прошлой растительности и прошлых ландшафтах на земной поверхности, помогают значительно более полно и точно наблюдать **границы** зональных явлений, и, следовательно, и более полно понимать их.

Даже наиболее общая система почвенно-растительных зон Северного полушария значительно сложнее чисто солярных (солярно-зависимых, общеклиматических) представлений. Начинаясь у полюса арктическими пустынями на примитивных криогенных почвах, она включает далее к югу зональный тундровый комплекс типов растительности на криогенно-тундровых (и тундрово-болотных, тундрово-луговых) почвах, зональный комплекс хвойных лесов и их дериватов (зону тайги на криомерзлотных и подзолистых почвах), зону смешанных и широколиственных лесов на дерново-подзолистых, тёмно-серых (чернозёмовидных) и бурых лесных почвах, зону степи на чернозёмах и каштановых почвах, зону пустынных типов растительности на серозёмах, серо-бурых и палевых аридных почвах — зону саванн, а затем и зону тропических лесов на желтозёмах и краснозёмах.

Но современные представления о зональности ещё более детальны. Во-первых, нередко и сама система усложняется за счёт выделения зон переходного характера (лесотундра и северные редколесья, лесостепь, «полупустыни»), и, во-вторых, зональные выделы (особенно в Евразии) разделены на детально-обоснованные подзональные выделы (полосы первого порядка), например, тайга — на северную, среднюю, южную тайгу с выделением нередко и комплекса ещё более южного зонального понижения — подтайги. Для степей полная система подзон ещё более сложна — луговые степи, настоящие степи, сухие степи, опустыненные степи, а иногда и пустынные

степи. Таким образом, зональность ныне изучена несравненно более полно, и представляет неизмеримо более точный инструмент для анализа явлений в растительном покрове.

Но если мы возьмём картографические произведения, отражающие достаточно детально растительность и почвы Евразии в целом, то и на этом супер-континенте мы легко убедимся в том, что наряду с регионами Евразии, где система зон полная (за исключением центра континента), есть и регионы, где система зон явно менее полна. Кроме того, и в Евразии, но особенно в Северной Америке, система зон имеет субмеридиональную упорядоченность (а в Америке — и меридиональную). В этих явлениях (и не только в них, но и в структуре самих зон) отражается другой важнейший фактор упорядоченности растительного покрова — **секторность**. Впервые достаточно строго выявили эту закономерность два выдающихся русских ботаника В.Л. Комаров и П.Н. Крылов.

В.Л. Комаров в 1921 г. назвал эту закономерность «меридиональной зональностью», но чтобы более точно использовать сам термин «зональность», в этом случае лучше говорить именно о **секторальности** (секторной или меридиональной упорядоченности). Только в самом общем смысле секторность, прежде всего, отражает степень водообеспеченности (количество атмосферных осадков) территории суши. Действительно, на обширных континентах территории, находящиеся в глубине континентов, обычно более сухи (аридны), количество осадков здесь явно меньше, по сравнению с территориями, непосредственно прилегающими к океану. Это хорошо заметно и на суперконтиненте Евразии, но и на небольшом континенте Австралии, а также в Северной Америке. Но, например, в Африке это более или менее заметно лишь по направлению от Атлантики вглубь континента, а по направлению от Индийского океана — лишь в южной части континента. В Южной Америке, в отличие от всех континентов, приатлантические территории суше, чем территории в глубине континента (хотя и не на всём его протяжении). Конечно, формирование переноса осадков над континентами, во многом связано не только с господствующими (повторяющимися почти постоянно) перемещениями атмосферных фронтов, но и с перераспределениями влажных воздушных масс над океаном с холодными и тёплыми течениями, со сложнейшими атмосферными перестройками масс экваториального пояса Земли в полосе тропиков. Но ещё более важно то, что сек-

торная упорядоченность суши связана не только с увлажнённостью, но и с процессами теплообмена (и явно не однородными в разных секторах, не только в холодных и умеренных, но и в субтропических широтах), с долей твёрдых осадков в общей сумме осадков за год и с рядом других черт климата. Число меридионально-секторных структур на большинстве континентов, кроме Евразии невелико (3–4), но в Евразии явно различаются не менее восьми секторов (атлантико-европейский, центрально-европейский, восточноевропейский, западно-сибирско-турано-иранский, центральносибирско-тибетский, восточно-сибирско-алашанско-центрально-китайский, субпацифический или колымско-амурско-восточнокитайский, пацифический). Площадь секторов, как правило, неравна, и, в общем, увеличивается к центру континентов. В целом же структура секторов индивидуальна, хотя некоторые зеркальные черты наблюдаются, прежде всего, в океанических секторах. Несомненно, что многие черты зональной структуры в разных секторах обусловлены не только климатом современности и геоморфологией, но также и историей суши (в течение разного времени в разных секторах).

Но на Земле есть ещё одно важное обстоятельство, сильно влияющее на растительный покров. Абсолютных равнин на Земле очень мало, и во многих регионах вступают в действие обусловленные рельефом (орогенные) факторы, прежде всего — **высотная поясность** в горах.

Обсуждая явления высотной поясности с точки зрения биогеографа, следует условиться, что аналоги соляной зональной смены в горах, чаще всего связанные с крупными элементами морфоструктуры гор (предгорья, низкогорья, среднегорья, «высокогорья альпийского типа», высоко расположенные уровни выравнивания или высокогорные плато), мы будем называть «**высотными ступенями**». Аналоги же почвенно-растительных зон мы будем называть «**высотными поясами**». Классический пример высотной поясности, изучаемый давно и всесторонне — Альпы. На южном склоне Альп поясная колонка начинается поясом маквиса (средиземноморским), он обычно состоит из полос каменного дуба (внизу) и смешанных дубрав с манным ясенем (*Fraxinus ornus*), выше идёт пояс широколиственного леса (*Quercus petraea*, *Q. robur*, иногда *Castanea sativa*), ещё выше этот пояс постепенно превращается в пояс *Fagus sylvatica*, выше обычно идёт пояс хвойного леса (*Picea abies*, *Abies alba*, иногда другие хвой-

ные), далее — пояс криволеся (*Pinus mughus*, в некоторых случаях — *Duschekia fruticosa*), далее — пояс субальпийских лугов, пояс альпийских лугов (*Curvuletum*). На северном склоне Альп — колонка поясности начинается с широколиственных лесов, далее идёт обычная полоса буково-хвойного леса, а далее — тот же набор.

Возьмём знаменитую гору Арарат (Армянское нагорье). С северного склона над долиной Аракса пояс из 2-х полос — солянковой полупустыни до 900 м и пятен (комплекса) группировок *Achillea albicaulis*, *A. acuminata* с участками *Calligonum polygonoides* на более мягких почвах — до 1 000 м (пояс этот можно назвать «**горной полупустыней**»). В диапазоне от 1 000 до 1 500 м — **пояс фриганоидов** (группировки полыней, пятна томилляров — *Stachys schtschegleewii*, пятна низких кустарников *Atraphaxis spinosa*, *Rhamnus spathulifolia*), ещё выше — узкая полоса, где состав кустарников меняется (*Atraphaxis buxifolia*) и с фриганоидами сочетается сухая степь из ковыля Шовица, *Agropyron cristatum*, диких пшениц, горной ржи. А от 1 800 до 2 200 м господствуют **трагакантники** (*Astragalus aureus*, *Acantholimon* sp.), к которым местами присоединяются ковыль Шовица и типчак. В диапазоне 2 200–2 400 м развита узкая полоса берёзового леса с рябиной, видами *Rosa*, *Ribes orientale*, *Daphne oleoides* (остаток пояса), ещё выше — **горные степи** с трагакантами и пятна **альпийских ковров** (3 600–4 420). Выше — вечный снег (рис. 1). Совершенно иной тип поясности!

Столь же отлична от Альпийской и Атропатенской (Араратской) поясность, скажем, Гиссаро-Дарваза или Кухистана в Памиро-Алае. Возьмём поясность Кухистана: до 850 (1 000) м — **пояс редуцированных ксерофитных кустарников и полусаванн (низкотравных)** — аналог пояса фриганоидов Арарата, но более окустаренный (колючейший миндаль); до ~1 500(1 800) м — **пояс шибляка** (ксерофильные древесные и кустарниковые ценозы, иногда фисташка, внизу — до 1 300 м — фисташка, 2 вида миндалей, 3 вида курчавки, мелкие вишни, древовидная жимолость, эфедры и т.д.). От 1 500(1 800) м до 2 400–2 700 м — **пояс термофильных арчевников** (*Juniperus seravschanica*), **крупнотравных полусаванн**, главным образом с ферулами, **крупнозлаковых группировок степного типа** (*Xanthochloa karatavica*, *Piptatherum kokanicum*), местами «*Tragacantha*». Берёза и тополь густой — в долинах. С высот 2 500 до 3 000(3 300) м — **пояс микротермных арчевников, трагакант-**

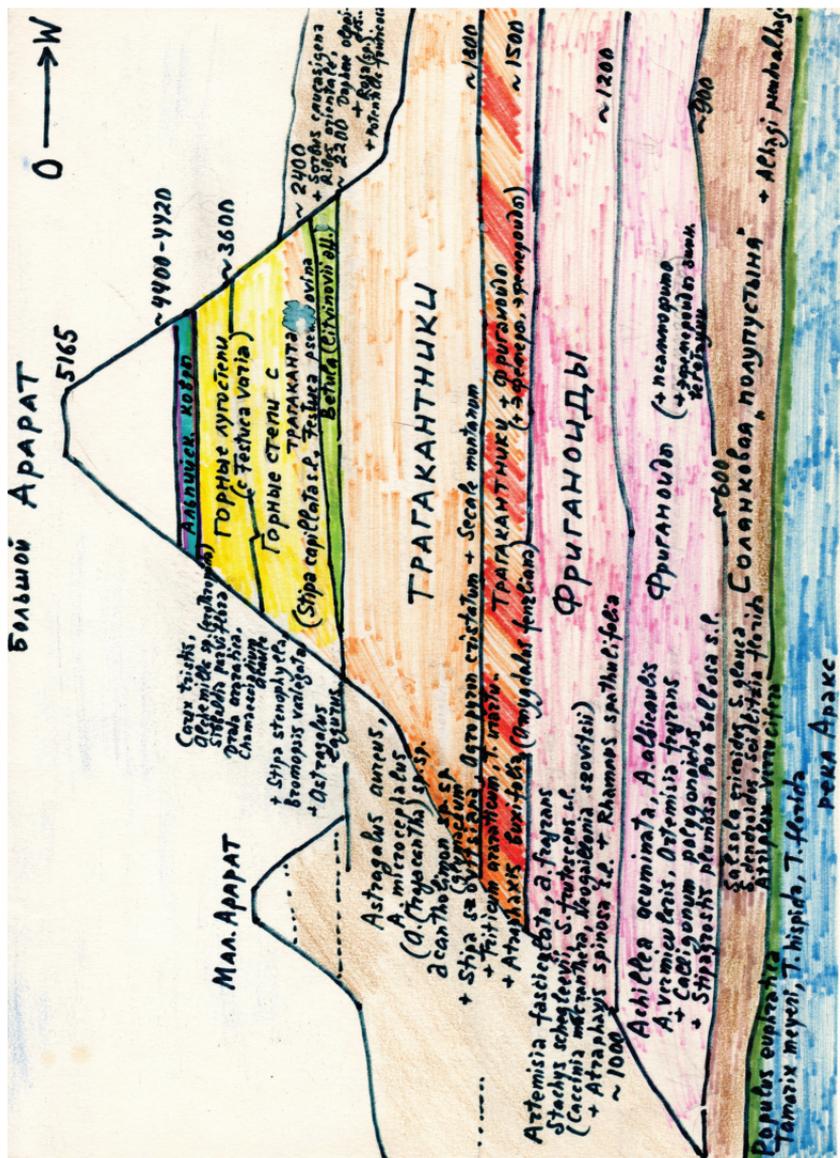


Рис. 1. Колонка поясности растительности горы Арарат (схема).

ников и степей, от 3 000 до 3 500–3 600 — пояс (полоса) криофитных степей и арчевых стлаников. И от 3 600 до 4 000(4 200) м — **пояс криофильных травников и криопетрофитона** иногда с пятнами ковров (*Cobresia*, *Puccinellia supspicata* и др.).

На примере Кухистана, однако, мы можем убедиться, что далеко не всегда поясность в одной и той же горной стране вполне однородна. В районах дополнительного перехвата влаги — в поясе термофильных арчевников хорошо обособлена полоса смешанных кленово-арчевых лесов, и полоса криофитной степи и арчевых стлаников — шире (это уже настоящий пояс), обособляются нередко и криофильные травники, и альпийские ковры (с криопетрофитоном). Напротив, в районах «дождевой тени» сильно редуцированы пояса арчевников, а в поясе арчевых стлаников появляется *Juniperus sibirica*. [В сущности, и Арарат — пример достаточно разрушенной антропогеном (и сухой) поясной структуры атропатенского типа; во влажных её вариантах есть пояс дубрав, по крайней мере, с *Quercus macranthera* (висячие структуры), а в нормальных — арча в поясе трагакантников]. Таким образом, поясность различна в разных горных странах, и варьирует в пределах одной зоны.

Основные закономерности, которые уже выявлены при изучении этого сложного явления, следующие:

а) поясность отражает зональное положение горных систем, а полная колонка поясов отражает зональную систему данного сектора Земли, располагающуюся севернее данной горной системы;

б) поясная колонка северных макросклонов в Евразии обычно полнее, чем для южных макросклонов;

в) в крупных горных массивах поясная колонка упрощается по мере движения в глубину гор (и не только за счёт ступеней предгорий и низкогорий, естественно отсутствующих в этом случае, но и за счёт выпадения поясов или полос наиболее влажных для данного типа поясности);

г) появление в поясных системах поясов или полос, не имеющих аналогов на равнинах в данном секторе в Голарктике — явление редкое и связанное лишь с самыми верхними ступенями (как правило, высокогорьями, реже — среднегорьями). Таков пояс кедрового стланика в Восточной Сибири (явление не зональное, но секторальное). Для понимания высотной поясности много сделали венгерский биогеограф Б. Зойоми и голландский ботаник Ван Стеенис.

Анализ высотной поясности — один из важнейших методов изучения растительности гор и ботанико-географического районирования горных стран. В СССР он имеет давние традиции, а, например, монография К.В. Станюковича «Растительность гор СССР», к слову сказать, единственная, сколько-нибудь полная сводка по растительности гор столь обширной территории Земли, целиком построена на анализе схем высотной поясности и их типологии (выделение типов поясности, групп и классов типов поясности). Это, правда, и сильно обедняет содержание сводки. Надо сказать, что явления высотной поясности далеко не сиюминутны, а возникли в процессе очень длительного развития, в них вполне отражаются и этапы прошлого развития растительности (элементы реликтовых поясных структур и даже полных колонок поясности). Эта сторона явлений высотной поясности мало освещена в литературе.

Мало освещены в литературе и скрытые (не столь явные) явления зачаточной или реликтовой поясности на равнинах или в районах развития мелкосопочников и останцовых низкогорий. А, между тем, они есть даже, скажем, в Центральном Кызылкуме. Правда, в этих условиях их нелегко отличать от одного важного явления, которое в последнее время стало более осознаваться ботанико-географами и картографами. Я называю это явление — **«горная тень на равнинах»** («предгорно-гумидная полосность»), и сводится оно к тому, что любая крупная горная страна достаточно резко изменяет природу на значительных пространствах прилегающих равнин. Причём, закономерности здесь обычно связаны, прежде всего, с перехватом влажных воздушных масс, дополнительным подземным стоком и дренажем равнин, накоплениями песчаных массивов и — в прошлом — лёссовых толщ и тому подобными эффектами (примеры — пустыни Муюнкум и Кашгария).

На последнем примере видно, что часть этих эффектов, в сущности, имеет ту же природу, что и давно замеченные явления так называемого **«котловинного эффекта»**, хотя масштаб явлений здесь больше на порядок. Явления котловинного эффекта наиболее ясно проявляются в континентальной Сибири и Центральной Азии (хотя и не только здесь, а, например, в Дагестане, на Паннонской равнине — «Пуст» в Венгрии и т.д.). Они состоят в том, что в котловинах, окружённых горами, нередко создаётся своеобразная система кольцеобразных или овальных полосных структур растительности,

отражающая (или «предваряющая») зональные смены — в данном секторе на небольших пространствах от бортов котловины к днищу. Наиболее ксерофитные типы растительности и занимают в этом случае днище (Хакасия, Тува, пустынные степи и северные пустыни Котловины больших озёр и Долины озёр в Монголии и т.д.). В Центральной же Азии в целом мы имеем дело с особо крупной структурой растительного покрова данной природы.

Далее нам следует обратиться к ещё одному блоку теоретических представлений, которые широко обсуждались в русской ботанико-географической литературе. Речь идёт о **соотношении зональных и незональных явлений в географии растительности**. Понимание того, что в любом зональном выделе (зоне, подзоне) присутствуют разные типы растительности, и роль их в сложении растительного покрова различна, осознано нашими биogeографами и почвогеографами давно. В сущности, ещё Докучаев и его непосредственные ученики (особенно С.С. Неуструев) ввели представление о том, что зону следует определять зональным типом почв и зональной растительностью, развивающейся на этом типе почв. Но, поскольку определение зонального типа почв в конкретной обстановке весьма затруднительно, Г.Н. Высоцкий выдвинул представление о «**плакоре**» (плакорных условиях) — форме рельефа, в данной зоне наиболее тесно связанной с влиянием атмосферных осадков (а не грунтовых вод и стока осадков), т.е. без застоя влаги и дополнительного увлажнения, а с достаточным дренажем, но одновременно и без бурного поверхностного стока и смыва и выветривания почвы. Противоположное явление — «**плакат**» (с застоем стока). Плакорам свойственны зональные типы растительности (и почвы под ними).

Для степной зоны на плакорах (соответствующая подзонам **степь**, на песчаных аренах) псаммофильные типы, не только степные, в западинах (плакатах) — то засоленные участки с солончаковыми лугами и солончаками, то — степные кустарники (промывные почвы) или даже (на сильно промывных, но с близким залеганием грунтовых пресных вод) — древесные типы (байрачные леса).

Но в этом случае как-то необходимо отличать от зонального типа растительности и те образования, которые отличаются на разных элементах рельефа и, особенно, по поведению их во всей системе зон. Ещё И.К. Пачоский в 1915 г. выдвинул понятие **экстразональной растительности** — участках зональной растительности какой-

либо зоны в своей зоне, выходящих за пределы этой зоны на иных позициях (дубравы зональны для широколиственного леса, но есть и в зоне смешанных лесов и в поймах — в зоне степей; лугостепь и настоящая степь — зональные выделы, но в самом северном их обитании в Европе (Кунгурская лесостепь) это экстразональное явление).

В 1936 г. в книге Г. Вальтера и В.В. Алёхина, Алёхин даёт следующую более полную схему явлений «незональной растительности». Кроме зональной и экстразональной, он отличает ещё и **азональную** (в любой зоне может быть включением, но нигде не зоной: пример — заливные луга рек) и **интразональную** (нигде не образующую зоны, но и встречающуюся лишь в некоторых зонах — солончаки в степях и пустынях, сфагновые болота в тундре, хвойных лесах, смешанных лесах, широколиственных лесах — редко).

В связи с поведением экстразональной растительности вне зон, он выдвигает «правило предварения». Более северные зональные явления (виды, ценозы) в более южных зональных выделах сходят на плакаты и на северные экспозиции склонов; более южные в северных зональных выделах — на склоны южных экспозиций. В.В. Алёхина считают отцом учения об аazonальных и интразональных явлениях в растительности, «Правило предварения В.В. Алёхина» широко известно, но в учебнике по географии растений 1944 г. сам В.В. Алёхин исключил этот раздел из курса почти нацело. В чём же дело? Конечно, кое-что связано с недостаточной подкреплённостью фактами. Вообще говоря, ещё в 1921 г. автор сам писал о лугах, как о явлении зональном (и это — вполне справедливо, если брать их более дробно). И интразональные, по Алехину, явления — зональны уже потому, что ограничены определёнными зонами и различны, в зависимости от зон. Но немаловажным фактором было и то, что В.В. Алёхин в 1945 г. уже не мог излагать учение о соотношении зональных и аazonальных явлений так, как это было изложено в 1936 г. Ни строй идей в этом учении, ни ссылки на «североносные и южноносные» явления в природе были невозможны, ибо они были связаны с именем профессора П.Н. Савицкого (из Русского ун-та в Праге, видного кадета-эмигранта и одного из отцов «Евразийства»). Именно его труд «Географические особенности России. Растительность и почвы» был основой, базой для Алёхина, а ссылаться на него уже было абсолютно невозможно.

Однако, помня об этом и зная неизмеримо больше фактов, чем Савицкий или Алёхин, нельзя не сказать, что при невозможности строгого выделения различных незональных образований, и, в ряде случаев, на наличие в зонах не **одного, а ряда зональных типов растительности** (т.е. на полный крах построения), сами идеи — о симметричности зональных выделов на краях континента, о наличии **оси симметрии зональной системы** в подзоне северных разнотравных степей на мощных чернозёмах (где наблюдается наиболее высокий уровень видовой насыщенности ценозов и наибольшая продуктивность лесных и, особенно, травянистых ценозов) — весьма и весьма плодотворны, а значит, возможно и более тонкое применение анализа зональных и незональных явлений в терминах В.В. Алёхина.

Основные типы растительности земного шара

Ни полного, ни достаточно детально обобщённого описания растительности Земли не существует. По одним континентам (Европа, Африка, отчасти Северная Америка) такие сводки имеются, по другим — по Азии, особенно по её южным регионам, Южной и Центральной Америке, Австралии и Океании — полных сводок по растительности также нет, есть лишь многочисленные сводки по отдельным странам или частям континентов. Но все эти сводки мало сравнимы, потому что нет и сколько-нибудь общепринятой классификации типов растительности Земли.

Есть несколько разных подходов (и принципов, и методов) к классификации высших синтаксонов растительности — типов растительности, классов и порядков растительности и т.д. Нередко эти подходы так или иначе учитываются в разных классификациях, хотя декларируется какой-либо один из них. Подходы эти таковы: **физиономический** (по облику, по господствующим, создающим облик сообществ, растениям), близкий к нему — **эдификаторный** (по господствующим растениям в разных ярусах сообществ), **экологический** (по отношению господствующих в сообществах растений к ведущим факторам среды), **эколого-фитоценотический** (по структуре сообществ и изменению среды в связи с усложнением или упрощением структуры), **флористический** (по составу видов) и, наконец, **генетический**, или **исторический** (по представлениям о происхож-

дении и становлении сообществ, об их генезисе). Разумеется, что ни один из этих подходов никогда не применялся в чистоте (да это и невозможно), и, скажем, и физиономический и флористический подходы, конечно же, учитывают и экологические отношения сообществ со средой.

Далее я буду следовать своим представлениям о генетической (филоценогенетической) классификации типов растительности, в основу которой положены общие представления об эволюции цветковых растений, развитии разных групп жизненных форм растений и связанном с этим преобразовании структуры сообществ, ведущим к становлению особых филумов (ценофилумов) развития типов растительности, длительно существующих в относительном равновесии со средой их развития.

Краткий обзор типов растительности мы начнём с **лесных типов растительности тропиков**. Всем лесным типам растительности свойственны выдающаяся роль в создании сообществ древесных растений, особенно господствующих в верхнем ярусе сообществ. Деревья — обычно особи, существующие на одном месте много лет (сотни, иногда тысячи лет), обладающие долговременной способностью к росту и развитию генеративных побегов. Древесные сообщества почти в любой зоне — наиболее продуктивные, именно из их числа формируются и сообщества, наиболее климатически приспособленные и длительно существующие, глубоко преобразующие среду их местообитания. Древесные сообщества (лесные, редколесные) — наиболее распространённые в рамках последней полихронной флоры, и в ней значительно более древние, чем травянистые. Естественно, что в пределах зональных выделов эти типы растительности очень различны, а наиболее сложная их структура наблюдается в тропиках. Обычно считается, что именно в тропиках лесные типы растительности наиболее древние.

Достаточно ёмкое представление о лесной растительности тропиков можно получить в известной сводке Г. Вальтера «Растительность земного шара» (переведённой на русский язык), но, к сожалению, в ней описаны далеко не все типы растительности, а разнообразие сообществ в них практически не охарактеризовано. Последнее к тому же далеко не всюду ещё и описано.

Едва ли не важнейшим (до начала резких антропогенных воздействий и, вероятно, занимавшим наибольшие площади в экватори-

альной зоне и зональным для нее) типом растительности тропиков является **влажный тропический лес** (Tropical Rain forest, Regen Wald, Selva, Etc) или, как вслед за А. Гумбольдтом называл его А.П. Ильинский, — **гилея**. Европейские ботаники практически одновременно узнали его в Южной Азии и Южной Америке.

Влажный (дождевой) тропический лес развивается в условиях почти равных и достаточно высоких температур, как среднесуточных в течение всего года (20–22...33–35 °С), так и среднемесячных (25–30 °С), почти постоянных в течение всего года осадков, причём обильных (годовые суммы осадков — 2 600–3 800 мм).

Для фитоценозов влажного тропического леса характерно исключительно сложное ярусное строение древесного полога (до 5–6 ярусов разновысоких деревьев, 50–45(40), 30–20, 20–10, 10–5 м высоты, но не менее 3–4 ярусов). В верхних частях крон деревьев (верхних ярусов) образуется обычно висячий ярус эпифитов, очень богатый по составу; эпифиты, впрочем, развиваются и ниже. Обычно довольно много лиан. Травяной ярус, как правило, беден, представлен тенелюбивыми травами, иногда гигантскими, есть и паразитные травы. Нередко и мощное развитие моховых покровов, особенно на основаниях стволов. В большинстве случаев верхние ярусы влажного тропического леса составлены из очень разных видов высоких и средневысоких вечнозелёных древесных растений, т.е. ценозы их резко полидоминантны. При этом нередко численность особей одного вида бывает небольшой (иногда и незначительной). При специальных подсчётах в Амазонии на участках в несколько гектаров было обнаружено до 180 видов деревьев, в заповедном лесу Чибодас на Яве — 165 видов деревьев и 65 видов лиан (кроны которых большей частью достигают верхнего яруса).

На разных континентах во влажных тропических лесах господствуют виды из разных семейств — Myrtaceae, Leguminosae s. l., Meliaceae, Sapotaceae, Rutaceae, Flacourtiaceae, Hamamelidaceae, Anacardiaceae, Lecythidaceae, Palmae и др. Южноазиатские (малезийские, новогвинейские, индийские «гарджан») и австралийские гилеи отличаются особой эдификаторной ролью видов Dipterocarpaceae, Datisceae (*Tetrameles*, *Octomeles*). В Америке — особо обильны виды пальм, важную роль играют некоторые Lecythidaceae (*Bertholletia excelsa* — «пара»), здесь совершенно особый набор эпифитов — многие виды Bromeliaceae, Sactaceae (но 1 род есть и в тропиках

Африки). Во влажном тропическом лесу Америки растёт и высочайшая *Ceiba pentandra* (Bombacaceae, «капок»), достигающая 70 м выс. Общие для всех тропиков эпифиты влажного леса — виды папоротников, многочисленные и разнообразные орхидеи, ароидные (представленные и в травяном ярусе, а нередко и лианами). В Америке во влажных лесах нередки и саговники из рода *Zamia*, а в Африке — из рода *Encphalartos*. Папоротники и плауны характерны также и для нижних ярусов этих лесов.

Разнообразие растений во влажных тропических лесах далеко не полностью изучено, а между тем эти леса безжалостно и безрассудно уничтожаются. Но есть одно, особо важное обстоятельство, которое усугубляет этот акт вандализма современного человечества. Дело в том, что почвы под тропическим влажным лесом (обычно краснозёмы) развиваются в совершенно особых условиях почвообразования, при которых быстро проходящие в этих условиях (ровные температуры и постоянный промывной режим) процессы гумификации и минерализации находятся в хрупком равновесии лишь за счёт постоянного значительного опада со всех ярусов сообщества. Уничтожение этих лесов либо для создания плантаций, либо при добыче древесины приводит к тому, что процессы минерализации почв перевешивают гумификацию. Недаром, при создании плантаций культурных растений (кофе, какао, гевея, кока и т.д.) последние без обильных удобрений не могут существовать более 4–5 лет. Поселение же на подобных обеднённых почвах возможно лишь для ограниченного числа эдификаторов влажного тропического леса. Поэтому нарушенные пространства резко обедняются, их занимают в естественных сменах очень бедные вторичные леса, иногда даже и монодоминантные.

Совершенно особым типом тропических лесов является тип «**туманных тропических лесов**», или **нефелогилей** (High tropical forest, Nebel Wald, Seja — «сеха», Nephelohylaea). Это тип растительности столь же равномерно-тёплого и столь же влажного (но по суммам всё же менее влажного) климата, наиболее отличающегося постоянным наличием туманов. Такие условия свойственны преимущественно более высоким горным системам тропиков (Кордильеры Эквадора, Колумбии, Боливии, Перу, в Африке — Камерун и горы Восточной Африки, южные Гималаи и горы Малайзии, Филиппин, Новой Гвинеи — в Азии). Структурно же эти леса отличаются мень-

шим количеством ярусов и огромной ролью эпифитов (особенно орхидей) и лиан. Нередко в них развивается на значительной высоте над почвой особый структурный элемент в виде сплетения (сети) отмерших и живых воздушных корней эпифитов, стволов и воздушных корней лиан. Характерным для этих лесов является пёстрое сочетание видов из тропических и не только тропических семейств. Как правило, в этих лесах уже есть и хвойные (виды *Podocarpus*), обильны древовидные папоротники, виды *Laugaceae*, виды *Ficus*, а в Азии — *Magnoliaceae* и тропические дубы (*Pasania*, *Lithocarpus*). Нередки и *Ericaceae* (виды *Leucothoe*, *Gaultheria*, *Agapetes*, *Vaccinium*). Огромно количество мхов и печёночников. В целом, эти леса довольно богаты, но, конечно, менее величественны, чем влажный тропический лес.

На больших территориях тропиков развиты также **влажнозелёные тропические леса**, или **муссонные леса** (Monsoon forest, Monsoon Wald, Terai). Особенно мощно они развиты в Азии (Индия, Бирма, частично Таиланд). Леса эти развиваются в условиях климата с сухим сезоном, во время которого большая часть эдификаторных видов сбрасывает листву или хотя бы частично прореживает крону. Общее же количество осадков в год может быть и очень значительным (более 1 000–1 500 мм), но иногда и небольшим (немногим более 500 мм). Ярусная структура муссонных лесов различна — от нескольких ярусов древесных (высоких и низких деревьев и кустарников), до практически одного эдификаторного яруса из относительно небольшого числа видов. В муссонных лесах есть и травяной ярус (ведь они освещаются в сухой сезон, но во влажный сезон здесь бывает даже период с подтоплением). Правда, в отличие от саванн, здесь почти нет злаков.

В Индии, где эти леса хорошо изучены, выделяются три важнейших типа леса, составляющих муссонные леса. Это Sal-forest (с господством «сала» — *Shorea robusta*, дерева высотой до 35–37 м, а также *Dipterocarpus turbinatus* из того же семейства Dipterocarpaceae). В Бирме и Таиланде подобные леса составляют *Sh. obtusa* и *Sh. siamensis* (*Pentacme siamensis*). Это — Djati forest или Teek forest (с господством «тика», или тикового дерева — *Tectona grandis* из семейства Verbenaceae). Собственно же «Terai forest» или «Dalbergia forest» — это смешанные муссонные леса с участием ряда видов бобовых (в широком смысле) — видов *Albizzia*, *Dalbergia* (*D. sis-*

soo), *Pterocarpus* (*P. indicus*, *P. dalbergioides* — в Индии «махогани», *P. santalinus* — «красное» сандаловое дерево), видов тутовых (*Ficus* sp.), бомбаксовых (*Bombax malabaricum*), пальма *Licuala peltata*, эбеновых (*Diospyros melanoxylon*), *Terminalia* sp. из Combretaceae (в Западных Гатах), *Sterculia* sp. из одноимённого семейства. Во всех случаях — есть второй ярус из низких деревьев, а нередко и кустарниковый ярус. Есть и немало лиан.

В Африке муссонные леса называются леса «миомбо» (на востоке Африки) и леса «мопане» (на западе Африки). Леса миомбо — это смешанные леса из многих видов бобовых (цезальпиниевых, мимозовых), комбретовых, стеркулиевых, в них есть и виды Dipterocarpaceae (из рода *Monotes*). Леса мопане называются так по характерному виду в их составе — *Colophospermum mopane* (Caesalpinaceae), но и в них есть многие другие цезальпиниевые, мимозовые, стеркулиевые и др.

В Южной Америке к муссонным лесам относится часть лесов «жавари», названных так по характерному виду пальмы *Astrocaryum jauary*, с видами *Bombax* (*B. munguba*), *Ficus*, а также деревьев из семейств бобовых (цезальпиниевых, мимозовых), сапндовых и др.

Мне кажется, совершенно необходимо выделять ещё два типа растительности: **тропические леса пресных пойм** (Uberschwemmung Wald, Potamo-hylaea) и **тропические боры**. Примером первых служат леса «игано» в Амазонии, где доминирует *Eugenia inundata* (Myrtaceae), кроны которой в основном развиты выше уровня подтопления, продолжающегося нередко от двух до нескольких месяцев, а низкие деревья и кустарники двух других ярусов и высотой до 5 м могут быть затоплены целиком на срок до одного месяца. Для большинства лесов пресных пойм характерны и виды рода *Pandanus*, некоторые пальмы (в том числе жавари), виды *Cecropia* («муравьиные деревья») из сем. Cecropiaceae, близкого к Hamamelidaceae, *Ochroma* (Malvaceae) — «бальза», в Азии — виды бамбука.

Тропические боры (Tropical pine-forest) образуют виды сосен, встречающиеся в тропиках. Это *Pinus occidentalis*, *P. caribaea* (Вест-Индия, Центральная Америка), *P. oocarpa* (Центральная Америка), *P. tropicalis* (Куба, о. Пинос, ныне о. Хувентуд) и азиатскими *P. khasia* (горы Кхаси — Сикким — Бирма — Таиланд), *P. insularis* (Филиппины — Индонезия — о. Тимор), *P. massoniana* (Южный Китай — Индокитай). Впечатление всех европейских ботаников об этих лесах

вполне единодушно. Структурно они чрезвычайно напоминают боры более северных широт. Это монодоминантные сообщества, как правило, с довольно бедным травяным ярусом, образованным некоторыми видами злаков и обычно разреженным кустарниковым и кустарничковым ярусом из представителей *Ericaceae*, *Rubiaceae* (*Gardenia*), *Mugicaceae*. Надо сказать, что одной из сложнейших проблем классификации является отграничение разнообразных тропических лесных типов от субтропических, зачастую очень постепенно переходящих друг в друга на всех континентах, и субтропические сосняки отличаются от тропических в Мексике и в Восточной Азии особенно слабо.

Есть ещё два специфических лесных типа растительности тропиков, знаменующие особые серии (сукцессионные системы).

Колючелесье (Thorn forest, Dorn Wald) наиболее ярко представлено в ряде районов Восточной и Южной Африки. Таков район самого засушливого места тропиков Старого Света близ экватора и океана — Юго-Восточный Килиманджаро — горные массивы Паре и Усамбара), где сумма осадков лишь 100–200 мм. Здесь развито колючелесье с *Acacia spirocarpa*, постепенно переходящее в другие, более ксерофильные типы растительности. Это районы Кении и Танзании, а также части Эфиопии, где колючелесье представлено не только разнообразными видами *Acacia*, но и видами *Commiphora* (*Burseraceae*), *Strophanthus* (*Arosynaceae*), *Cadaba* (*Capparaceae*). Большая часть видов колючки, богаты эфирными маслами или смолами. Ценозы обычно сомкнуты (кроме самого верхнего яруса *Acacia*), переплетены лианами, главным образом, из *Asclepiadaceae*. Обычны в них и разнообразные колючие *Euphorbia* как колонovidные, канделябровидные, так и густоветвистые. Разнообразны кустарники и различные трагакантоидные формы кустарников, жёстколистное крупнотравье (виды *Sansevieria*), злаки почти отсутствуют и сплошного полога трав нет. По большей части в течение всего сухого периода эти леса безлиственны; высота их верхнего яруса — 15–20 м, основного яруса — 5–7 м).

В одной из наиболее сухих областей тропической Южной Америки — Гран-Чако колючелесье (здесь оно называется «эспиналь») развито не менее ярко. При зимних (летних для юга) дождях и годовых суммах осадков менее 140 мм оно составлено видами *Acacia*, *Mimosa*, *Prosopis juliflora* («Альгарроба»), *Ziziphus mistol*, *Capparis*, видами *Lycium*, колючих *Solanum*, специфическими кактусами. Как в Африке, так и в Америке колючелесье связано множеством пере-

ходных типов с более богатыми «каатингой» и саваннами, обычно завершая ксеросерии.

Мангры, мангровы (Mangrove) — специфический тропический древесный (лесной) тип растительности местообитаний, затопляемых морем, но не на открытых песчаных пространствах. Виды, слагающие мангры, — настоящие галофиты. Они принадлежат, как правило, к немногочисленным специфическим родам из семейств Rhizophoraceae (*Rhizophora*, *Bruguiera*, *Pellacalyx*, *Ceriops*), Lythraceae (*Sonneratia*, *Duabanga* — в тропических влажных лесах), Combretaceae (*Lumnitzera*, *Conocarpus*, *Laguncularia*), Meliaceae (*Xylocarpus*), Avicenniaceae (близкое к Verbenaceae) (*Avicennia*), Aegialithidaceae (~ Plumbaginaceae) (*Aegialitis*), Myrsinaceae (*Aegiceras*), Rubiaceae (*Scyphiphora*), Palmae (*Nipa*). Это деревья до 30(40!) м, обычно же до 20 м, с рядом специфических приспособлений (дыхательные и ходульные корни — пневматофоры, живорождение), ярусов трав в манграх практически нет (на зонах низкого затопления — *Salicornia*). Эпифиты появляются в глубине чащи (*Hydnophytum* из Rubiaceae, *Platyserium*, *Loranthus*). Мхи полностью отсутствуют. Наиболее холодостойкий из них вид — *Avicennia marina* распространена до Северного острова Новой Зеландии). Безусловно, мангры — климакс галосерии на побережьях тропических морей.

Практически все субтропические лесные типы связаны переходами с тропическими, но часть их более обособлены от тропических гомологов, а часть обособлены нерезко. Из подобных типов упомянем, прежде всего, **субтропический дождевой лес**. Он хорошо развит в Андах (40–48° ю. ш. при абсолютных минимумах 0–2° и суммой осадков выше 2 000 мм). Это тоже многоярусный лес с верхним ярусом высотой до 40–55 м, в который входят *Eucryphia cordifolia* (Cunoniaceae), *Nothofagus dombeyi*, *N. obliqua*, *N. alpina*, *Myrceugenia planipes* (Myrtaceae), *Laurelia sempervirens* (Monimiaceae), *Persea lingue* (Lauraceae), *Fitzroya patagonica* (Cupressaceae), *Saxegothaea conspicua*, *Podocarpus nubigenus*, *P. salignus* (Podocarpaceae), реже *Pilgerodendron uviferum*, *Austrocedrus chilensis*, а в нижних древесных ярусах — *Nothofagus nitida*, *Drimys winteri* (Winteraceae), различные виды Monimiaceae, Cunoniaceae, *Gevuina avellana* (Proteaceae), древовидные папоротники. Множество эпифитов-лиан: *Luzuriaga radicans* (Alstroemeriaceae), *Lapageria rosea* (Philesiaceae), *Lardizabala biternata* (Lardizabalaceae).

В Африке это **тропико-субтропический горный дождевой лес (нефелогилея)** Восточной Африки, от западной части Абиссинского Нагорья до Мозамбика и Драконовых гор с *Hagenia abyssinica* (Rosaceae), *Olea laurifolia* на севере и с древесными сложноцветными на юго-востоке, *Podocarpus* — в Драконовых горах, но в целом, конечно, с большим участием тропических типов. Наиболее же широко эти леса представлены в Южном Китае, Индокитае, Индии и Бирме, на юге Японии (Хонсю, Кюсю), а также в горах Малазийской флористической области (Малазии) (особенно на Новой Гвинее) и Северного острова Новой Зеландии. Для азиатских лесов характерно господство вечнозелёных дубов, каштанопсисов, литокарпусов, конского каштана индийского, из хвойных — *Keteleeria*, *Ducampopinus* (Вьетнам), *Tsuga*, *Agathis* (Новая Гвинея, Новая Зеландия), широкое распространение магнолиевых, видов рода *Cinnamomum* (Lauraceae).

Субтропические леса Новой Зеландии (Северный остров) образованы как видами родов, главным образом, общих с Южной Америкой — *Nothofagus*, *Podocarpus*, *Laurelia* (Monimiaceae), так и общими с Австралией и Новой Гвинеей (*Agathis*, *Beilschmiedia* из Lauraceae, *Metrosideros* из Myrtaceae) или Новой Каледонией (*Knightia* из Proteaceae — дерево до 30 м выс.). Род *Weinmannia* из Cunoniaceae характерен для большинства южных материков, 1 вид *Metrosideros* есть в Капском царстве. Участки субтропических лесов есть и в Южной Африке (*Olea laurifolia*, *Gonioma kamassi* из семейства Аросунасеae, виды *Podocarpus*). Во всех этих участках есть и древовидные папоротники, много эпифитов и крупнолистных трав (*Strelitzia* — в Южной Африке, *Astelia*, *Phormium* — в Новой Зеландии). В Австралии и Тасмании в них растут и эвкалипты, в Австралии и Малазии — пальмы.

Практически непрерывно нефелогилеи тропиков переходят в нефелогилеи субтропиков (особенно на островах Малазии и в Гималаях). В них лишь увеличивается доля семейств, свойственных Северному полушарию в целом. Столь же непрерывно тропические боры переходят в субтропические (особенно разнообразны они в Мексике). Правда, в Южном полушарии в субтропиках развиваются также своеобразные араукариевые боры, в настоящее время с тропическими лесами не связанные. Характерные для Анд Чили монодоминантные сообщества *Araucaria araucana* — это бедные двухярусные ценозы со злаковым травяным ярусом, а на юго-вос-

токе Бразилии, в Парагвае и Северном Уругвае — это сообщества *Araucaria brasiliensis* (или правильное *A. angustifolia*) с низким кустарниковым ярусом из *Ilex paraguariensis* («йерба мате») и ярусом трав, главным образом, злаков. Их аналоги — более узкохвойные виды *A. cunninghamii* в Восточной Австралии и *A. heterophylla* из Новой Зеландии и острова Норфолк также образуют самостоятельные сообщества.

Однако если в условиях континентальных субтропические боры представляют субклимаксовые типы, возникающие главным образом при частых пожарах и довольно бедны, в Средиземноморье (и отчасти в Северной Америке в пустыне Соноре) имеются и более богатые приморские сосняки — «пинарии», или «пинетумы» с ярусом вечнозелёных низких деревьев (виды *Juniperus*, *Buxus*, *Laurus*, *Phillyrea*) и кустарников (*Cistus*, *Erica*, *Myrtus*, *Ulex*). В Средиземноморье пинарии представлены сообществами исключительно приморских *Pinus halepensis* и *P. brutia*, а также западно-средиземноморской *P. pinaster* и сообществами пинии — *P. pinea*, встречающимися и вне приморской полосы (хотя, по-видимому, главным образом в культурном состоянии). В Макаронезии — это *Pinus canariensis* (второй пояс в горах) с *Erica*, *Cistus*, *Chamaerops*.

Однако есть в субтропиках и исключительно своеобразные вечнозелёные леса, которые тоже можно представить в качестве производных от тропических, но составлены они видами родов, исключительно свойственных Средиземноморью и его аналогам в разных полушариях или оригинальными видами тропических родов, и ранее встречавшимися на территориях вне тропиков, или свойственными в основном Австралии.

Средиземноморские (или вернее — макаронезийско-средиземноморские) **вечнозелёные леса** следует разделять на **лавролистные вечнозелёные леса** и **склерофильные вечнозелёные леса**. Первые развиты в Макаронезии (острова Атлантики), где они представлены особо богато. Особенно они выделяются несколькими деревьями из семейства лавровых. Во-первых, это *Laurus azorica* (или *L. canariensis*), высокое дерево, до 30 м выс., далее — *Persea indica* (эндемик Макаронезии, но вид тропического рода, свойственного главным образом Америке, но также и Восточной Азии), дерево до 40 м выс., *Ocotea foetens* (эндемичный для Макаронезии, из главным образом тропического рода, встречающегося также на Западе

США — в Соноре, в Южной Африке и на Маскаренских островах), *Apollonia barbujana* (из рода, второй вид которого — в Андах Чили).

Лес, образуемый этими деревьями очень тенистый, но с богатым подлеском из древовидных *Ilex canariensis*, *Arbutus canariensis*, *Erica arborea*, *Myrica faya*, на Азорах — *Ilex perado* и ещё ряда видов кустарников. Характерны и лианы *Hedera canariensis*, *Smilax mauritanica*, *S. canariensis*, *Semele androgyna* (и другие виды рода). Папоротник *Woodwardia radicans* (с крупными вайями до 3 м) на почве, замечательное колокольчиковое — *Canarina campanula*. Есть и эпифиты (в т.ч. папоротник *Davallia canariensis*). Лавровые леса есть также в прибрежных районах Средиземноморья (особенно в Португалии, на юго-западе). Здесь они образуются *Laurus nobilis*, чаще с участием вечнозелёного дуба *Quercus suber*, иногда *Castanea sativa*. Как правило, это очень тенистые леса с пологом *Ruscus aculeatus*. В Юго-Западной Португалии аналоги этого леса образованы и *Quercus suber* и *Q. lusitanica* с участием древовидных *Arbutus unedo*, *Myrtus communis* (до 5 м выс.), *Myrica faya*, *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* (до 8 м выс.), *Rhododendron baeticum* и др. Лавровый лес, таким образом, постепенными переходами связан с другими типами средиземноморской древесной и кустарниковой растительности, прежде всего со склерофильными (или жестколистными) вечнозелёными лесами и маквисами.

В Средиземноморье, где лавролистные леса практически не сохранились, их ранее замещали жестколистными (склерофильными) вечнозелёными субтропические леса из различных видов дубов. И эти леса сохранились очень плохо. В Западном Средиземноморье это леса пробкового дуба — *Quercus suber* (иногда с участием португальского дуба — *Q. lusitanica*), ныне, большей частью, представляющие культурные насаждения. На большей части Средиземноморья от восточных районов Испании и Марокко до Леванта — это леса каменного дуба *Quercus ilex*, во внутренних районах Передней Азии — это леса *Q. infectoria* и *Q. afares* (одна раса *Q. infectoria* — полувечнозелёная *Q. infectoria* subsp. *araxina* — достигает южного Закавказья). Там, где ещё сохранились эти леса в менее нарушенном состоянии, они представляют богатые по составу многоярусные сообщества с верхним ярусом в 20–25(30) м выс., составленным видами дуба, с богатым подлеском из вечнозелёных, реже листопадных низких деревьев и кустарников — *Ilex aquifolium*, виды рода *Phillyrea*, *Pistacia*

lentiscus, *P. atlantica*, *P. terebinthus*, иногда более низкие дубы — *Quercus coccifera*, *Myrtus communis* и др. Богат состав и травяного яруса, главным образом представленного теневыми травами. Иногда же нижний ярус представлен сплошными зарослями видов *Ruscus*. Но в настоящее время большая часть этих лесов резко преобразована человеком, и на их месте развиваются сообщества производных типов растительности, которые мы будем рассматривать позднее.

Как я уже отчасти упоминал выше, значительные участки Средиземноморья — это горные страны. Склерофильные леса здесь элемент не только зональный, но и поясной. Они занимают обычно вторую, более высокую полосу пояса средиземноморской растительности. Ниже развиты обычно (конечно, только там, где они сохранились) редколесные сообщества *Olea europaea*, иногда рожкового дерева *Ceratonia siliqua*, а также пинарии — сообщества приморских боров из *Pinus halepensis*, реже *P. pinea*, *P. pinaster* (нередко с маслинами), а на западе даже «пальметты» — сообщества низкой пальмы *Chamaerops humilis*. Выше же развита полоса с «манным ясенем» — смешанный лес Средиземноморья с *Fraxinus ornus*.

Очень близкая схема полос и в Макаронезии. Здесь всё начинают пальметты, выше же кое-где сохранились участки субтропических боров из *Pinus canariensis* (особая секция, далёкая от средиземноморских сосен), и лишь в третьей полосе развиваются лавролистный леса.

На огромном удалении от последних участков настоящего Средиземноморья в предгорных массивах, окружающих Гималаи, и собственно в Северо-Западных Гималаях, мы вновь встречаемся с близкой системой поясности. Там, правда, горные пояса резко отграничены от окружающих равнин, занятых пустынными или саванновыми сообществами. Но выше них, в Белуджистане и на Соломоновых горах мы вдруг встречаем сообщества, близкой к канарской сосне — *Pinus roxburghii*, кое-где — сообщества дикой маслины. А, начиная с южных склонов Гиндукуша, и по всей периферии пригималайских стран и собственно в Гималаях (до Кумаона), мы видим очень пышно развитый пояс каменного дуба, близкого к средиземноморскому — *Q. baloot*. Леса балута — высокорослые древесные насаждения (30–40 м), часто они, правда, разрежены и естественно, и в результате рубок. В них разнообразен подлесок, в том числе из листопадных низких деревьев и кустарников. Очень характерна, напри-

мер, *Sophora (Keyserlingia) mollis*, богат травяной ярус. Выше пояса балута в этом случае расположен пояс *Cedrus deodara*. В Китае (прежде всего, в Юго-Западном) тоже развиты склерофильные субтропические леса из *Quercus oxyodon*, *Q. cocciferoides*, *Q. glauca*.

Выдающийся китайский лесовед Wang считал, что бóльшая часть территории Юго-Западного Китая — это зона склерофильных вечнозелёных лесов. Ныне они, разумеется, практически полностью сведены (ведь, скажем, провинция Сычуань — это более 100 миллионов жителей, преимущественно на наиболее низких высотах внутренней равнины). В Китае эти леса были, пожалуй, самыми богатыми из всех склерофильных вечнозелёных лесов. Некоторые аналоги их, возможно, есть в Мексике, тоже в условиях высотной поясности в горах.

Исключительно своеобразны субтропические вечнозелёные леса Австралии, которые Л. Дильс также называл склерофильными. Они развиты на юго-западе и на юго-востоке страны (перед водораздельным хребтом), в полосе достаточно обильных осадков (500–750 мм). Прежде всего, это леса из различных видов эвкалипта, олигдоминантные или даже монодоминантные в верхнем ярусе, и, нередко, очень высокие. Господствующие виды — *Eucalyptus diversicolor* («кэрри»), до 90 м выс., *E. marginata* («джарра»), *E. redunca* — мощные деревья, дающие густую тень. В подлеске их развиваются разнообразные папоротники, в том числе древовидные из рода *Alsophila*, очень многие виды протейных из родов *Dryandra*, *Hakea*, виды *Pittosporum*, виды рода *Pimelea* из Thymelaeaceae, иногда цикадовое *Macrozamia fraseri*, на более осветлённых местах — виды *Xanthorrhoea* («травяные» деревья), кустарники (Mimosaceae, Myrtaceae). В лесу есть и лианы, почти нет эпифитов, мало мхов. Вообще структурно это как бы переходный тип от лавролистных к склерофильным лесам, но совершенно особый по составу.

Разумеется, что кроме собственно лесных типов растительности, в тропиках и субтропиках развиты и другие типы растительности. Зональных типов травянистой растительности в тропиках и субтропиках, однако, практически нет (за исключением некоторых своеобразных типов на морских побережьях, особенно на песчаных аренах, или высоко в горах). Зато в тропиках и субтропиках легко прослеживается мощный ряд (филум, ствол) **типов ксерофильной растительности**. Об одном из них — тропическое колючелесье — мы уже упоминали, но это далеко не единственный, и даже далеко

не самый важный тип ксерофильной растительности тропиков и субтропиков.

Одним из богатейших по составу и своеобразнейших типов растительности тропиков является «каатинга». Впервые он был описан на Бразильском нагорье, на территориях с настоящим тропическим термическим режимом, но в условиях низких уровней осадков (500–300 мм в год) и обычно двух очень коротких влажных периодов (XI–XII и V–VI), чередующихся с засушливыми периодами. Надо отметить, что каатинга очень часто развита на карбонатных породах, нередко — в условиях очень мощного дренажа, почвы же здесь, в основном, — краснозёмы.

Классическая бразильская каатинга — это лесные сообщества, однако, очень своеобразной структуры. Они составлены деревьями верхнего яруса, достигающими высоты 20–25 м, как правило, достаточно редкостойными, но, главное, листопадными (в один или в оба сухих сезона), часто цветущими в безлистном состоянии. Но наиболее характерна жизненная форма этих деревьев — они либо обладают очень толстыми бочкообразными, бутылкообразными стволами и небольшими верхушечными кронами, либо столь же раздутыми ксилоподиями. И то и другое — приспособления для запасаания влаги.

Древесина у большинства этих деревьев относительно мягкая и рыхлая (это типичные «пахикаульные», то есть толстостебельные, деревья). Среди них многие виды из разных родов семейства бомбасовых (*Cavanillesia arborea*, *Chorisia crispiflora* и другие виды этого рода, виды родов *Bombax*, *Ceiba* и т.д.). Это виды Anacardiaceae (из родов *Spondias*, *Astronium*), многие бобовые (мимозовые и цезальпиниевые из родов *Mimosa*, *Melanoxydon*, *Caesalpinia*, *Piptadenia*), молочайные (особенно из рода *Manihot*), Аросунасеae (например, *Aspidosperma*), иногда пальмы (например, *Copernicia prunifera*) и др.

В каатинге всегда есть значительно более сомкнутый ярус низких деревьев (в нём особую роль играют многочисленные виды кактусов, как колоновидные *Cereus*, так и тонкостебельные, шаровидные, бочонковидные), есть колючие кактусовидные *Euphorbia*, низкие деревья из Аросунасеae и др. Очень разнообразны здесь и наземные и эпифитные Bromeliaceae, виды *Agava*, есть в каатинге и папоротники (особенно ксерофитные типы родства *Cheilanthes*), есть мхи. Обычно очень мало (или почти нет) злаков. Некоторые типы каатинги, не обладающие столь хорошо выраженным верхним ярусом, а структурно

чаще редколесья, называются в Бразилии «campos serrados». Именно районы развития каатинг и кампуш серрадуш в Бразилии принадлежат к районам Земли, где зафиксировано наибольшее богатство сосудистых растений для небольших ограниченных территорий. Подобные сообщества свойственны и некоторым районам Венесуэлы.

Очень своеобразные сообщества, развивающиеся на карстовых останцах, — «моготе» на Западной Кубе. Это тоже, по существу, своеобразная каатинга (в них господствуют *Bombax emarginatum*, *Agave tubulata*, *Spathelia brittonii* — из семейства Rutaceae, пальма *Gaussia*). Именно в них встречается и эндемик Кубы — *Microcycas calocoma*. Но каатинга есть не только в Америке. Она достаточно своеобразно, но весьма типично развита и на юге Африки. В скальных уступах, перехватывающих массы туманной влаги, в Южной Анголе и Намибии она образована «деревом-флягой» *Moringa ovalifolia* (до 10 м выс.), видами *Aloë*, в том числе *Aloë dichotoma*, до 12 м высотой, *Pachypodium lealii* (Аросунасеае), *Cissus juttae* (Vitaceae), *Euphorbia guerichiana*, *Fockea dammarana* (Asclepiadaceae) — лиановидный древесный вид, а также видами родов *Commiphora* (Burseraceae), *Sclerocarya* (Anacardiaceae), *Gyrocarpus americanus* (Hernandiaceae).

Южнее, в Намаквалэнде и Карру развиты каатингоподобные сообщества *Cotyledon fascicularis* (ствол до 50 см, высота до 20 м), *Sarcocaulon patersonii* (Geraniaceae), видов *Aloë*, *Euphorbia*, *Zygophyllum*, *Acanthosicyos* (Cucurbitaceae), *Monsonia* (Geraniaceae). Обычна здесь «слоновая нога» — *Testudinaria elephantipes* из семейства Dioscoreaceae. В этих низкодереветных сообществах есть и множество суккулентных трав, полукустарников (в том числе — подушковидных), кустарников, есть виды папоротников и мхов, но также почти нет злаков. На востоке Африки (прежде всего на юго-востоке) в сообществах каатинги участвуют бутылочные и бочёночные низкие деревья из родов *Adenium* (Аросунасеае), *Aloë*, различные суккулентные виды *Euphorbia*, виды рода *Adenia* (Passifloraceae), родов *Caralluma*, *Stapelia* (Asclepiadaceae), виды *Boswellia*, *Commiphora* (Burseraceae), *Acacia*, *Sterculia* и др. Северные варианты подобной каатинги свойственны некоторым районам Сомали, а также южной Аравии, но особенно — замечательному острову Сокотра, где каатингу образуют *Adenium socotranum*, *Dendrosicyos socotrana* (Cucurbitaceae), древесное пахикаульное зонтичное с цельными копытовидными листьями *Nirarathamnos*, виды Asclepiadaceae из ро-

дов *Socotora* и *Socotranthus*, (низкодревесный) кустарниковый вид *Dirachma socotrana* (Dirachmaceae, близкое к Geraniaceae). Многие из них ныне на грани исчезновения.

Замечательные образцы каатинги развиты на Мадагаскаре (особенно на его западе и юго-западе). В них развиваются виды баобабов, например, *Adansonia grandidieri*, *A. za*, *A. fony*, последний высотой всего до 2,5 м! Род *Adansonia* (Bombacaceae) известный, прежде всего, по замечательному баобабу *A. digitata* в африканских саваннах, невелик (всего 9 видов). 7 из них — эндемики Мадагаскара, и один вид — *A. gregorii* (также бутылочное дерево (!), с запасом воды до 300 л в стволе) — эндемик северо-запада Австралии. Кроме того, в каатинге Мадагаскара участвуют и виды *Adenium*, *Moringa* (*M. drouhardii*), *Pachypodium*, *Adenia*, *Gyrocarpus americanus*, виды *Euphorbia*, *Cyphostemma* (Vitaceae), *Aloë*, *Kalanchoë* и др. Наконец, на юго-западе Мадагаскара есть обширные пространства, где развито колючелесье, очень своеобразного образца, и именно там же оно тесно связано с каатингой (в том числе — с низкими баобабами). В подобных ценозах участвуют колючелесные виды из родов *Didierea*, *Alluaudia* (Didiereaceae), *Pachypodium* (*P. geayi*), многочисленные виды *Euphorbia*, но и виды родов *Baudouinia*, *Delonix* (Caesalpinaceae), например, *D. adansonoides* — дерево-«стена» (а *Delonix regia* — эмблема Мадагаскара).

Наконец, каатинга развита и в Австралии. К сожалению, описания ценозов с участием австралийского баобаба найти не удалось, но на северо-востоке Австралии, по периферии участков с тропическими лесами развиты ценозы из бутылочных деревьев *Brachychiton australis* (Sterculiaceae), видимо, и других видов этого рода — *B. acerifolius* и др. (их всего 30 видов), с участием *Pleiogynium cerasiferum* (Anacardiaceae), *Gyrocarpus americanus* и др.

Несмотря на значительное число родственных типов в разных сообществах каатинги на разных континентах, весьма трудно предположить их первичное общее развитие где-то в едином центре. Однако общий древний возраст этого важного типа растительности предположить можно.

Но важнейшим ксерофильным типом тропической древесной растительности является, без сомнения, **саванна**. Есть множество точек зрения на объём этого типа растительности, иногда к нему причисляются многие варианты саванновых лесов (в Африке, особенно);

иногда к саваннам относят и сообщества, развивающиеся в умеренных зонах, или вторичные тропические злаковники. Вряд ли всё это оправдано, но то, что саванны тесно связаны со многими типами растительности — несомненно.

Классическая страна саванн — Африка (хотя происхождение слова саванна — *savana* — не вполне ясно). Африканские саванны развиваются при годовых суммах осадков менее 600 мм в год, в условиях длительного (и чаще одного) засушливого периода, причём, как правило, сопровождающегося сильнейшими пожарами во время засухи. Но во время влажного периода в саваннах возможно даже довольно продолжительное затопление на участках с сильным задержанием или заиливанием поверхности. Большая часть деревьев в саваннах — пожаростойкие. Характернейшей же чертой саванны является наличие мощного яруса трав, главным образом, злаков. Злаки саванны, как правило, более мощный конкурент в борьбе за влагу, чем деревья (и кустарники). Они образуют сомкнутый ярус (и мощное задержание или насыщение корневищами и корнями верхнего горизонта почвы). Деревья в этом случае образуют значительно более редкостойный ярус. Как правило, многие из них запасают воду в стволах и корнях; корни часто многоярусные, идущие на большую глубину. Верхний ярус корней потребляет влагу во влажный период в конкуренции с травами, более низкие ярусы перехватывают избыток влаги влажного периода, но и конденсированную влагу нижних горизонтов почв.

Почвы саванн — краснозёмы и желтозёмы, развитые обычно на латеритных корках. В этих условиях, чем беднее и каменистей почва, тем больше деревьев и кустарников.

Кроме **древесных саванн**, развиваются и **кустарниковые** (или низкодеревные) **саванны** (при осадках 400–300 мм в год). Есть в саваннах и суккуленты, чаще кустарники и полукустарники, реже — травы. Однолетников в саваннах немного.

В Африке обычно различают 4 основных типа саванн:

1. **Акациевая саванна.** Фитоценозы с зонтиковидными акациями (*Acacia albida*, *A. arabica*, *A. giraffae* и др.) и преимущественно корневищными злаками из родов *Hyparrhenia*, *Andropogon*, *Themeda* и др. (высота злакового яруса 1–1,5 м). Кроме древесного яруса (иногда и виды *Moringa*, *Balanites aegyptiaca*), есть и кустарники, и низкие деревца, но их обилие, да и состав — невелики. Главным об-

разом — Северо-Восточная Африка, Южная Аравия, кое-где и в Восточной Африке.

2. **Акациево-баобабовая саванна.** Более разнообразный древесный ярус — *Adansonia digitata*, виды *Acacia*, особенно *A. giraffae*, *Terminalia sericea*, *Combretum apiculatum* (Combretaceae), виды рода *Bauhinia* (Caesalpinaceae), *Ziziphus spina-christi* (Rhamnaceae), пальмы *Hurphaene thebaica* («дум»), *Elaeis guineensis* («масляная пальма») и др. Покров злаков — главным образом корневищных и рыхлодерновинных из тех же родов. В некоторых вариантах — многочисленные виды кустарников. Восточная, Северо-Западная и в меньшей мере Юго-Западная Африка. Аналоги — на Западе Мадагаскара.

3. **Высоко-злаково-акациевая и высоко-злаково-пальмово-акациевая саванна.** Виды *Acacia*, *Butyrospermum parkii*, *Entada sudanica*, *Bauhinia reticulata*, пальмы из рода *Borassus*, представители Combretaceae, Araliaceae (*Cussonia djalonensis*) и др. Злаки главным образом дерновинные и кочковато-дерновинные, реже корневищные, высотой 2,5–3,5 м и более, виды родов *Pennisetum*, *Andropogon*, *Panicum*, *Hyparrhenia* (*H. rufa*), *Imperata* (*I. cylindrica*) и др. Сахель — Центральная и Восточная Африка.

4. **Колючекустарниково-древесная саванна.** Виды *Acacia* — *A. horrida*, *A. giraffae* и др., *Terminalia sericea*, *Ziziphus mucronata* — до 3 м высотой, *Ehretia hottentotica* (Boraginaceae), *Albizia anthelmintica*, виды рода *Protea* (до 3–4 м выс.) и др. Злаки из родов *Stipagrostis*, *Panicum*, *Schmidtia*, *Digitaria*, *Themeda triandra* и др., обычно высотой до 1 м (реже — выше). Юго-Западная Африка (Ангола, Намибия, Ботсвана, ЮАР), в меньшей мере — Юго-Восточная Африка.

Значительную часть Индостана (особенно плоскогорье Декан) занимают настоящие **саванны** («батта»). Это сообщества, ярусно вполне аналогичные африканским. В древесном ярусе их различные виды Leguminosae (особенно виды *Dalbergia*, *Butea frondosa*, *B. monosperma*, некоторые виды *Acacia* — *A. catechu*, *A. sundra*, *A. arabica* — «babul», *Bauhinia*), *Bombax malabaricum*, виды рода *Eugenia* (Myrtaceae), иногда редкостойные деревья *Shorea robusta*, виды *Machilus*, *Ficus*, нередко — обильные заросли кустарников (особенно виды родов Acanthaceae). Крупные (до 4–4,5 м) злаки представлены видами родов *Saccharum* (*S. narenga*, *S. arundinaceum*), *Imperata arundinacea*, *I. cylindrica*, *Erianthus* (*E. purpurascens*) и др. На сухих песчаных почвах в них господствует пальма *Borassus fla-*

belliformis («пальмира») с акациями и канделяброобразными видами *Euphorbia*.

В более северных сухих Раджастане и Пенджабе (до освоения) саванна была с большим количеством кустарников и меньшим — злаков. Деревья *Acacia leucophloea*, *A. arabica*, *Dalbergia sissoo*, *Prosopis spicigera*, *Salvadora persica*, *Moringa oleifera*, низкие деревца и кустарники *Capparis aphylla*, *Ziziphus nummularia*, *Cordia rothii*, *Periploca aphylla* (Asclepiadaceae), из злаков — представители родов *Stipagrostis*, *Heteropogon* (*H. contortus*), *Panicum*. Подобные же саванны развиты кое-где в Пакистане (Синде), на юге Ирана и юге Аравии (с *Acacia senegal*, *Balanites aegyptiaca*, *Salvadora persica*, *Calotropis procera* (Asclepiadaceae), *Cassia obovata*, *Withania somnifera* etc.). Они постепенно связывают саванны Индостана с Североафриканскими (Нубийско-Суданскими). Злаков в таких саваннах немного (виды *Stipagrostis*, *Panicum*, *Imperata*).

Саванны подобного типа (главным образом с зимней засухой) развиты кое-где и в Юго-Западном Китае и на юге Китая, в них участвуют *Dalbergia mimosoides*, *D. hupehensis*, *Acacia pennata*, *Bauhinia variegata*, *Pistacia weinmannifolia*, *Rhus succedanea*, *Bombax malabarica*, *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), *Decaisnea fargesii* (Lardizabalaceae), *Euphorbia royleana* и злаки — *Erianthus fulvus*, *Heteropogon contortus*, виды *Andropogon*, *Themeda triandra*, и очень много кустарников (*Desmodium*, *Indigofera*, *Phyllanthus emblica* из Euphorbiaceae, *Opuntia* — одичало). Наконец, подобные саванны есть и кое-где в Индокитае.

Очень своеобразны австралийские саванны. На большей части Австралии это *Casuarina*—*Acacia* и *Eucalyptus*—*Casuarina*—*Acacia*-сообщества со злаками (*Stipa*). На Западном и Центральном плато это также *Eucalyptus*—*Casuarina*-сообщества, включающие виды Proteaceae, *Melaleuca* (Myrtaceae) со злаками, в Эремее — сообщества *Eucalyptus* + *Helipterum* (Compositae) со *Stipa*. На юго-западе ещё более своеобразны саванны, где участвуют травяные деревья из лилейных *Xanthorrhoea*, *Dasypogon* и *Kingia* из злаков. Осадки в саваннах Австралии и зимние и летние, но все типы саванны здесь сухие.

Наконец, очень разнообразны и саванны Южной Америки. Это часть «campos cerrados» — прежде всего, где господствуют деревья с вечнозелёными очень жёсткими или густоопушёнными листья-

ми из Leguminosae, Vochysiaceae, Compositae, Boraginaceae (*Cordia*), Proteaceae (*Roupala*), пальм (*Acanthococos*), множеством кустарников и полукустарников со многими злаками (в том числе высокими *Stipa*), осоками. Ближе к восточным подножьям Анд среди деревьев появляются древовидные (10-метровые) бромелиевые (*Pourretia gigantea*), вечнозелёные сложноцветные с хвоевидными листьями — *Lepidophyllum quadrangulare*, *L. rigidum*, очень много кактусов. Это так называемая «матораль».

В Венесуэле характерны саванны (здесь их называют «льянос»), развивающиеся при высоких суммах осадков (до 1 200–1 800 мм), но на грунтах с высокой фильтрацией и с заметным периодом абсолютной засухи. Это саванны с пальмой *Copernicia tectorum* и с кактусами.

В Центральной Америке и Соноре целый ряд саванновых сообществ развивается при двух влажных периодах (зимой и летом). Это «кактусовые леса» (Cactus forest), в которых кактусы *Carnegiea gigantea*, *Ferocactus wislizeni*, виды *Opuntia* достигают 10–15 м выс. при глубине корней до 1 м и длине корней до 30 м, с участием *Cercidium microphyllum*, *Prosopis juliflora* var. *velutina*, *Larrea tridentata*, *Fouquieria splendens* («очотилло»), *Idria columnaris*, *Ephedra trifurca* со злаками *Heteropogon contortus* и др. Есть папоротники (*Cheilanthes lindheimeri*), плаунок *Selaginella arizonica*.

В горах Мексики кое-где добавляются древесные амариллисовые — *Fourcroya*. Это саванны «мескитос» (mesquitos-sabana) — с господством *Prosopis juliflora* var. *velutina* (до 15–18 м выс. и диаметром ствола до 1,5 м), *Acacia greggii*, *Celtis pallida*, видами *Lycium*; по злакам — *Heteropogon*, *Bouteloua* sp.; с древовидными *Yucca*, с лианами. Есть в Мексике и саванны с крупными *Yucca brevifolia* (до 9 м выс.), с *Carnegiea*, *Cereus*, *Opuntia*, с участием *Acacia greggii*, видов *Agava* и злак *Larrea tridentata* (2–4 м выс.).

Все эти сонорские саванны очень постепенно переходят в тропические и субтропические пустыни (когда выпадают злаки, некоторые деревья и прибавляются маревые), но также и в муссонные леса, редколесье или злаковники (чаще вторичные).

Зная теперь основное разнообразие тропических и субтропических лесов, в том числе лесов Средиземноморья, саванн и тропических аридных древесно-кустарниковых типов (колючелесье, каатинга), мы можем более ясно представить себе и собственно **аридные типы растительности Земли.**

Аридные территории занимают примерно 35% земной суши и, в основном, они расположены симметрично относительно экваториальной зоны. Они характеризуются недостатком влаги, доступной для растений в течение большей части года. Растения, в них живущие, приспособлены и к недостатку влаги, и к длительным перегревам (многие из них переходят к C₄ типу фотосинтеза, у многих появляются особые черты анатомии, так называемый коронарный синдром, особые типы водного режима — большая разница между реальным и летальным водным дефицитом). Наконец, для многих из них в той или иной степени характерна галофильность — почвы аридных областей всегда засолены.

Общая закономерность для аридных типов растительности Земли заключается в том, что они являются производными тех или иных менее аридных типов, и это хорошо заметно, прежде всего, в тропиках и субтропиках. Так, большинство тропических «пустынь» — это производные каатинги или саванн. Но в аридных областях Земли всегда увеличивается роль в растительном покрове некоторых семейств цветковых растений, которые преимущественно с аридными областями и связаны. Это Chenopodiaceae, Ephedraceae, Aizoaceae, Zygophyllaceae, Tamaricaceae, Frankeniaceae в Старом Свете, Sactaceae, Fouquieriaceae в Новом Свете, Myrothamnaceae на юге Африки и Мадагаскаре. Кроме того, именно к аридным областям приурочено особое богатство растений полудревесных — полукустарников и даже полудеревьев (*Haloxylon*) и эфемеров (однолетников с очень кратким периодом развития).

Аридные типы растительности весьма разнообразны, и при бедности состава фитоценозов, характерной для многих из них, трудно поддаются классификации. Имеет смысл, поэтому, рассмотреть некоторые из них отдельно по континентам.

Северо- и центральноамериканские «пустыни» (сонорские пустыни) — это, прежде всего, **пустыни с кактусами** (*Carnegiea*, *Pachycereus*, *Lemaireocereus*, *Lophocereus* — колоннообразные, шаровидные — *Ferocactus*, подушковидные — *Echinocereus*, *Mammillaria*, плоскостебельные — *Opuntia*). В кактусовых пустынях обычны также виды рода *Fouquieria* (Fouquieriaceae) и иногда выделяемого из этого рода *Idria columnaris*. В них же часто встречается «креозотовый куст» — *Larrea tridentata*, но чаще встречаются пустынные сообщества, где *Larrea* господствует вместе с *Sarcobatus vermiculatus*

из семейства Chenopodiaceae (до 1,5 м выс.), севернее — с *Artemisia tridentata*. Здесь же нередки виды *Ephedra*. На севере Соноры вместе с *Larrea* образует сообщества *Simmondsia chinensis* (в Китае её нет, это эндемичное семейство Соноры) — «хохоба» (жожоба, даёт растительный воск). Вообще-то Сонорские пустыни очень богаты флористически.

Чилийско-перуанские пустыни (Атакама) представляют аридные сообщества характерного типа «**лома**». Это пустыни на высотах 300–800 м, где единственными источниками влаги являются туманы (связанные с холодным Перуанским течением и близостью гор). В прибрежных полосах это исключительно заросли бромелиевых (видов *Tillandsia*), а в некоторых местах — лишайников (виды *Cladonia* с водорослями *Nostoc commune*). Далее вверх по склонам это эфемерно-эфемероидные сообщества — довольно богатые, для которых особенно характерны виды *Tillandsia gensei*, *T. tragophoba* и виды из семейств Loasaceae, Solanaceae (*Nolana*, *Nicotiana*, *Solanum*), *Salvia raposana* из губоцветных. Чуть в глубине гор на каменистых склонах есть виды *Acacia macracantha*, *Caesalpinia tinctoria*, *Carica candicans*, *Croton chilensis*, *Euphorbia lactiflora*. Во многих районах характерно и господство кактусов, в том числе *Echinopsis*, голубых *Echinocactus*, *Copiapoa* (16 видов — эндемики Чили).

В пустынном районе Монте (западная часть Гран-Чако) между 28° и 35° южной широты растительность схожа с Сонорскими пустынями. Здесь тоже развиты *Larrea* (*L. cuneifolia*, *L. divaricata*), кактусы (*Trichocereus*, *Ferocactus*, *Echinocactus*, *Mammillaria* и др.), «мескитос» (*Prosopis alata*, *P. strombulifera*), виды *Ephedra*, *Atriplex*, *Suaeda*. Южнее — в верховьях Рио-Негру и Рио-Колорадо расположены участки настоящей патагонской пустыни, для которых характерно обилие подушечников и кустарников из семейства Umbelliferae (*Mulinum spinosum*, *Azorella caespitosa*), Verbenaceae (виды *Verbena*), *Adesmia trijuga* (Leguminosae), *Euphorbia portulacoides*, Compositae (*Nardophyllum*, *Senecio*, *Chiliotrichum*). Из более крупных кустарников — *Cassia aphylla*, *Berberis cuneata*, *Lycium tenuispinosum*, *Ephedra frustillata*.

Крупнейшие пустыни Африки — Сахара и Калахари, Намиб, Карру резко отличаются друг от друга. Намиб — это каменистая (кроме запада) пустыня туманов. Здесь господствуют суккулентные пустыни из различных видов Aizoaceae (*Mesembryanthemum*, *Lithops*,

Fenestraria), Zygophyllaceae (виды *Zygophyllum*), Chenopodiaceae (*Salsola*), Liliaceae (*Aloë*), Euphorbiaceae, Passifloraceae (*Adenia*), Vitaceae (*Cissus*, *Parthenocissus*). На песках — виды *Stipagrostis* (Poaceae), *Merremia* (Convolvulaceae), *Petalidium* (Acanthaceae), *Arthraerua* (Amaranthaceae). На водотоках — *Tamarix articulata*, виды *Lycium*. Но самым знаменитым растением Намиба является *Welwitschia mirabilis*.

Калахари — песчаная пустыня, занятая, главным образом, разреженными саваннами и развитыми на дюнах группировками *Stipagrostis*, *Eragrostis*, *Aristida*, *Schmidtia*, а также арбузов (*Citrullus lanatus*, *C. naudinianus*). Иногда развиваются кустарниковые пустыни из видов *Burkea africana* (Leguminosae), *Ochna pulchra* (Ochnaceae), *Zygophyllum*.

Очень богатые аридные территории Карру (Karoo), прежде всего, отличаются разнообразием суккулентных пустынь из видов Aizoaceae, Euphorbiaceae, Asclepiadaceae (*Stapelia*, *Caralluma*, *Hoodia*), Crassulaceae (*Cotyledon*, *Crassula*), лилейных (*Hawortia*, *Aloë*), Chenopodiaceae (*Salsola*, *Atriplex halimus*). Есть здесь и разреженные злаковниковые пустыни (*Sporobolus ludwigii*, *Eragrostis lehmanniana*) и колючезлаковники (*Eragrostis spinosa*, виды *Aristida*) и эфемерово-эфемероидные пустыни. Кроме того, как и в Сахаре, здесь есть участки растительности «средиземноморских типов», постепенно обеднённых по мере нарастания аридности климата.

Огромная Сахара и близкие к ней Нубийская и Аравийская пустыни очень бедны. Обычно и ботаники для этих территорий предпочитают разделять растительность не столько по типам растительности, сколько по геоморфологическим выделам, различая — **гаммады** (каменистые плато), **рэг**, **серир** (щебнисто-каменистые поверхности), **эрг** (пески), солончаки (себх, **шотт**) и **вади** (уади) — русла временных или постоянных водотоков. Кроме того, в ряде районов развиты пропиленные каньонами и украшенные останцами выдувания участки плато («гассили»). На эргах и наваянных песках развиваются сообщества видов рода *Stipagrostis* (*Aristida*), иногда *Cyperus conglomeratus*, *Panicum turgidum*, *Danthonia fragilis*. На юге и востоке Сахары с ними группируются виды саванн — *Acacia* (*A. ehrenbergiana* и др.), реже *Commiphora*, *Combretum*, *Balanites aegyptiaca*, на севере — *Haloxylon*, *Hammada*, *Zygophyllum album*, *Retama raetam*, виды *Calligonum* (*C. azel*, *C. comosum*), *Ephedra alata*.

На эргах и гаммадах обычно очень мало растений, на северо-западе Сахары — подушечники *Fredolia aretioides*, *Salsola* (Chenopodiaceae), *Limoniastrum feei* (Plumbaginaceae), виды *Zygophyllum*, *Reaumuria* (Tamaricaceae), *Zilla spinosa* (Cruciferae). В шоттах господствуют виды *Halocnemum*, *Salicornia*, *Suaeda*, *Salsola* (Chenopodiaceae), *Frankenia*, *Nitraria tridentata*.

Богаче становится пустыня Сахара на западе (Марокко — Мавритания), где есть участки суккулентных пустынь с кактусовидными *Euphorbia echinus*, *E. balsamifera*, с колючими кустарниками и кустарничками *Rhus oxyacantha*, *Nucularia perrinii*, *Cornulaca monacantha*, а ближе к морю также и *Argania spinosa* (Sapotaceae), *Randonia africana* (Resedaceae), *Acacia seyal*, *Lycium intricatum* и т.д. Сильно обогащают Сахару горные системы Тассилин-Аджер, Ахаггар (Хоггар), Тибести — здесь сохранились *Cupressus dupreziana*, *Olea europaea*, *Ficus salicifolia* и многие другие реликты средиземноморской и сахельской флоры. В вади часто растёт *Nerium oleander*. Сильно обогащается Сахара и на севере, по мере влияния гор Магриба. В Аравии — очень похожая ситуация в Сирии и на юге от Йемена до Омана.

Пустыни Австралии отличаются резким своеобразием. Они весьма тесно связаны с австралийскими саваннами. На большей части экстрааридных территорий Эремеи развиты солянковые пустыни («полупустыни») из *Atriplex vesicaria* и других видов *Atriplex*, *Kochia sedifolia*, которые чередуются с группировками *Casuarina lepidophloia*, *Acacia aneura* («мальга», «мульга»), *A. burkittii*, *Eremophila oppositifolia* (Myoporaceae), с однолетниками из родов *Stipa*, *Bassia* — на песках, а также *Myoporum platycarpum* (Myoporaceae), *Zygophyllum fruticosum*, *Z. prismatothecum*, *Lycium australe*, *Nitraria billardierei* — на глинистых почвах. В Центральной Австралии — основные типы аридной растительности представлены **мульга-скрэб** и **колючезлаковниками**.

Мульга-скрэб образован главным образом *Acacia aneura* (филлодиевая — безлистная), иногда с *Acacia harpophylla* («бригелу»), некоторыми видами *Eucalyptus* (*E. melanophloia*) и кустарниками из Proteaceae (*Grevillea*, *Hakea*), Myoporaceae (*Eremophila*, *Myoporum*), Compositae (*Olearia*), Sapindaceae (*Dodonaea*, *Heterodendrum*), Fabaceae (*Cassia*). На более лёгких почвах и при зимних и летних осадках мульга-скрэб замещается колючезлаковниками, где го-

сподство получают колючелистные виды злаков *Triodia pungens*, *T. bosedowii*, нередко с кустарниками из Proteaceae (*Hakea*, *Grevillea*), Myoporaceae (*Eremophila*), Chenopodiaceae (*Rhagodia spinescens*, *Euchylaena tomentosa*), Euphorbiaceae (*Euphorbia wheeleri*, виды рода *Adriana*). На песчаных барханах — *Ptilotus* (Amaranthaceae, эндемик), *Sida* (Malvaceae), кустарники *Casuarina*, *Crotalaria*, *Acacia*, *Dodonaea*, *Grevillea*, *Clianthus formosus* и множество эфемеров. Развита здесь и галофитные сообщества (*Arthrocnemum*, *Salicornia*, *Atriplex inflata*, *Kochia glomerifolia*, *Frankenia*, виды *Cassia*, *Scaevola*). В самом центре Эремеи (область Алис-Спрингс) пустыня нарушается горами Макдонел и «криками» (~ вади). Здесь появляются реликтовые *Callitris glauca*, *Macrozamia macdonnellii*, *Capparis mitchellii*, виды эвкалиптов, протейных, *Ficus platypoda* и т.д., а по берегам криков и пальма *Livistona mariae*, эфемеровые орхидные (*Corybas*).

Азиатские пустыни лишь в небольшой части тропические и субтропические. Пустыни Синда и пустыня Тар, главным образом, солонцовые (древесно-кустарниковые) — *Acacia leucophloea*, *A. senegal*, *Prosopis specigera*, *Ziziphus nummularia*, *Balanites roxburghii*, а на щебнистых почвах ещё и *Anogeissus pendula* (Combretaceae), *Commiphora mukul* (Burseraceae), *Salvadora oleoides*, *Capparis decidua*, древовидный молочай *Euphorbia caducifolia*, *Calotropis procera* (Аросупасеае). На развеванных песках это уже специфические виды *Calligonum*, *Haloxylon (Hammada) salicornicum*, *Ephedra* и злаки *Stipagrostis*, *Aristida*, *Eleusine*, *Cyperus arenarius*, виды *Aerva* (Amaranthaceae). Севернее они сменяются жёсткими субтропическими пустынями Ирана (Деште-Лут) и Афганистана, главным образом, солончаковыми и каменисто-щебнистыми, а ещё севернее — Туранскими жарко-умеренными и теплоумеренными пустынями. Здесь господствуют уже полукустарники или кустарники, древовидные формы редки (только на песках).

Песчаные пустыни здесь либо **псаммосаванны** (с *Ammodendron conollyi*, *A. bifolium*, *Ammothamnus lehmannii*, *Eremosparton*, *Smirnovia*, *Calligonum arborescens*, *Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*, *Carex physodes* и злаками — *Stipagrostis*), либо **кустарниково-полукустарниковые** (фриганоидные) с видами *Ephedra strobilacea*, *E. lotatolepis*, многими видами *Calligonum*, *Salsola*, *Artemisia*, *Mausolea*, *Astragalus* sect. *Ammodendron*. Глинистые пустыни — фриганоидные (*Artemisia*, *Salsola arbusculiformis* и т.д.), засоленные — с очень бога-

тым составом солянок из *Chenopodiaceae*, *Frankeniaceae* и др. Наконец, для этих пустынь очень характерны специфические пойменные леса — «тугаи» (*Populus euphratica*, *P. pruinosa*, *Tamarix* sp., *Elaeagnus oxycarpa*, *E. angustifolia*, виды *Lycium*) с зарослями гигантских злаков *Erianthus ravennae*, *Saccharum spontaneum*, *Imperata cylindrica*. Севернее и восточнее пустыни сильно обедняются и в Центральной Азии песчаные пустыни (*Haloxylon ammodendron*, *Calligonum* sp.) уже очень бедны. Но каменистые пустыни здесь ещё довольно богаты и оригинальны (*Zygophyllum xanthoxylon*, *Nitraria sphaerocarpa*, а в более мягких условиях и *Gymnocarpus przewalskii*, *Tetraena mongolica*, *Ammopiptanthus mongolicus*, *A. nanus*). Здесь появляются уже и роды, общие с пустынями Сонары, например, *Eurotia*, *Krascheninnikovia* (*Ceratoides*) из *Chenopodiaceae*.

Азиатские пустыни (особенно севернее субтропиков) флористически очень резко отграничены от господствующих в Азии типов растительности. Это очень важная черта этих пустынь, позволяющая по-иному рассматривать историю их, в отличие от остальных пустынь, тесно связанных с иными типами растительности в тех же регионах.

Но чтобы понять эту историю, необходимо вкратце ознакомиться с некоторыми типами растительности, специфическими для стран средиземноморского типа климата переходного от субтропического к теплоумеренному (тёплая зима с осадкам и жаркое лето с засухой). Классическим объектом изучения подобных типов растительности является область собственно Средиземноморья и области бывших Средиземий — область «Древнего Средиземья».

Мы уже говорили, что центральным типом лесов Средиземноморья является тип склерофильных (жестколистных) лесов, главным образом, из *Quercus ilex*, а также *Olea europaea*. Мы говорили и о том, что после значительного разрыва ареала тип этот появляется в горах Северных Гималаев и затем в Юго-Западном Китае. Более того, следует сказать, что подобно тому, как на западе Африки, в Атласе или в Восточном Средиземноморье (Ливан) с поясом *Quercus ilex* и жестколистных вечнозелёных лесов связаны и своеобразные хвойные леса из видов рода *Cedrus* (настоящий кедр), так и в Гималаях сообщества *Quercus baloot* тесно связаны (замещаясь по высоте) с лесами *Cedrus deodara* (гималайским кедром). Тесно связаны здесь и некоторые сосны (*Pinus canariensis* — *Pinus roxburghii*, *Pinus*

реусе — *Pinus excelsa*). По-видимому, логично полагать, что область Средиземноморья ещё относительно недавно была более обширной и охватывала пространства до Гималаев, а также Эфиопии и Йемена (виды родов *Juniperus*, *Olea* и др. свидетельствуют о том), и, наконец, до ряда районов Китая (но в более древние времена). Отсюда и замечательная концепция «Древнего Средиземья».

А между тем, даже только в Средиземноморье, отчасти естественным путём, отчасти под влиянием человека, сформировалось несколько производных от склерофильных вечнозелёных лесов типов растительности. Прежде всего, это маквис (или «маки», maquis).

Маквис — это густые заросли низких вечнозелёных деревьев и кустарников, прежде всего, тех же *Quercus ilex*, *Q. coccifera* (но низких, не выше 2–5 м), *Juniperus phoenicea*, *J. oxycedrus*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *E. verticellata*, *Myrtus communis*, *Cistus albidus*, *C. vilosus*, *C. salviifolius*, *Spartium junceum*, *Olea europaea*, *Phyllirea media*, *Ph. latifolia*, *Ph. angustifolia*, *Pistacia lentiscus*, *P. atlantica*, *P. therebinthus*, *Acer monspessulanum*, *Vitex agnus-castus*, *Calycotome infesta* (летом теряет большую часть листьев), *Rhamnus alaternus*, *Viburnum tinus*, *Rosmarinus officinalis*, *Lavandula stoechas*, *Euphorbia dendroides* и др., а также с лианами — *Asparagus acutifolius*, *Smilax aspera*, *Tamus communis*, *Rosa sempervirens*, виды *Clematis*, *Cionura erecta*, *Periploca graeca*, с геофитами-весенниками — *Anemone coronaria*, *Scilla*, *Galanthus*, *Leucoium*, *Narcissus*, *Asphodelus*, *Asphodeline* и т.д. Есть и папоротники, и мхи. В Северной Африке прибавляется «сандарак» — *Tetraclinis articulata* (выс. 2–2,5–5 м). Приатлантические и присредиземноморские маквисы иногда обогащены и *Nerium oleander*. На востоке, где нет *Quercus ilex*, в маквис входят иногда *Q. calliprinos*, *Q. infectoria*.

Стадией дальнейшей деградации маквиса является на западе Средиземноморья — **гарига**, когда *Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*, *Phyllirea media* ещё более низкорослы, разрежены и когда в состав кустарников входят колючие *Ulex*, *Dorycnium*, *Helichrysum stoechas*, *Cytisus*, *Genista*, *Daphne gnidium*, *Thymus gr. vulgaris*, наряду с частью отмеченных выше. В гариге участвуют и некоторые специфические злаки (*Brachypodium ramosum*, *Ampelodesmos mauritanicus*, иногда *Lygeum spartum*). Кроме того, для Западного и отчасти Восточного Средиземноморья характерны своеобразные сообщества кустарниковых и полукустарниковых видов губоцветных — *Lavandula* sp.,

Thymus sp., *Salvia officinalis*, так называемые «томилляры» (тимьяники).

Ещё в начале века крупный геоботаник, выдающийся знаток растительности Балкан, Луйо Адамович со всей определённой заявил, что в Средиземноморье, особенно в его восточной части, есть и другие типы («формации») растительности, отличные от средиземноморских лесов и маквиса. Он, в частности, выделил ксерофильную вечнозелёную древесную и кустарниковую формацию Средиземноморских стран, обитающую в субмонтанных и монтанных регионах, в условиях более суровых зим, как особую, назвав её «псевдомакией». Доминанты псевдомакии — виды можжевельников *Juniperus oxycedrus*, *J. excelsa*, *J. drupacea*, виды дуба *Quercus coccifera*, *Q. macedonica*, *Buxus sempervirens*, *Prunus laurocerasus*, *Ilex aquifolium*, *Spartium junceum*, *Calycotome villosa*, *C. infesta* (*Phyllirea media*, *Pistacia therebinthus*, *P. mutica*, *Laurus nobilis* — как представители близкого типа маквиса).

«Псевдомакия» — сообщества более сложные, чем склерофильные леса, более многоярусные, с более пёстрой горизонтальной структурой (в основе которой пестрота состава травяного яруса, где главную роль играют древнесредиземные и европейско-переднеазиатские элементы). Вот именно к этому типу растительности, в сущности, относятся и арчевники Средней Азии (частично) и арчевники Сонорских регионов, а также и секвойевые леса. Адамович прекрасно охарактеризовал ещё один тип растительности, для которого он предложил сербское народное название «шибляк». Он отнёс к нему кустарниковые сообщества средиземноморских и пограничных с ними стран, составленные летнезелёными кустарниками, главным образом, ксерофильными или ксеромезофильными, такими как *Paliurus spina-christi*, *Cotinus coggygria*, *Rhus coriaria*, *Syringa vulgaris*, *Petteria ramentacea* (эндемик Юго-Западных Балкан), *Cercis siliquastrum*, *Amygdalus nana*, *Forsythia europaea*, *Ziziphus lotus*, *Z. jujuba*, *Punica granatum*, *Viburnum lantana*, а также *Quercus pubescens* (*Q. conferta*), *Pistacia therebinthus* и смешанный тип (в шибляке встречается ещё не менее 60 видов кустарников и деревьев, не менее 15 видов лиан и очень богатый набор видов трав, полукустарников и полукустарничков, кустарничков).

Этот тип растительности, в отличие от предыдущих, пожалуй, даже более распространён на территориях за пределами собственно

Средиземноморья (Передняя Азия, Кавказ и Закавказье, горная Средняя Азия, отчасти Южная и Центральная Европа и, по-видимому, многие районы Центрального и Северо-Восточного Китая). Однако как набор эдификаторов основного яруса, так и компонентов сообществ в этих районах очень различен, различна и структура сообществ.

Тем не менее, я также выделяю этот тип, называя его «**восточно-средиземноморскими ксерофильными листопадными лесами, редколесьями и кустарниками**». Этот тип, в свою очередь связан в восточном Средиземноморье и за его пределами с целым рядом типов, в том числе давно выделяемых (и знакомых даже не ботаникам). Так, например, представление о типе растительности «**фригана**» было вполне понятно ещё читателям Феофраста. Доминанты этого типа — полукустарники и низкие кустарники, иногда грубые колючие многолетние травы. В Греции, где зародилось представление о нём — это преобладающий на больших пространствах и очень богатый флористически тип растительности. Вот его основные доминанты: *Poterium (Sarcopoterium) spinosum*, *Astragalus parnassi*, *A. aristatus*, *Genista acanthoclada*, *Calycotome villosa*, *Moltkia (Lithospermum) hispidula*, *Euphorbia acanthothamnus* (северо-западнее — *E. spinosa*), *Thymbra capitata*, *Th. spicata*, *Stachys spinosa*, *Verbascum spinosum*, *Globularia alypum*, *Nothobasis syriaca*, *Cynara cardunculus*, на больших высотах — *Drypis spinosa* (Caryophyllaceae), *Berberis cretica*, *Rosa heckeliana*, *Acantholimon echinus*. Много жестколистных видов — *Centaurea*, *Cirsium*, *Carduus*, *Onopordon*, исключительно богатый состав однолетников, *Morina persica*, *Echinophora*, *Hippomarathrum*, *Seseli*, *Euphorbia myrsinites*. В Далмации — виды бобовых: *Anthyllis hermanniae*, *Calycotome infesta*. Злаков во фригане немного (*Poa bulbosa*, однолетники). Есть и ценозы губоцветных — **томилляры** (*Thymbra*, виды *Thymus*, *Salvia*).

Богата фригана в Малой Азии (здесь прибавляются полукустарниковые виды *Hedysarum spinosissimum*, *Onobrychis aequidentata*, другие виды *Astragalus*, *Centaurea*, *Echinops*). Фригана широко развита в Южном Закавказье, в Копетдаге (прибавляются виды *Atraphaxis*, *Artemisia*, *Salsola*, иные сложноцветные, например, *Cousinia*, полукустарниковые Cruciferae: *Moriera*, *Aethionema*, *Heridella* и т.д.). Ещё более богата и оригинальна фригана нижних и средних поясов гор Средней Азии (сложноцветные — *Lepidolopha*,

Pseudolinosyris, бобовые — очень многие *Astragalus*, *Hedysarum*, зонтичные — *Pimpinella*, *Platytaenia* и др.).

Но как в Средней Азии, так и для Передней Азии часто в составе фриганы особо выделяются **трагакантники** с господством колючих кустарниковых астрагалов из подрода *Tragacantha*, колючих *Onobrychis echidna*, *O. arnacantha*, *O. cornuta* (от Дагестана до Памиро-Алая), многочисленных видов *Acantholimon* и **колючеподушечники** (или плотноподушечники) — типа многих *Acantholimon*, *Kuhitangia*, *Acanthophyllum*, *Arenaria*, *Gypsophila aretioides* (Дагестан — Южное Закавказье — Копетдаг) и т.п., а также **колючетравники** (виды *Cousinia*). Всё это разные варианты фриганоидов или фриганы в широком смысле слова. Очень богаты они в Пригималайских странах.

В Израиле группировки как бы переходные от гариги к фригане называются «**бата**». Они содержат и типичные виды фриганы (*Poterium spinosum*, *Thymelaea hirsuta*) и кустарниковидные низкие деревца — *Pistacia lentiscus*, *Rhamnus palaestina*, виды *Cistus*. В целом — фриганоиды разного состава идут и в Центральную Азию и в Гималаи.

Аналоги этому ряду средиземноморских и древнесредиземноморских сообществ развиты в других странах со средиземноморским климатом. Это, прежде всего, западная часть Северной Америки (Калифорния, прилегающие районы Невады, Юты, Нью-Мехико). Центральным типом сообществ здесь является «**чапараль**». Иногда считают, что это коренная формация (причём именно кустарниковая). Это сомкнутые низкие (1,5–2,5 м выс.) сообщества вечнозелёных кустарников — *Adenostoma fasciculatum* (Rosaceae, с хвоевидными листьями), некоторые листопадные и полулистопадные виды родов *Fallugia*, *Cowania*, *Purshia*, *Cercocarpus*, *Holodiscus*, *Chamaebatiaria*, *Prunus ilicifolia*, *Emplectocladus* (Rosaceae), *Rhamnus crocea* и виды рода *Ceanothus* (Rhamnaceae), ряд Ericaceae (*Arctostaphylos tomentosa*, *A. pungens*), *Umbellularia californica* (Laugaceae), а также такие характерные типы как *Crossosoma* (особое семейство), древовидные маковые — *Dendromecon rigida*, виды *Rhus*, *Pistacia mexicana*, виды *Yucca*, кактусы. Есть здесь и несколько видов низких кустовидных дубов (*Quercus chrysolepis*, *Q. agrifolia*, *Q. lobata*, *Q. engelmannii*).

Но представление о первичном климаксовом характере чапаралья не очень точно. Дело в том, что, как и на севере района распростра-

нения чапаралья, но особенно южнее, в Мексике, чапараль непосредственно связан с дубовыми (жестколистными) и сосново-дубовыми лесами (по некоторым данным в Мексике — до 250 видов дубов!), а также с лесами кипарисов и можжевельников. Кроме того, чапараль в этих районах постепенно связан и с «пустынными типами растительности». Так, Р. Торн с соавторами для восточной части пустыни Мохаве прямо указывает на вхождение в состав редколесно-кустарниковых сообществ дериватов можжевеловых и сосновых лесов (*Pinus monophylla*, *Juniperus osteosperma*, *J. californica*) — *Quercus chrysolepis*, *Q. turbinella* и большого числа кустарников, типичных для чапаралья.

В других аналогах «средиземноморского климата» — предгорий Анд в Среднем Чили, на юге Африки — развиваются своеобразные, мало связанные со средиземноморскими типами, низкие леса и кустарники. В Чили это «**маттораль**» — *Cryptocarya*, *Beilschmiedia* (Lauraceae), *Quillaja saponaria* (Rosaceae), *Lithrea caustica* (Anacardiaceae), *Peumus boldus* (Monimiaceae), и колючие кустарники из Rhamnaceae (*Colletia*) и т.д. В составе матторали есть и злаки, и кактусы, и бромелиевые.

В Южной Африке — это «**финбош**» с множеством видов Proteaceae (в том числе деревом *Leucadendron argenteum*), Ericaceae (главным образом, *Erica*), бобовых (в том числе род *Aspalathus*) и т.д. Есть здесь и *Widdringtonia* (дерево из кипарисовых), *Olea vorrhucosa*, *Cliffordia* — из розоцветных.

Очень своеобразна и растительность юго-запада Австралии, где в приморской обстановке леса «**джарра**» (ярра) — субтропические жестколистными леса эвкалиптов сменяются особым типом растительности, развитым, главным образом, на лёгких почвах, — **квонган**. Это кустарники и низкие деревья из семейств протейных (*Banksia*, *Grevillea*), миртовых (*Melaleuca*), монимиевых, бобовых — цезальпиниевых (*Daviesia*). В квонгане — множество характерных для Австралии Eucrysidaceae, есть виды эндемичного семейства Emblingiaceae (близкого к Polygalaceae), виды *Casuarina* и *Callitris*.

Наконец, совершенно особым типом субсерофильной (субаридной) кустарниково-кустарничковой растительности являются так называемые «**верещатники**» или **пустоши**, боровины по Г.И. Танфильеву (Heath). Это сообщества кустарничков и кустарников, часто мелколистных и многопобеговых («эрикоидных»), приспособленных к периодической сухости местообитаний и использованию влаги ту-

манов. Их образуют «верески» — *Calluna vulgaris*, *Erica herbacea* (= *E. carnea*), *E. arborea* (на юге), *E. tetralix*, *E. vagans*, *E. mackaiana*, *E. ciliaris*, *E. erigena* и другие вересковые — *Bruckentalia spiculifolia* (главным образом, в горах), *Arctostaphylos uva-ursi*. В южной Атлантической Европе к видам вересков обычно присоединяются в сообществах виды кустарников из разных родов бобовых — *Ulex europaeus*, *U. spinosus*, *U. gallii*, *U. micranthus*, *Sarothamnus scoparius*, *Genista anglica*, *G. tinctoria* и др. В Южных Альпах развиты сложные сообщества с участием *Erica carnea*, *Rhododendron hirsutum*, *Polygala chamaebuxus*, *Globularia alypum* и др.

Хорошо развиты верещатники в горах тихоокеанского сектора Северной Америки, где их образуют виды родов *Arctostaphylos*, *Gaultheria*, *Kalmia*, *Vaccinium*, есть верещатники и в Атлантической Северной Америке. На западе и севере Скандинавии верещатники, образованные вересками с участием и других вересковых (*Vaccinium vitis-idaea*, виды родов *Phyllodoce*, *Cassiope*, *Arctous alpina*), а также эрикоидных подушковидных и стелящихся кустарничков из других семейств (*Empetrum nigrum* s. l., *Loiseleuria procumbens*) постепенно дают переходы к кустарничковым тундрам.

Проследив основной субтропический ряд развития древесных и кустарниковых типов (главным образом, в отношении ксерофилизации и отчасти криофилизации — выработки более холодостойких форм) и во вторичных (антропогенных) рядах развития, вернёмся к настоящим лесным сообществам, но сообществам умеренных типов климата.

Преобразование субтропических лесов в умеренные и холодно-умеренные проходило на очень большой территории земного шара, но наиболее ясно этот процесс виден нам в Китае и в восточной части Северной Америки. Именно здесь, по мере перехода к климатам с всё более холодными зимами, в субтропических лесах постепенно уменьшается роль вечнозелёных элементов в верхних ярусах и подлеске, увеличивается доля листопадных деревьев, сокращается число эдификаторов верхнего яруса и усиливается роль эдификаторов нижних ярусов (мхов, прежде всего).

Сложными теплоумеренными лесами являются леса восточной (Атлантической) Северной Америки. Вообще, район востока Северной Америки исключительно интересен. Во Флориде, лежащей ещё в субтропиках (а юг — тропики), здесь развиты своеобразные типы

теплоумеренно-субтропического заливного (заболоченного, но без торфообразования) леса со знаменитым *Taxodium distichum* (болотный кипарис, вечнозелёное хвойное с мягкой листвой и развитыми дыхательными корнями). В этих лесах растут также *Nyssa aquatica* (семейство Nyssaceae, родства Umbelliferae — Araliaceae), *Planera aquatica* (водный вяз), *Carya aquatica*, *Illicium floridanum*, а также целый ряд вечнозелёных (пальма *Sabal*, *Magnolia*, *Persea palustris*, *Asimina parviflora* (Annonaceae), *Sarracenia*). Субтропические заливные леса здесь ограничены с севера комплексом субтропических и теплоумеренных боров (до 5 видов сосен — *Pinus taeda*, *P. palustris*, *P. echinata*) и сложных теплоумеренно-субтропических лесов с доминированием ряда дубов (листопадных, полулистопадных и вечнозелёных) — *Quercus virginiana*, *Q. phellos*, *Q. laurifolia*, вечнозелёных *Magnolia* (*M. grandiflora*, *M. virginiana*), листопадных вязов, *Platanus occidentalis*, *Carya*, *Fraxinus tomentosa*, *F. caroliniana*, *Taxus floridana*, *Persea*, *Ficus aurea* и т.д. Здесь же встречаются *Leitneria floridana* (особое семейство близкое к Hamamelidaceae) и встречалась исчезнувшая в природе *Franklinia alatamaha* (Theaceae).

Севернее плато Озарк (где сконцентрированы многие реликтовые типы) располагается очень большой массив, главным образом, листопадных широколиственных лесов, сложенных очень большим количеством деревьев (виды дуба, вяза, ясеня, *Carya*, *Acer*, *Platanus occidentalis*, *Castanea dentata*, *Fagus grandifolia*, *Liriodendron tulipifera*, *Juglans cinerea*, *J. nigra*, *Hamamelis virginiana*, *Liquidambar styraciflua* и др.). Леса эти богаты и вечнозелёными породами: хвойные — *Abies fraseri*, *Tsuga canadensis*, *Pseudotsuga menziesii*; *Magnolia*, *Asimina triloba*, вересковые типы подлеска — виды *Rhododendron*, *Andromeda*, *Gaylussacia*, *Vaccinium* и т.д. Здесь выделяются богатые пойменные леса (леса долин) с *Platanus occidentalis*, *Liriodendron tulipifera*, *Betula lenta* (чёрная берёза), *B. nigra* (красная берёза), а южнее с магнолиями, *Hamamelis virginiana* и т.п. Полидоминантный дубово-каштановый лес когда-то был составлен *Castanea dentata*, *Quercus coccinea*, *Q. rubra*, *Acer rubra*, видами *Carya*, *Betula alleghaniensis* (жёлтая берёза), южнее *Celtis*, *Juglans* (для этих лесов характерны были и многие виды лиан), вечнозелёного подлеска. Ныне они сильно нарушены.

Леса из бука (*Fagus grandifolia*) и сахарного клёна (*Acer saccharum*) занимали ранее, главным образом, высокие участки Ап-

палачей. Здесь же попадались и смешанные леса бука и хвойных. По мере приближения к более континентальным участкам на Западе — большую роль играли леса *Quercus macrocarpa*, *Q. velutina*, *Carya tomentosa*, *Carya pecan*, с более ксерофильным подлеском (*Desmodium*, виды Ericaceae). Севернее эти леса переходят в смешанные широколиственно-хвойные (с хемлоком (*Tsuga canadensis*), видами сосны — *Pinus strobus*, *Picea alba*, *Abies balsamea*, с рододендронами или ольхой в подлеске), а также в берёзовые или осиновые (*Populus tremuloides*, *P. grandidentata*) производные леса.

Множество родов, представленных в лесах Атлантической Северной Америки, находят своих аналогов в лесах Евразии, прежде всего, в Восточной Азии. Но леса умеренного Китая и Японии ещё более богаты. На рубеже субтропиков и умеренных лесов в Центральном Китае (Циньлин) имеется не менее 20 видов хвойных, принимающих участие в сложении полидоминантных лесов, кроме сосен, пихт, тиса, елей, лиственницы это виды *Cunninghamia lanceolata*, *Cephalotaxus*, *Cupressus funebris*, *Tsuga sieboldii*, *Juniperus chinensis*, *J. formosana*, *Metasequoia*.

Среди лиственных пород это многочисленные виды *Quercus*, *Acer*, *Tilia*, *Juglans*, *Ulmus*, *Alnus*, но также виды *Ficus heteromorpha*, *Paulownia imperialis*, *P. fortunei*, *Gleditschia*, *Catalpa bungei*, виды *Morus*, *Broussonetia*, *Castanea mollissima*, *Celtis chinensis*, *Diospyros armata*, а на востоке и *Liquidambar formosana*, *Liriodendron chinensis*. Здесь также развиты и пойменные и полидоминантные горные, более ксерофилизированные леса (в Северном Китае — это леса с участием *Ailanthus altissima*, *Sophora japonica*, *Ziziphus jujuba*, *Celtis sinensis*, *Koelreuteria paniculata*, *Xanthoceras sorbifolia* и т.д.).

По мере движения к северу леса эти упрощаются и в Северо-Восточном Китае, Маньчжурии и Корее в них участвует уже значительно более ограниченное число древесных пород. В пойменных лесах это — *Ulmus propinqua*, *U. japonica*, *Fraxinus mandshurica*, *Phellodendron amurense* (Rutaceae), *Populus maximowiczii*, *P. koreana*, *Tilia amurensis*, реже *Juglans mandshurica*, *Acer mono*, *Maackia amurensis*, *Syringa amurensis* (Ligustrina). В комплексе маньчжурского смешанного леса это — *Pinus koraiensis*, *Abies holophylla*, *Picea jezoensis*, *Tilia mandshurica* (*T. taquetii*), *Carpinus cordata*, *Betula costata*, многочисленные виды клёна (*Acer barbinerve*, *A. pseudosieboldianum*, *A. mandshuricum*, *A. mono*, *A. ukurunduense*), *Quer-*

cus dentata, а также *Kalopanax ricinifolius*, *Corylus mandshurica*, *Eleutherococcus senticosus*, *Acanthopanax sessiliflorus* и др. Для него же свойственны довольно многочисленные лианы (виды *Actinidia*, *Schisandra*, *Vitis amurensis*). В гемиксерофильном ряду этих лесов — леса из *Quercus mongolica* и *Betula dahurica* (их производные пирогенного ряда — *Pinus funebris*, *P. tabuliformis*, *P. densiflora*), а также дериватные более мезоморфные типы *Aralia mandshurica*, *Viburnum sargentii*, *Euonymus maackii*, *E. alata*, *Sambucus* sp., *Corylus heterophylla*, *Lespedeza bicolor*.

Вполне параллельные ряды развития более обеднённых лесов мы видим и на пространстве островов Японии — до Сахалина, где от богатейших лесов с господством *Quercus grosseserrata*, *Q. dentata*, *Q. glandulifera*, *Juglans sieboldiana*, *Pterocarya rhoifolia*, вязов, бука Зибольда и т.п. (до 40 пород), постепенно господство переходит к малодоминантным и монодоминантным лесам, вначале листовым, затем смешанным, а затем — в горах буковым и хвойным, что повторяется и на севере (пихтово-еловые леса из *Abies mayriana*, *Picea jezoensis*).

То же происходит и на континенте, где постепенно леса с широколиственными породами сменяет тайга. Аналогично тому на Кавказе, на севере Ирана и отчасти в Гималаях мы также имеем подобные ряды от полидоминантных лесов к лесам монодоминантным или с немногими доминантами.

Колхидско-лазистанский лес — пример полидоминантного комплекса теплоумеренной природы, связанного прямо с субтропическими лесами прошлого на тех же территориях. В нём можно различать пойменный лес *Pterocarya pterocarpa* — *Alnus barbata*, а также *Zelkova carpinifolia*, *Quercus hartwissiana*, смешанный полидоминантный лес *Quercus imeretina*, *Q. iberica*, *Carpinus caucasica*, *Corylus colurna*, *C. pontica*, *Acer laetum*, *Castanea sativa*, с участием *Diospyros lotus*, *Ficus colchica*, *Taxus baccata*, *Buxus sempervirens*, *Laurocerasus officinalis*, *Rhododendron ponticum*, *Rh. unguernii*. С многочисленными лианами, главным образом, в более влажной туманной полосе — *Smilax*, *Vitis*, *Ampelopsis*, *Clematis*, *Periploca*, *Hedera colchica*, *H. helix*, *Humulus lupulus*, нередко в этом типе участвует и *Fagus orientalis*, но чаще он обособлен на несколько больших высотах (и тоже не всегда монодоминантен, а плюс *Tilia*, *Acer trautvetteri*, *A. laetum*, *Carpinus caucasica* и др.). Выше он сменяется либо хвой-

ными (*Abies nordmanniana*, *Picea orientalis*), либо криволесьем, на юге очень своеобразным (*Quercus pontica*, *Betula medwediewii*, *B. mægrelica*, *Rhododendron ungeronii*, *Rh. ponticum* и т.д.). Особенно характерен этот криволесный тип для Аджарии — Лазистана (где его называют «шкэриани»).

Обеднённые дериваты этого типа есть в северной Турции и на юго-востоке Болгарии. Гирканский полидоминантный лес, кроме *Zelkova carpinifolia*, *Acer velutinum*, образован, прежде всего, в нижней части гор — *Parrotia persica* (Hamamelidaceae), *Quercus castaneifolia*, реже *Fagus orientalis*, *Diospyros lotus*, *Ficus hyrcana*, *Buxus hyrcana*, *Ilex hyrcana*, *Carpinus caucasica*, *Gleditsia caspica*, *Ulmus glabra*, выше он сменяется лесами *Quercus macranthera*, а на сухих поймах, кроме шибляков — группировками *Albizzia julibrissin*. В пойменном лесу, кроме *Pterocarya fraxinifolia*, *Alnus barbata*, прибавляются эндемичные *Alnus subcordata*, *Danae racemosa*. Дубы совершенно иные, чем в Колхиде. Нет *Castanea*, *Laurocerasus*, *Rhododendron*.

Элементы особых реликтовых типов подобных лесов есть и в Средней Азии (леса *Juglans regia*, *Acer turkestanicum*, *Malus sieversii*), а пойменных лесов — в Гималаях, Средней Азии, Турции, на Балканах. Это леса с *Platanus orientalis*, *Juglans regia*, плюс виды *Fraxinus* (типа *F. sogdiana*, *F. syriaca*). Наконец, в Гималаях (в горном положении) развиты сложные листопадные леса из дубов — *Quercus griffithii*, *Q. sancta*, с магнолиями, рододендронами, видами *Lyonia*. Выше они сменяются смешанными лесами (*Quercus semecarpifolia*, *Q. dilatata*, *Juglans kamaonia*, *Aesculus indica*, *Carpinus faginea*, *Alnus nepalensis*, *Acer caesium*, с участием *Pinus excelsa*, *Cupressus torulosa*, *Abies smithiana*, *Taxus baccata*) и, наконец, хвойными лесами — *Cedrus deodara*, *Abies*, *Picea*.

В значительно более бедном выражении, но на больших площадях эти леса представлены в Европе, где их образуют виды *Fagus sylvatica*, *Castanea sativa* (запад), *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Tilia platyphylla*, *T. argentea*, *T. cordata*, *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Carpinus betulus* (а кое-где прибавляются *Fraxinus bicolor*, *Abies alba*, *A. cephalonica* и др.). На юге в эти леса кое-где входят *Ostrya carpinifolia*, *Quercus cerris*, *Aesculus hippocastanum*. На Балканах также *Picea omorika*, *Pinus peuce*, *P. heldreichii*, *Juglans regia*. Для широколиственных и смешанных лесов Европы типичен характерный набор многих тенелюбивых «неморальных» видов в

травяном ярусе (связи этих видов — общеглобальные и, главным образом, восточноазиатские). Типы пойменного леса развиты здесь слабо (*Alnus glutinosa*, *Populus alba*, *P. nigra*, виды *Salix*).

Широколиственные и смешанные леса непосредственно связаны с некоторыми производными типами травянистой растительности, прежде всего, с высокотравьем, лугами, а также лугостепями. **Высокотравье**, как особый тип растительности (Hochstaudenflur) развит главным образом в горных странах. Особенно оригинальны и богаты сообщества **кавказского субальпийского высокотравья** (*Telekia speciosa*, *Inula magnifica*, *Senecio rhombifolius*, *Cicerbita macrophylla*, *Heracleum ponticum*, *H. mantegazzianum*, *Campanula (Gadellia) lactiflora*, *Lilium szovitsianum*, *Valeriana urticifolia*, *Cephalaria gigantea*, *Aconitum nasutum*, *Delphinium* sp.). Высокотравье развито и в Альпах (*Adenostyles alliariae*, *Cicerbita alpina*, *Rumex alpinus*, *Delphinium elatum*, *Gentiana lutea* и др.), на Алтае (*Rhaponticum carthamoides*, *Ligularia altaica*, *L. alpigena*, *Delphinium elatum*, *Aconitum excelsum*, *Trollius asiaticus*, *Angelica decurrens*), в Средней Азии (*Paraligusticum discolor*, *Heracleum lehmannianum*, *Rumex paulsenianus*, виды *Cicerbita*, *Ligularia heterophylla* и т.д.). Наконец, на Камчатке (и на Сахалине) его представляют *Angelica ursina*, *Heracleum dulce*, *Filipendula camtschatica*, *F. palmata*, *Petasites japonicus* и др. Принципиальное отличие высокотравья от иных травяных типов — отсутствие дёрна. Растения, перегнивая под снегом, образуют однородную плотную массу, которую после схода снега побеговые пробивают довольно поздно, но очень резко. Злаков в высокотравье почти нет.

Напротив, большая часть лугов — **сообщества мезофитных трав**, образующих значительный дёрн, в основном, гемикриптофитов, почки возобновления которых находятся близ поверхности почвы (и над нею). Большинство лугов вторично, и характеризуется непостоянством состава эдификаторов в достаточно длинные временные отрезки. Обычно это злаки и осоки, реже в состав эдификаторов входят и двудольные травы.

Луга (Wiesen, meadows) делятся прежде всего на **пойменные** (или заливные), развивающиеся в условиях продолжительных весенних разливов (иногда — на востоке — летних разливов), и на **материковые** (или суходольные). Пойменные луга на юге развиваются нередко в условиях подсолонения почв — это солонцеватые

и слонотрава. Основные доминанты лугов — виды родов *Calamagrostis*, *Agrostis*, *Phalaroides*, *Festuca*, *Poa*, *Alopecurus*, *Beckmannia*, на суходолах — *Anthoxanthum*, *Nardus*.

Надо сказать, что окраинные участки Евразии и Северной Америки являются областями с особенно большой ролью лугов в растительном покрове. В центральных частях континентов луга исключительно связаны с поймами.

Северные части материков Голарктики характеризуются и мощным развитием лесов бедного состава с преобладанием хвойных. Эти леса в Евразии называют «**тайгою**» (холодные снежные зимы). Состав хвойных деревьев тайги Евразии небогат (*Picea abies*, *P. obovata*, *P. ajanensis* (*P. jesoënsis*), *Larix decidua*, *L. sibirica*, *L. gmelinii*, *L. olgensis* (и некоторые другие дальневосточные расы), *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*). В горах Европы прибавляются *Abies alba*, *Pinus cembra*, *P. mughus*, *P. peuce* (на Балканах). В Средней и Центральной Азии — *Picea schrenkiana*, *P. asperata*, *Juniperus turkestanica*. В Северной Америке — это *Picea glauca*, *P. engelmannii*, *P. sitchensis*, *P. mariana* (чёрная ель), *P. rubra* (красная ель), *Abies balsamea*, *Larix americana*, *Pinus banksiana*.

Тайга Евразии чётко разделяется на **темнохвойную** тайгу, **светлохвойную** или лиственничную тайгу (восток Евразии) и **таёжные боры** (сосновые и лиственничные). Большие участки её заболочены. В Северной Америке представлены главным образом темнохвойная тайга и боры, лиственничная тайга выражена слабо. И в Европе, и в Азии, и в Северной Америке тайга часто сочетается в сукцессионных рядах с **мелколиственными лесами** (у нас это *Betula pendula*, *B. platyphylla*, *B. hippolyti*, *B. mandshurica*, *B. kamtschatica*, *Populus tremula*), в Америке — *Betula papyrifera*, *Populus tremuloides*, *P. balsamifera* (у нас его аналоги *P. suaveolens*, *P. maximoviczii*). Характерны многие виды *Salix*, целый ряд кустарников (*Lonicera* gr. *coerulea* — *edulis*, *Sorbus* gr. *aucuparia*). Низкие (но ещё не карликовые) берёзы типа *Betula fruticosa*, *B. fusca*, в Америке также *Symphoricarpos* (Caprifoliaceae), *Rubus* gr. *idaeus* — *melanolasius*, *Rubacer*. В сменах главным образом после чернолесья — даурская берёза (чёрная), железная (*B. schmidtii*), камчатская берёза — *B. ermanii* (*B. lanata*).

Вообще-то, по моим представлениям, мелколиственные леса (или «белолесье») — **обособленный самостоятельный тип раститель-**

ности, давший также производные подтипы, с тайгой связанные менее тесно — «березовые колковые леса», сибирские лесостепи и «ерники» (карликовые берёзы *Betula* gr. *nana* (*B. rotundifolia*, *B. exilis*), *B. fusca*, *B. fruticosa*, виды *Salix*).

Для тайги очень характерно наличие в травяных ярусах многочисленных вечнозелёных кустарников и кустарничков (главным образом, Ericaceae, Empetraceae), а также присутствие в ценозах ряда древних, так называемых «квазибореальных» видов: *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Mitella nuda*, *Chrysosplenium*, *Trientalis europaea*, *Circaea alpina* и некоторых других — казалось бы, чуждых тайге (на это впервые обратил внимание П.Н. Крылов).

Исходя из данных их анализа, а также из того несомненного факта, что горная тайга в Северной Америке южнее зональной (Скалистые горы — 28 видов хвойных!), в горах Европы и, особенно, в горах Восточной Азии — богаче! А.И. Толмачёв разработал теорию горного происхождения тайги Евразии. Однако по-видимому, процессы становления тайги много сложнее, ибо необходимо объяснить и большую первичную общность тайги Евразии и Америки, при большом богатстве и там и там тайги в рефугиумах южных гор. Создание непротиворечивой теории происхождения тайги — ещё впереди.

Для остальных же лесных типов всей Голарктики мы видим многие параллели в процессах становления более простых из более сложных типов.

Рассмотрев лесные типы (и их производные), обратимся к типам травянистой растительности, где доминируют в сообществах многолетние травы, и чаще всего это злаки. Я уже говорил, что в тропиках — первичнотравяных типов растительности практически нет (в ксерофильных рядах — есть). Сложнее дело с субтропическими, и особенно — умеренными типами травянистой растительности, часть которых господствует на огромных пространствах северных (и отчасти южных) континентов. Особенно большие площади когда-то занимали **степи**, тип растительности, создавший наиболее плодородные почвы мира — чернозёмы, основу для сельского хозяйства многих стран, которую они эксплуатируют уже многие века и после сведения степей.

Степи — тип растительности умеренного климата, в котором господствуют гемиксерофильные, часто склерофильные многолетние

травы, главным образом, дерновинные злаки (и осоки, луки, ирисы). Характерны для степей длительная зимняя диапауза (часто малоснежная) и наличие более или менее продолжительного периода вегетации при недостатке влаги, не приводящего, однако, к летней паузе. Во флоре степей особую роль играют многочисленные виды ковылей (перистые ковыли — *Stipa pennata*, *S. borysthena*, *S. tirsia*, *S. zaleskii*, *S. rubens*, *S. dasyphylla*, тырсы — *Stipa capillata*, *S. baicalensis*, *S. grandis*, тырсики — *S. sareptana*, *S. krylovii*, ковыльки — *S. lessingiana*, *S. orientalis*, *S. klemenzii*), *Festuca* gr. *ovina* (типчаки), *Cleistogenus* (змеевик), *Koeleria*, *Poa*, *Agropyron cristatum*. В степях много разнотравья — видов бобовых, сложноцветных (*Artemisia*, *Tanacetum*, *Galatella*, *Linosyris*), геофитов из родов *Tulipa*, *Allium*, *Bulbocodium*.

Степи очень разнообразны (при внешнем сходстве облика). Обычно они делятся на **лугостепи** (наиболее мезофильный северный тип — с большим разнообразием, и даже доминированием по массе двудольных, с *Carex humilis*, *C. pediformis*; в лугостепях нет периода засухи, поэтому здесь сменяется большое число аспектов, и очень высока видовая насыщенность на единицу площади), **настоящие степи** (богато-разнотравно-ковыльковые, тырсовые, ковыльковые), **сухие степи** (ковыльковые, тырсовые, полидоминантные мелкoderновинно-злаковые, в том числе с участием *Agropyron cristatum* s. l.), **опустыненные** (ковыльковые и полынно-ковыльковые). Три последних типа связаны с особыми почвами. Кроме того, различаются **кустарниковая степь**, **степь солонцеватых местообитаний**. Огромную роль в создании разнообразия структур степи играет животное население.

Степи распространены от Дунайской низменности до восточной Монголии, и на юге в оторванных регионах Закавказья, Копетдага, в горах Средней Азии и Тибета, где есть и некоторые специфические типы степей. В Сибири, во многих районах, степь непосредственно связана в едином комплексе с тайгой (но на западе Сибири флора их резко различна).

Большие пространства в Северной Америке заняты своеобразными травянистыми типами, похожими на степи — **прериями** (Prairie). Эдификаторами большей части прерий являются также злаки, но принадлежащие к более разнообразным группам, в том числе к, главным образом, субтропическим трибам *Andropogoneae*, *Chlorideae*, *Panicaceae*. Климатические условия в прериях более разнообразны, но

в целом — это несколько более тепло- и влагообеспеченные районы, а главное, основное количество осадков здесь выпадает в период вегетации (с апреля–мая–июня до сентября). Большая часть прерий на чернозёмах, по представлениям американских ботаников — пирогенный и зоогенный тип растительности. Южные прерии связаны с иными типами почв. Различаются **высокотравная прерия, низкотравная прерия, смешанная прерия, мелкодерновинная сухая прерия, приморская или южная прерия.**

Высокотравная прерия развита между 54° и 35° северной широты и от 87° до 103° западной долготы на севере и от 100° до 102° на юге. Основные злаки этой прерии: *Andropogon scoparius*, *A. furcatus*, *Stipa spartea*, *Sporobolus heterolepis*, *Sorghastrum nutans*, *Agropyron smithii*. Они развиваются на глубоких чернозёмах (а на солончаковых разностях из злаков наиболее типична *Spartina pectinata* в сочетании с луговыми травами, в т.ч. с видами осок). Для высокотравных прерий наиболее характерно и высокое разнотравье из двудольных. Это виды родов *Liatris*, *Solidago*, *Helianthus* из сложноцветных, *Penstemon* из норичниковых и др.

Приморская прерия развивается при осадках от 750 до 1 500 мм в год (в районах ближе к Карибскому морю от Техаса до Флориды). Это тоже высокотравная прерия со злаками *Andropogon glomeratus*, *A. saccharoides*, *A. furcatus*, *Panicum virgatum*, видами *Paspalum* и др. Кроме злаков — много разнотравья из двудольных, в том числе высоких грубостебельных трав из бобовых (виды *Astragalus*, *Baptisia*, *Thermopsis*, *Psoralea*), из сложноцветных (виды *Helianthus*, *Echinacea*, *Rudbeckia*, *Aster*, *Solidago*, *Liatris*, *Coreopsis*), а также виды *Phlox* (Polemoniaceae), *Tradescantia virginica* (Commelinaceae). В приморской прерии есть и варианты, где большую роль играют кустарники (виды рода *Amorpha* из бобовых).

На востоке высокотравные прерии переходят в дубовые лесоперии. Из деревьев в них участвуют стойкие к пожарам *Quercus macrocarpa*, *Ulmus americana*, *U. fulva*, *Fraxinus pennsylvanica* и др. Именно в этих прериях на эродированных местах развиты и ценозы *Acer negundo*.

На севере, в Канаде варианты высокотравных прерий с видами ковыля *Stipa spartea*, *S. connata* также дают комплексы лесоперийного типа. Из деревьев в них участвуют *Populus tremuloides*. Их рощи, напоминающие берёзовые «колки» западно-сибирско-казах-

станской лесостепи, сочетаются с участками прерий и луговыми (и заболоченными) западинами.

Низкотравная прерия развивается в условиях более засушливых, примерно от 100–102° западной долготы на запад от Скалистых гор. Это более сухие злаковники, часто представляющие ковры всего двух видов злаков *Bouteloua gracilis* (травя-грама) и *Buchloë dactyloides* (травя бизонов, баффало). Несмотря на то, что злаки образуют очень плотный дёрн, и в этой прерии немало различных видов двудольных, многие из которых хорошо приспособлены к подобным условиям (*Phlox hoodii*, *Allium textile*, *Pulsatilla hirsutissima*, *Opuntia humifusa*, *Leucocrinum montanum* и др.). Поскольку и низкотравная прерия распространена на значительном диапазоне широт, она очень различна по составу на севере и на юге. На севере в её составе участвуют, например, *Artemisia frigidioides*, *Koeleria cristata* s. l., *Carex filifolia* (т.е. группы, близкие к развивающимся в степях Азии), а на юге — различные виды кактусов из родов *Opuntia*, *Ferocactus*, а также в Северном Техасе — *Yucca glauca*. Интересны при этом результаты имеющихся опытов заповедания низкотравных прерий. Несмотря на мощный дёрн господствующих злаков, в этом случае появляются плотнoderновинные и рыхлокустовые высокие злаки (*Stipa* sp., *Agropyron smithii*, *Sporobolus cryptandrus*, *Sitanion elymoides*).

На крайнем западе Северной Америки, в межгорных котловинах Скалистых гор (от Вашингтона до северной Калифорнии) развивается рыхлокустовая сухая прерия. По условиям среды — это наиболее засушливые варианты прерий (они суше даже заволжско-казахстанских степей). Образована эта прерия, в основном, *Andropogon scoparius* (bunch grass). В её составе участвуют также многие другие виды злаков — *Stipa setigera*, *S. eminens*, *Koeleria cristata* s. l., *Poa scabrella*, *Sitanion elymoides*, *Melica imperfecta*, *Elymus triticoides*, виды *Bromopsis*, *Festuca* (*Danthonia* s. l.). Среди двудольных — виды полыни и других родов сложноцветных.

Южнее рыхлокустовые прерии переходят в комплексы, часто называемые «полусаваннами», а вернее, в обеднённые субтропические саванны с «мескито» (*Prosopis glandulosa*).

Как в Евразии, так и в Северной Америке сообщества ксерофильных (в том числе — дерновинных) злаков могут быть представлены и в зоне тайги. В Северной Америке, в Центральной Канаде в бассейне р. Мира (до 56°30' северной широты) развиваются так назы-

ваемые «semi-open prairies» («полусомкнутые прерии»). Их образуют злаки *Festuca brachyphylla*, *F. ovina* s. l., *Poa glauca*, *Koeleria cristata* s. l., *Helictotrichon hookeri*, *Stipa connata*, *S. viridula*, *Agropyron trachycaulum*, дерновинно-латочные осоки из группы *Carex stenophylla*, виды полыни, в том числе из родства *Artemisia frigida*, виды астры и др. Полную аналогию этих сообществ можно видеть в некоторых лугоstepных и петрофильно-stepных сообществах Северо-Восточной Азии. Кроме того, на Аляске, в бассейне Юкона и в горных районах Северо-Запада Канады, также как в Северо-Восточной Азии и в зоне лесотундры, и даже в зоне тундры развиваются бедные реликтовые сообщества — аналоги рыхлокустовых степей, которые часто называют «**тундростепями**».

Но в Евразии, кроме широко распространённых степей, есть и травянистые сообщества, которые вполне соответствуют прериям Северной Америки. Они развиты в северных частях Восточной Азии (от Даурии и Приамурья до Маньчжурии и более южных районов Северо-Восточного Китая). **Восточноазиатские прерии** развиваются в муссонном климате с осадками, выпадающими преимущественно во второй половине лета (и при сухой весне). Поэтому в этих сообществах нет летней диапаузы, и вегетация обрывается только с установлением морозной погоды (и снежного покрова). Из злаков для этих сообществ особенно характерны *Arundinella anomala*, *A. hirta*, *Cleistogenes kitagawae*, *Leymus chinensis*; настоящих степных злаков очень мало — это крупнодерновинный *Stipa grandis* и мелкодерновинный тырсовидный ковыль *Stipa bungeana*. Но основу этих сообществ составляют двудольные (часто высокие и грубостебельные травы). Это *Clematis hexapetala* (Ranunculaceae), *Lespedeza hedyсарoides*, *L. dahurica*, *L. tomentosa* и др. виды этого рода (Fabaceae), разнообразные виды из некоторых родов сложноцветных — *Filifolium sibiricum*, *Artemisia gmelinii*, *A. freyniana*, *A. capillaris* и др. виды полыни, *Rhaponticum uniflorum*, *Serratula centauroides* и др.

Южнее, начиная от районов Северного Китая и до Южной Европы со значительными перерывами, развиваются своеобразные сообщества с доминантной ролью *Bothriochloa ischaemum* (так называемые «**бородачëвые степи**»). Особенно значительна роль их в Закавказье и Средней Азии, где они связаны с ксерофильными лесами, редколесьями и кустарниками. *Bothriochloa ischaemum* — крупнодерновинно-латочный злак из трибы *Andropogoneae*, развивающийся

генеративные побеги во второй половине лета. Структура и ритмика сообществ бородача во многом ближе к высокотравным прериям, чем к любому подтипу степей.

Ещё южнее и в более сухих условиях, в Южном Закавказье, Северном Иране и Средней Азии, преимущественно по периферии гор и по низкогорьям, развиваются очень своеобразные сообщества, в которых доминируют эфемероидные дернообразующие многолетники *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa* s. l. Несмотря на плотный дёрн (преимущественно на самой поверхности почвы и в самом верхнем её слое), в их сообществах, после того как с наступлением засухи жизнедеятельность этих эфемероидов затухает, развивается летне-осенняя синузия полукустарничков и трав длительной вегетации (виды полыни, *Psoralea drupacea* из бобовых, виды рода *Phlomis* и рода *Phlomoides*, а также виды родов *Cousinia* из сложноцветных). Нередко в этих сообществах обильны и монокарпические многолетние травы, особенно из зонтичных (виды рода *Ferula*, родов *Prangos*, *Elaeosticta*). Сообщества эти очень похожи на «низкотравные прерии» (но составлены совершенно иными группами растений). В Средней Азии их называют **иранотуранскими низкотравными полусаваннами**. В них иногда есть и кустарники (виды рода *Atraphaxis*, *Amygdalus spinosissima*). Таким образом, можно видеть значительный параллелизм в развитии травянистых ксерофитных сообществ в Евразии и Северной Америке.

На крайнем западе Средиземноморья, в южной Испании и Северной Африке развиваются ещё и близкие к прериям сообщества с доминированием высокого жесткостебельного злака, близкого к ковылям — *Macrochloa tenacissima* («альфа», «хальфа») или более низкого и жестколистного и жесткостебельного злака из особой трибы — *Lygeum spartum* («эспарто»), предпочитающего карбонатные субстраты. В этих сообществах растут и виды ковылей, в том числе однолетних (*Stipa barbata*, *S. parviflora*, *S. retorta* = *S. tortilis*), многие полукустарники, в том числе виды полыни, кустарники (*Lycium intricatum*), а в приморском положении и пальма *Chamaerhops humilis*. Французские ботаники неправильно называют их «степями», другие европейские ботаники — «полупустынями», но наиболее близки эти сообщества к **прериям и полусаваннам**.

Очень интересно, что в другом регионе Земли, где развиваются травянистые ксерофильные сообщества, субтропико-умеренные и

умеренные по климату, характеру почвообразования и по составу флоры, в Южной Америке мы тоже видим некоторые аналоги прерий, полусаванн и степей. От Уругвая и южного Парагвая до юга Аргентины эти сообщества обычно называют «пампа» (или пампы — «pampas»).

Пампа в её наиболее полном виде развивается в условиях очень тёплых зим (обычно со средней температурой выше 0, а на севере — не ниже 10 °С), жаркого лета и значительных сумм осадков — 800–1 200 мм в год (к юго-западу — суммы осадков меньше 800 мм). В северных (субтропико-теплоумеренных) пампах почти нет засухи, на юго-западе — есть. В субтропической пампе огромную роль играют крупные злаки *Cortaderia argentea*, виды родов *Gynerium*, *Ischaemum*, а на большей части территории крупные и средней величины злаки *Stipa neesiana*, *S. papposa* и др. ковыли, виды рода *Piptochaetium* (близкого к родам *Piptatherum* в Средней Азии и *Oryzopsis* — в Северной Америке), виды родов *Paspalum*, *Panicum*, а также *Bothriochloa laguroides*, *Bromopsis* (или *Ceratochloa*) *unioloides*, *Melica rigida*, *Briza triloba*, *Poa lanigera* и др. На засоленных вариантах пампы особую роль играют злаки *Spartina montevidensis*, *Hordeum stenostachys*. В пампе много и видов двудольных (из родов *Lupinus*, *Vicia* — из бобовых, *Eryngium* — из зонтичных, *Verbena*, а из сложноцветных — из родов *Baccharis* и родов, близких к *Senecio*). Немало в пампе и однолетних растений. Сообщества пампы — обычно высокосомкнутые.

Южнее, вблизи Анд и близ океана, в сочетании с патагонскими умеренными пустынями (в том числе — подушечниковыми пустынями) нередко развиваются и более своеобразные злаковые сообщества, которые обычно называют в англоязычной литературе «tussock-grasslands» (**туссоки**). Это сообщества крупно-кустовых злаков *Poa argentina*, *P. bonariensis*, *Festuca gracillima*, *Stipa humilis*, *S. brachychaeta*, *S. trichotoma* и др., с участием полукустарниковых и кустарниковых, а также травянистых видов рода *Verbena* и рода *Lippia* (из вербеновых), низкокустарниковых видов рода *Ephedra*, клубнелуковичных и луковичных трав (*Alstroemeria*, *Sisyrinchium* и др.).

Очень близкие сообщества «tussock-grasslands» развиты на Фолклендских островах (*Cortaderia pilosa*, *Poa flabellata*, образующий кочки до 2 м выс.), а также на Южном острове Новой Зеландии (высокие «tussock» из *Danthonia raoulii*, низкие — из *Festuca novae-zealandiae*, *Poa caespitosa*, *Agropyron scabrum*). Туссоки есть и

в Андах Чили, на более низких высотах в средней части Чили иногда развиваются и аналоги плюсованн (из видов *Stipa*, *Andropogon*, *Nassella*, *Briza*, *Festuca* и др.).

Я считаю, что туссоки развиты не только в Южном полушарии и в горах Южной Америки, Восточной Африки, но и в Северном полушарии. Это сообщества чия — *Achnatherum splendens* на огромных пространствах Казахстана, северной части Средней Азии и Монголии, а также реликтовые сообщества в прибрежной зоне Каспия (из *Juncus littoralis*, *Iris klattii*), дерновинно-ирисовые сообщества из *Iris songarica*, *I. lactea*, *I. bungei* — в Средней и Центральной Азии.

Рассмотрев эти ряды развития травянистых сообществ, можно вновь вернуться к вопросам, традиционным для русских ботанико-географов (да и не только для них):

1) Первичны ли травянистые сообщества в субтропически-умеренных регионах мира или они вторичны (и тогда, какова в этом роль деятельности человека)? Я считаю в настоящее время, что с начала палеогена в субтропически-умеренных регионах мира были первичные травянистые сообщества — на литоральных океанов и морей, в горных странах и, особенно, в рядах развития ксерофильной растительности в условиях резкой засухи в центральных частях континентов или в приморских положениях в сочетании с холодными течениями в океане. Восстановить первичный облик этих сообществ невозможно, можно лишь предполагать, что в них активно вырабатывались на разной основе близкие типы жизненных форм.

2) Представляют ли различные травянистые сообщества в умеренных (и субтропически-умеренных) регионах Земли единый ряд развития травянистых сообществ или они возникали независимо друг от друга? Я считаю, что в разных регионах Земли они возникали из близких основ вполне независимо друг от друга, но всюду они развивались по примерно сходным сценариям — ксерофильного ряда растительности и криофильного ряда растительности. Основа развития этих сообществ — обеднение состава злаков, отбор всё более мощных эдификаторов-конкурентов в борьбе за влагу в ксерофильном ряду и развитие холодостойких (в том числе и к развитию мерзлоты в почвах) типов, способных на переходы к эфемероидному ритму развития побегов и на развитие вегетативного размножения. Основной ряд развития при ксерофилизации — развитие от плюсованн через прерии к степям, в общем, нарастание дернинности при

последующем криофильном наборе (на юге — от полусаванн через пампу — к туссокам, наоборот, к меньшей дернинности то же при криофильном отборе). На севере развитие туссоков было связано с криофильным отбором первичных литоральных сообществ, более близких к полусаваннам.

3) Каковы взаимоотношения травянистой растительности с другими типами растительности (в том числе с лесными типами)? В Северном полушарии, как степи, так и прерии образуют с широколиственными (реже мелколиственными вторичными лесами) устойчивые комплексы лесостепи Евразии и лесоперерий центральной части Северной Америки. И в Евразии, и в Северной Америке есть и лугостепи (лугопрерии), способные сосуществовать в экспозиционно-лесостепных комплексах с тайгой, но при этом быть независимыми от лесных сообществ (хотя кое-где ныне лес наступает на степь, а кое-где — с помощью человека — степь или лугопрерия может занимать лесные земли).

Но связи полусаванн с ксерофильными лесами Евразии или с северными саваннами и редуцированными (дериватными) лесными происхождения редколесьями и кустарниковыми сообществами в Америке — наиболее тесны, прерии уже более обособлены от всех этих типов (и могут образовывать лишь комплексы с обеднёнными северными саваннами). Человек резко изменил во многих случаях взаимодействие лесных и травянистых экосистем (уничтожив или обеднив леса). Затем человек совершил ещё одно чёрное дело — он распахал бóльшую часть степей и прерий (наиболее богатую и наиболее тесно связанную с предшествующими условиями плейстоцена). То же, практически, человек сделал со значительной частью пампы. Восстановление степей и прерий возможно и сейчас, но уже — в очень обеднённых вариантах.

Рассмотренные выше типы растительности, по большей части — зональные или входящие в зональные комплексы (или сукцессионные системы). Но мы, разумеется, далеко не исчерпали разнообразия типов растительности. Прежде всего, это касается ряда специфических типов растительности, развитых только в высокогорьях (и нигде на равнинах не представленных).

В тропиках это «**парамос**» (paramo), наиболее полно отражающий экологическую специфику тропических высокогорий. Парамос впервые был описан в Андах Эквадора, Колумбии, Боливии, Север-

ного Перу. Он развит также в высокогорьях Центральной Америки. Типичный парамос развивается на высотах от 3 000 до 4 500 м. И на этих высотах в тропиках практически нет сезонной смены времён года, однако здесь резко контрастны температуры дня и ночи, а также практически непрерывна смена дней с осадками и без осадков, тёплых, жарких и холодных, в том числе со снегом, ночами нередко изморось или иней. В этих условиях развиваются сообщества, в которых доминируют растения характерной жизненной формы «травяных деревьев» (или «розеточных деревьев»).

Это представители некоторых родов сложноцветных, особенно виды *Espeletia* (около 90 видов в роде из трибы *Heliantheae*, но преобладающих древесные виды *Senecio*), *Pittocaulon*, *Roldana* (оба из трибы *Senecioneae*), *Culcitium* (из той же трибы, 15 видов, среди них — *C. nivale* — «frailejones» — монашки), но также и многочисленные виды *Puya* (до 160 видов, в том числе: *P. raimondii* — до 9,5 м, с вздутыми стволами и ветвями в соцветии, служащими опорой для опыляющих цветки птиц, *P. fastuosa* — почти бесствольное розеточное растение, но с очень длинными (до 10 м) цветоносами с многочисленными цветками). Но в парамос растут и небольшие настоящие деревца или кустарники (часто причудливой формы) — виды рода *Polylepis* (*Rosaceae*, древесные формы из рода *Sanguisorba* s. l., достигающие наибольших высот из всех древесных родов цветковых — до 5 000 м, нередко с хвоевидными листьями), виды *Brachyotum* (*Melastomataceae*, ~50 видов, опыляемые птицами), *Hypericum laricifolium*, *Senecio abietinus* и др. В парамос много сильно опушённых растений (кустарников и трав), обычны злаки и осоковые, часто туссоко-образующие.

Совершенно аналогичные сообщества свойственны высоким горам Восточной (и Южной) Африки. В них господствуют «травяные деревья» из видов рода *Senecio* («*Dendrosenecio*»), *Kleinia* (*Compositae*), но также и *Protea kilimandscharica* и многие виды *Lobelia* (*Campanulaceae* — *Lobelioideae*). Виды *Senecio* и *Lobelia* в африканских парамос нередко представлены и гигантскими розеточными травами. Наряду с тем здесь многочисленные кустарниковые («эрикоидные») растения (из рода *Erica* и *Ericinella mannii*), немало злаков (виды *Eragrostis*, *Festuca*, *Andropogon exocheus*), в том числе «туссоко-образующие». Но парамос есть и на высоких горах Новой Гвинеи (где их образуют виды *Senecio*, *Gynura*).

В Андах (причём, на большом пространстве — до Чили и Аргентины) был описан и ещё один специфический тип растительности высокогорий, также названный народным названием — **пуна** (puna). Он формируется в условиях высокогорий, сохраняющих тот же температурный режим, как и парамос, но с различным по длительности периодом засухи (причём, при сумме осадков от 1 000 до 200 мм в год). Пуна — сообщества, образованные преимущественно растениями с жизненными формами «подушковидных растений». Это могут быть травы (обычно многолетние), полукустарники и кустарники, а форма «подушек» может быть самой разной. Подушечные формы образуют растения из очень разных семейств. Это и виды сложноцветных (роды *Culcitium*, *Werneria* до 40 видов (из *Senecioneae*), и др.), бобовых (*Adesmia*, *Astragalus*), зонтичных (*Azorella*), крестоцветных (*Englerocharis*), гвоздичных (*Colobanthus*), камнеломковых, кисличных (*Oxalis*), но и валериановых (*Aretiastrum*, *Stangea*), кактусовых (*Echinopsis*), злаков (виды *Festuca*, *Stipa* и *Aciachne pulvinata*) и многие другие. Есть и много растений с почти полностью погружёнными в субстрат побегами и распластанными по поверхности мелкими листьями и цветками (иногда тоже погружёнными до верхушки в субстрат).

В более влажных вариантах пуны, или «**тола**», названной так по характерным кустарникам *Lepidophyllum quadrangulare*, *L. rigidum* (Compositae — *Astereae*, листья хвоевидные и есть смолы), уже много древовидных, большей частью мелколистных или иглолистных растений — кустарников, низких деревьев, одревесневающих подушек (виды *Polylepis* из Rosaceae, *Gynoxys* из Compositae — *Senecioneae*, *Mulinum* из Umbelliferae и др.). При длительной засухе в пунах нередко обширное засоление (и тогда развивается солончаковая пуна — «puna-salinas»).

Аналоги пуны есть в Южном Тибете, Южных Гималаях и Юго-Западном Китае (в Юньнани). Но здесь они с трудом отличаются от широко распространённых в более умеренных высокогорьях Средней и Центральной Азии, Гималаях и Западном Китае — **подушечников** (или криоподушечников) и **трагакантников**. Эти специфические типы растительности высокогорий развиваются уже в сезонном климате (с хорошо выраженной холодной зимой) и при развитом снежном покрове (хотя нередко и маломощном). Виды *Sibbaldia* (*Dryadanthe*) из Rosaceae, *Thylacospermum* из Caryophyllaceae,

Saussurea, *Stebbinsia*, *Sorozeris* из Compositae, но также и *Przewalskia* из Solanaceae, *Valeriana* из Valerianaceae, многие виды разных родов бобовых (особенно *Astragalus*, *Oxytropis*) — образуют эти сообщества. Кустарников и деревец здесь, однако, почти нет, не считая некоторые стланцевые формы *Juniperus*. Вообще в высокогорьях Северного полушария развиваются обычно своеобразно представленные типы зональной растительности (криофитные степи, криофитное высокотравье, криволесья, высокогорные луга или альпийские луга).

Более оригинальны **альпийские ковры**, или **матты**, свойственные многим горам Евразии, **кобрезиевники** (или осоко-кобрезиевники), свойственные Центральной и отчасти Средней Азии, и «**родореты**» (кустарниковые и низкодревесные сообщества видов рода *Rhododendron*). В более северных горах Евразии широко развиты горные тундры.

Тундры опоясывают и весь Крайний Север земного шара. Тундры — это ландшафты, на которых по-существу, сочетаются многие типы растительности, но зачастую эти сочетания очень тесные, мелкокомплексные и трудно вычлняемые. Однако настоящих древесных форм растений здесь практически нет. Наиболее оригинальными образованиями в тундрах являются лишайниковые (виды *Alectoria*, *Cladonia*, *Parmelia* и многие др.), мохово-лишайниковые и полигональные тундры, в которых очень малую роль играют цветковые растения, а также кустарничковые тундры (дриадовые, где господствуют виды рода *Dryas* из розоцветных — *D. octopetala*, *D. punctata*, *D. grandis*, *D. drummondii* и др., тундры с карликовыми ивами — *Salix polaris*, *S. reticulata*, *S. nummularia*, *S. glauca* и др.). Не следует считать, что развитие моховых и лишайниковых ярусов в сообществах — это исключительное свойство именно тундр. Эти ярусы развиваются и в хвойных лесах, и в степях, и даже в пустынях.

С верещатниками (или верещатниковыми пустошами) можно связать сообщества, образованные в тундрах видами вересковых — *Vaccinium minus*, *Cassiope tetragona*, *Phyllodoce caerulea* или листопадных вересковых — *Arctous alpina* и др., а также аналогичные сообщества видов рода *Empetrum* (*E. nigrum*, *E. hermaphroditum* и др.). С ерниками таёжной зоны связаны кустарниковые тундры из низких берёзок *Betula nana*, *B. exilis*, *B. michauxii*, *B. glandulosa* или низких видов кустарниковых ив — *Salix arbuscula*, *S. lapponum*, *S. lanata*, *S. pulchra* и др. Они, как правило, замоховелы, заболочены и затор-

фованы. Часть тундр (злаково-осоковые с пёстрым набором двудольных) — аналоги альпийских ковров (маттов). Наконец, пушицево-осоковые и осоково-кочкарниковые тундры, где господствуют виды *Carex*, *Eriophorum* — это аналоги болот таёжной зоны.

Ещё более свободными связями растений, чем даже лишайниковые и полигональные тундры, являются так называемые «**арктические пустыни**» (но и здесь есть в отдельных случаях настоящие тундровые сообщества).

На юге тундры сложно сочетаются с хвойными лесами, реже с мелколиственными лесами и ерниками. Это полоса (или подзона) лесотундры, а также северные редколесья.

Широко развиты на земном шаре типы гидрофильной растительности, развивающиеся в пресных водах. Кроме уже упоминавшихся пойменных лесов, различных в разных зонах, лесных топей (или затопленных, подтопленных лесов), пойменных лугов, развивающихся в условиях периодического затопления, есть и типы **гидрофитона** («водной растительности»). Их, собственно, три, причём они достаточно однообразны по структуре (но не по составу) в разных зонах.

1) Это «**макропланктон**» — сообщества пресноводных плавающих трав (причём, не только цветковых), например, сообщества *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Eloдея canadensis*, *Ottelia alismoides*, *Trapa natans* s. l., *T. bispinosa* и др. виды (все Hydrocharitaceae), *Eichhornia crassipes* (и др. виды *Eichhornia* в тропической Америке из сем. Pontederiaceae), виды *Pontederia*, *Monochoria* — из того же семейства, *Pistia*, *Lemna*, *Wolffia* (Araceae), папоротники (*Azolla*, *Salvinia*). **Планктон** же собственно — это сообщества, главным образом, микроскопических водорослей.

2) Это «**водные луга**» (сообщества прикреплённых ко дну трав) с господством *Nelumbo nucifera*, видов родов *Nymphaea*, *Nuphar*, *Euryale*, *Hydrostemma*, *Victoria* и др., а также часто полностью погружённых видов из родов *Potamogeton*, *Aponogeton*, *Najas*, *Isoetes*, различных видов из родов сем. Podostemaceae (*Podostemum*, *Hydrobryum*) и др.

3) И, наконец, особо следует выделять **гидрофильные травники** («плавни») — сообщества *Phragmites communis* (*P. australis*), *Scirpus lacustris*, *S. tabernaemontani*, *S. orientalis*, видов рода *Typha*, *Cyperus papyrus*, *C. tegetiformis* и др., у которых, в основном, и листья, и фотосинтезирующие побеги, и цветоносы выносятся над поверхностью воды.

Совершенно особыми комплексами растительности гидрофильного ряда развития являются **болота**. Как и тундры, болота — это особые типы ландшафтов, которые развиваются при избыточном увлажнении, недостаточном дренаже субстратов и плохой аэрации их, вследствие чего отмирающие растения, заселяющие их, разлагаются не полностью (и оторфовываются). Торф образуется либо в условиях избыточного увлажнения — за счёт постепенного зарастания постоянных водоёмов, или при постоянном высоком уровне грунтовых вод — и тогда мы наблюдаем различные по трофности в разных зонах (от олиготрофных до эутрофных) **низинные болота**. Но торфа могут нарастать и исключительно за счёт избыточного атмосферного увлажнения — и тогда образуются наиболее оригинальные **верховые болота** — **сфагновые торфяники**. Это всегда олиготрофные (бедные доступными питательными веществами) ландшафты. Важнейшую роль в образовании их играют виды сфагновых мхов (из рода *Sphagnum*). Виды этого рода широко распространены на Земле. Они есть и в тропиках (во влажных тропических лесах и лесах туманов), в умеренных странах, и особенно — в горах, в хвойных лесах, в зарослях криволесий, родоретов, но особо оригинально развитие сообществ с господством видов *Sphagnum* идёт в холодно-умеренных странах. Чаще всего развитие их идёт на базе низинных болот после вторичной смены основных торфообразователей (обычно «зелёных» мхов из разных родов) на поселяющиеся среди них виды *Sphagnum*. Конечными результатами нарастания торфяной залежи уже из преимущественно сфагновых мхов являются выпуклые торфяники, либо в той или иной мере облесённые болотными формами сосен, либо безлесные, но с развитием кустарничковых видов берёз. Именно тогда мы говорим об особом очень специфическом типе растительности — **торфяниках** (или торфяных болот), который складывается при участии многих видов растений, строго связанных в сообществах торфяников друг с другом. Это и эрикоидные кустарнички и кустарники из разных родов Ericaceae (*Andromeda*, *Chamaedaphne*, *Ledum*, *Vaccinium*) или Empetraceae (*Empetrum*), травы — *Rubus chamaemorus*, виды *Drosera*, *Scheuchzeria*, *Rhynchospora* и др.

Поскольку низинные болота — исходные для верховых торфяников, образуются очень разными способами, они не представляют, в отличие от верховых болот, единого типа растительности. Травяные болота (на севере — обычно осоковые, на юге — сытевые, папиру-

совые, бамбуковые, из различных злаков, из видов рода *Eriocaulon* и т.д.) очень близки к гидрофильным травникам.

Осоково-зеленомошные болота («гипновые» болота) часто очень близки к туссокам. Кроме переходов в верховое болото нарастанием сплошного торфяного поля, некоторые типы болотных ландшафтов возникают и при нарастании торфяных сфагновых покровов отдельными лентами, полосами, разделёнными друг от друга участками, где нарастания торфа нет (или оно идёт много медленней). Так образуются **грядово-мочажинные** болота, **аапа-болота**. В горах обычно развиваются особые типы болот — **сазоболота** (или **сазы**), обычно без сфагновых мхов, но с мощным развитием зелёных мхов и густыми низкими травяными коврами, постоянно развивающимися при избытке влаги.

Очень своеобразным и древним рядом развития растительности на Земле является **галофитный** (солелюбивый) ряд растительности. Этот ряд включает **эпипелагические морские травники** (свободно плавающие в океанах и морях сообщества цветковых растений — *Talassia*, *Halophila* из семейства Hydrocharitaceae, бурые водоросли рода *Sargassum* и др.), **эпибатияльные сообщества макроводорослей** (бурых, типа *Laminaria*, красных, зелёных, реже с примесью цветковых — *Zostera*), **литоральные сообщества приливных полос, марши** (приморские засоленные «луга»), **гало-псаммофитон** (растительность сильно засоленных авантюн), а также уже упоминавшиеся **мангры**. Но галофитный ряд растительности может быть хорошо развит и внутри континентов. Это и **солончаки** (особенно своеобразно развитые в пустынных регионах, но и в степных комплексах), где особую роль играют виды Chenopodiaceae, Frankeniaceae, Plumbaginaceae, а также **солончаковые луга**. Особняком среди солелюбивых сообществ растительности суши выделяется **слоевцовая** (преимущественно образуемая микроскопическими водорослями) **растительность такыров** в аридных регионах.

Очень своеобразен и ряд **петрофитной растительности**, в разных регионах Земли исключительно разнообразный (и, как правило, с господством в сообществах строго специфических петрофитных растений). Наиболее часто в этом ряду можно различать **петрофитную растительность скал** (литофитон), **растительность осыпей** (хазмофитон), **растительность каменистых субстратов в высокогорьях** (криопетрофитон).

Кроме типов растительности, естественно формирующихся на суше Земли и в Мировом океане, в настоящее время в растительном покрове Земли видную роль играют и антропогенные (вторичные, возникающие в результате человеческой деятельности) типы растительности. Это и очень разные **сегетальные типы растительности** (посевы различных культурных однолетних трав, богарные, т.е. бесполивные и поливные). Это и столь же различные **типы рудеральной растительности** (вторичной растительности мест поселений, свалок, залежей и т.д.), искусственных лугов, сенокосов, мелиорированных пастбищ («пасквальная растительность») и др. Очень своеобразным вторичным типом растительности является «**чальная растительность**», развивающаяся на ландшафтах, связанных с коллекторными сбросами поливных вод с крупных массивов орошаемых пашен.

Развитие типов растительности Земли началось очень давно (с водорослевых ценозов — не менее чем за 300 миллионов лет до нас). Основные ряды развития типов растительности, которые мы и сейчас наблюдаем на Земле, — тоже очень древние. Это и постоянно идущие преобразования сложных полидоминантных лесов в более простые (вплоть до монодоминантных). Это и развитие аридных типов растительности — от древесных (редколесных) через кустарниковые, полукустарниковые до различных травянистых типов. Это и ряды криофильных или гидрофильных преобразований типов растительности (от лесных до травянистых), полные ряды преобразований галофитной растительности.

Все эти факты, разумеется, относятся к фундаментальным основам разных разделов ботаники — прежде всего, они важны для экологической ботаники (экологии растений, фитоценологии), но и для эволюционной ботаники (систематики растений, филогении растений, флорогенетики).

Глава 3. УЧЕНИЕ О ФЛОРЕ (флористика, флористическая география)

Разнообразие растений на Земле изучает, как известно, систематика растений, но и география растений. Традиционно учение о флоре (флористика) составляет один из важнейших разделов географии растений, который собственно и обобщает наши знания о распределении растений по различным территориям (и акваториям) Земли. Однако совершенно ясно, что это знание невозможно без систематики растений, и вся методика полевых исследований флористики — это и методика полевых исследований систематики. Ведь необходимо выявить и разграничить виды растений, растущие на той или иной территории, а нередко и описать что-то новое, впервые открытое (а описать — это значит, и определить место этому новому в системе растений, классифицировать его). И флористы, и систематики растений изучают, каждый по-своему, один объект — флору Земли.

Понятие о флоре в наиболее простом и традиционном смысле этого объекта — очень простое. **Флора** — это совокупность видов растений (по возможности — полная совокупность), которые произрастают на той или иной территории. А размеры и ёмкость ниш этой территории, да и положение её на Земле определяют состав флоры. И флоры, скажем, Чуйской степи на Алтае, и острова Гогланд на Балтике (площадь которого около 18 км²) сильно отличаются друг от друга, хотя по числу видов они сравнимы, да и некоторые виды сосудистых растений — общие для них.

Столь же простым является и формализованное определение флоры: «Флора — это множество видов растений в топографическом контуре».

Но эти простые определения нас уже не удовлетворяют. Современный этап развития флористики рассматривает этот простой, казалась бы, объект — флору, как весьма сложное, системное явление.

Прежде всего, следует ответить на такой вопрос: *«Является ли флора любой территории, да и Земли в целом, самостоятельной формой организации живого на Земле, и значит, самостоятельным, легко выделяемым среди других объектов, объектом изучения?»* На этот вопрос биогеография отвечает отрицательно. Флора — не самостоятельная система живого, но только часть более сложной систе-

мы — **биоты** (в которую входят ещё и фауна — совокупность видов животных, микобиота — совокупность видов грибных организмов, микробиота — совокупность бактериальных и некоторых иных организмов — деструкторов органики, которые не являются ни бактериями, ни грибами). А вот биота Земли в целом, и биоты тех или иных территорий (или акваторий) — это образования (системы) и объекты особого, наиболее сложного уровня организации живого на Земле — биотического. Он более сложный по сравнению с популяционно-видовым уровнем организации живого, ведь на биотическом уровне мы имеем дело с совокупностями видов на тех или иных территориях, представленными разными популяциями этих видов (или частями популяций). Он более сложный, чем биоценотический (уровень организации сообществ живых организмов, взаимодействующих с **косной** средой, то есть, с неживыми объектами), поскольку на территориях взаимодействуют и совокупности биоценозов или биогеоценозов, относящиеся и к разным типам растительности.

Флора — это подсистема биоты, совокупность видов растений, исторически сложившаяся на Земле в целом и на любой её территории (или акватории).

Правда, собственно **флора**, как подсистема биоты, — наиболее важная часть биоты, ведь это совокупность преимущественно фотосинтезирующих организмов, строителей органического вещества на любых территориях. И в этом случае, мы, конечно, включаем в состав флоры не только водоросли, мохообразные и сосудистые растения, но и всю совокупность фотосинтезирующих прокариот («синезелёных водорослей»), вне зависимости от того, в какое «царство» или «империю» живого их помещают разные систематики. И включаем лишайники, но не грибы.

Следует понимать при этом, что крайне редко изучается одновременно вся полная совокупность видов растений на той или иной территории. Связано это с тем, что изучение водорослей, лишайников и мохообразных — намного более сложно, чем изучение сосудистых растений, а возможности флориста, как правило, ограничены хорошим знанием либо только сосудистых растений, либо какой-либо группы мохообразных и низших растений. И коллективных работ по полным совокупностям видов растений на тех или иных территориях, в общем, до сих пор очень немного. Важно понимать также и то, что, изучая флору той или иной территории, флорист, как правило,

должен изучать и растительность (совокупность растительных сообществ, развитых на какой-либо территории).

Флора и растительность — объекты изучения разных наук — флористики и геоботаники, но в реальной природе они неразрывно связаны друг с другом. Для понимания же особенностей состава видов на тех или иных территориях важно и знание того, какие сообщества образуют те или иные виды, а также, какие виды на этих территориях могут быть и асоциальными (не входящими ни в какие сообщества). Геоботаники, как правило, асоциальные виды не изучают, а флористы — обязаны.

Более того, флористы, характеризуя те или иные территории и по составу видов, и по составу тех или иных синтаксонов растительности (типов растительности, формаций или классов, порядков, союзов растительности), обобщают знание и флоры и растительности в особом географическом по содержанию понятии — растительный покров. И поэтому любая флора для флориста это и совокупность видов (т.е. множество) и часть растительного покрова Земли (с теми или иными характеристиками, отличающими её от других частей). Но для этого флористу необходимо быть и квалифицированным геоботаником.

Поскольку флора, как особый объект изучения, выделяется, прежде всего, по территориальному контуру, всегда необходимо оценивать собственно территорию, флора которой изучается. Наиболее важно в этом случае понимание того, однородна ли эта территория. В принципе изучать можно флоры любых территорий — и однородных и неоднородных, но изучение таких флор, естественно, имеет свои особенности.

Флористы давно различают естественные флоры и искусственные.

Естественные флоры — это флоры территорий, ограниченных по тем или иным природным рубежам, например, флоры всего Алтая, Урала, острова Сахалин и т.д.

Искусственные флоры — это флоры территорий, рубежи которых определяются не природными факторами, а, например, административными или любыми произвольными границами, например, флоры Московской или Кемеровской областей, бывшего СССР или России и т.д.

И те и другие флоры по территории могут быть и более или менее однородными и весьма неоднородными, но территории, ограни-

ченные по природным рубежам, при всей их неоднородности внутри территории, дают нам представление о полной территориальной совокупности видов флоры, а искусственные флоры, в разных частях неоднородные, — никогда не дадут представления о полной территориальной совокупности видов флоры для большей части территории. Флора Алтайского края, например, искусственная, ни один участок его границ — не природный рубеж. Между тем, сама территория очень неоднородна — здесь сочетаются степные и лесостепные равнины, низкогорья Салаира, предалтайские мелкосопочки, низкогорья и среднегорные массивы Алтая. И ни один из этих выделов на территории Алтайского края не может дать нам представления о естественной флоре в её полной совокупности, поскольку значительные части всех этих выделов находятся и за пределами Алтайского края. То же самое можно сказать о флоре Алтая в пределах России, хотя некоторые природно-ограниченные территории здесь можно выделить и полностью их характеризовать по флоре (например, территорию Северного Алтая или Лесостепного Алтая).

Особенно же трудно, а иногда — и невозможно **сравнивать друг с другом** искусственные флоры. А естественные флоры, даже очень непохожие — **сравнивать можно** (и нужно).

Очень важным вопросом, относящимся к характеристике территории, является вопрос о наименьшей площади территории, начиная с которой можно говорить не просто о пространстве, на котором растёт некоторое число видов, образующих какую-то совокупность растительных сообществ, но об особом более сложном объекте, именно — флоре, в формировании которого участвуют кроме аутоэкологических и биотических факторов ещё и географические факторы.

Флористы эту проблему решают в представлениях об **элементарной флоре**. Этот наименьший объект флористического изучения, прежде всего, должен характеризоваться тем составом видов, который в основных чертах способен отразить состав флоры на значительно большей по площади территории, в которую входит эта элементарная флора. Очень много сделавший для разработки учения об элементарных флорах А.И. Толмачёв называл их также (и чаще) **«конкретные флоры»**. Он, в частности, впервые показал, что площади, занимаемые этими элементарными флорами, могут значительно различаться в зависимости от зонального положения территории. Например, в тундрах, где он собственно и разработал эти представ-

ления, площади выделения элементарной флоры обычно составляют около 250–300 км², а в таёжной зоне эти площади возрастают до 500–600 км². В других районах, которые он не изучал (зоны широколиственного леса или лесостепи, степи), возможно некоторое снижение площади выявления (до 400–450 км²), но в зоне пустынь они вновь сильно увеличиваются (в ряде случаев, возможно, до нескольких тысяч км²). И только тогда эта элементарная флора, в основном, отражает флору большего, чем она, региона.

Вторым безусловным признаком элементарной флоры является обязательная однородность географического контура (при этом — не экологическая или ценотическая, а именно географическая). И это условие должно соблюдаться, несмотря на то, что мы, в общем, не решим ещё такого вопроса, как ограничение этой территории выявления элементарной флоры какими-либо природными рубежами. Их чаще всего — и нет. Но флористы условно считают **элементарными** только такие флоры, которые занимают **однородную территорию**, через которую не проходит никакой комплексный природный рубеж, даже низкого ранга. Именно поэтому я считал возможным в горных условиях выделить элементарных флор, сравнимых с теми, что мы наблюдаем на равнинах, лишь в пределах одного высотного почвенно-растительного пояса, хотя **естественной** флорой в горах, конечно же, являются флоры, отражающие всю колонку высотной поясности в пределах бассейна той или иной реки (небольшой относительно протяжённости и площади).

Понятие об элементарной флоре очень важно потому, что мы получаем в этом случае ещё одну характеристику флор больших территорий. Кроме общего состава видов, мы можем здесь использовать и такой показатель, как число элементарных флор, отличающихся друг от друга по составу видов.

Определим ещё некоторые термины, относящиеся к флоре территорий различной размерности.

Локальная флора — это флора небольшой территории без специально изученных границ. Иногда специальным термином «проба флоры» определяют локальные флоры, изучавшиеся, по мнению флориста, недостаточно полно (по времени изучения).

Парциальная флора — это флора части (частей) территории естественной флоры, выделяемая по приуроченности к тем или иным экотопам или к тем или иным типам (классам) растительности

(в последнем случае чаще употребляют термин **ценофлора**). Территория, где выделяются ценофлоры, да и флоры некоторых экотопов (флора песков — псаммофлора, флора каменистых и скальных местообитаний — петрофильная флора, флора горячих источников, сорная флора и т.п.) могут быть различной размерности (от элементарной до региональной).

Уже достаточно давно флористы пришли и к пониманию того, что любая флора заселила ту или иную территорию в процессе длительного исторического развития, включавшего в себя и взаимодействие ныне населяющих эту территорию видов друг с другом, и взаимодействия их с иными видами, ранее заселявшими эту территорию, а ныне исчезнувшими, и включавшего и появление новых видов. Это заселение, безусловно, было связано и с изменением параметров различных факторов косной среды обитания растений, и с изменением состава фитоценозов (и других компонентов биогеоценозов), и с изменениями состава видов во флоре, с изменениями их активности, а частично — и экологической природы. **Флора**, таким образом, **явление не только пространственное, но и временное.**

Современный этап представлений о флоре, как основном объекте флористики, характеризуется ещё и тем, что всё более важным представляется и популяционный анализ видов, слагающих флору. В самом деле, виды в той или иной флоре могут быть представлены одной или многими популяциями, а также — на периферии территории — частями популяций или даже единичными особями, связанными с популяциями за пределами этой территории. Более того, часть популяций может отражать идущие в природе процессы гибридизации, разнокачественность цитотипов (полиплоидию разного происхождения), обособление агамных (не половых) микрорас и микровидов, клонов и т.д. Судьба видов, в зависимости от того, каковы популяционные характеристики видов флоры, конечно, может быть различной.

Пока ни собственно популяционный анализ, к которому активно призывал Б.А. Юрцев, ни эйдологический (расовый) анализ структуры видов флоры, что пропагандирую я (Камелин, 2004), не стали ещё настоящими орудиями флористического исследования. Они очень трудоёмки. Но значение подобных подходов — очень велико.

Пока во всех анализах флор мы основываемся лишь на одном количественном показателе — числе видов. Мы могли бы привлечь

(для небольших элементарных флор) количественные характеристики числа особей того или иного вида (или всех видов) во флоре, но эти подсчёты могут быть очень затруднительными (так как многие виды и на площади в 400–500 км² представлены миллионами особей), но количественная характеристика видов по числу популяций одного вида, обособленных в разных частях территории по ландшафтными выделам или в силу неравномерного распределения фитоценозов — более перспективна, хотя правильно очертить (ограничить) популяции тоже не просто. Однако и для понимания прошлого, и для прогноза развития флор — этот подход очень важен. И его не могут заменить методы оценки активности видов в тех или иных ландшафтах, хотя и это важно.

Всё сказанное выше позволяет считать, что **флора — это многомерный сложный объект — подсистема биотического уровня организации живого. Это и совокупность всех видов растений, представленных популяциями или частями популяций, населяющих ту или иную природно-ограниченную территорию (или акваторию), входящих во все фитоценозы, развитые на ней, или асоциальными. Это и исторически сложившаяся совокупность видов, населяющих ту или иную территорию (или акваторию) и представляющая целостное и отграниченное от других флор единство, существующее в устойчивом равновесии без резких изменений состава и структуры в течение длительного времени, сравнимого со временем существования на данной территории основных ландшафтов. Многомерность этого объекта исследований позволяет нам и многомерно анализировать его.**

Но было бы совершенно неоправданно, говоря о составе флоры (и флор разной размерности), не подчеркнуть и то, что в настоящее время состав многих флор существенно и быстрыми темпами изменяется в результате воздействия на него человека во всём многообразии его деятельности. Наиболее важными изменениями в этом случае является вся совокупность деятельности человека, связанная с культурой растений, хозяйственно-ценных с разных точек зрения. Культурными растениями заняты огромные территории суши, а частично — и прибрежных или внутренних вод. Обычно культурные растения не включаются в состав флоры, кроме тех случаев, когда они дичают на той или иной территории. Никогда не включаются в состав флоры все растения «закрытого грунта» (оранжерей, теплиц,

комнатного содержания), растения специальных питомников, зелёных насаждений населённых мест, садов и, конечно, ботанических садов, опять-таки кроме случаев их самостоятельного одичания. Но растения заносные, существующие уже независимо от деятельности человека (без сознательного выращивания их) — это уже часть флоры, хотя и новейшая, а нередко — и существующая недолго.

Конечно же, мы отличаем эти растения от растений природной флоры. Растения природной флоры мы называем **аборигенной** (местной) частью флоры, а все заносные растения мы называем **антропогенной** (антропофитной, иногда и синантропной) частью флоры. И анализировать эти части мы стараемся раздельно, хотя так поступают, к сожалению, не все флористы.

Поскольку деятельность человека на тех или иных территориях началась очень давно, но лишь в последние полтора века она стала влиять на состав флоры особенно сильно и преимущественно в форме создания новых ландшафтов, в природе отсутствовавших, то, естественно, мы стараемся различать в составе флоры древние заносные виды, многие из которых уже вошли и в состав полуприродных, а то и природных ландшафтов, и новейшие заносы. Хотя в настоящее время на многих территориях уже очень нелегко определить древние заносы (и часто их таковыми многие ботаники не считают), всё же общая доля антропофитов в составе флор уже значительна (и очень велика она, в том числе, в тропических флорах, во флорах многих островов в океане). Но и в составе флор умеренных стран Северного полушария она может уже достигать 25–30% общего состава видов флоры.

Но интересно в этом случае другое. Так, при интенсивнейшем антропогенном воздействии в ряде регионов, где почти не осталось участков с естественным растительным покровом (например, в степях, и в том числе в степях Алтайского края), естественная аборигенная флора ещё сохраняется почти в полном составе (очень интересные точные данные были получены в этом отношении для Донбасса). Это свидетельство того, что природная флора во внетропических районах — очень устойчива, а на фоне обогащения флор за счёт заносов — общая численность видов флор, по крайней мере во внетропических странах, выросла. К сожалению, в тропиках, на территориях, где развиты дождевые тропические леса, положение иное (здесь больше гибнет видов, чем прибавляется за счёт заносов).

Но в целом по Земле мы ещё далеко не полно знаем, какие флоры более устойчивы в условиях антропогенного воздействия, а какие — неустойчивы.

Чтобы в какой-то мере понять процессы, идущие во флорах на определённых территориях, мы и анализируем, и сравниваем флоры. С этой точки зрения важно расширять наше знание и о самих видах, слагающих флоры.

Анализ флор

Прежде, чем говорить собственно о содержании анализа флор, следует сказать, что при любом анализе мы по составу видов, т.е. по флоре, определяем какие-то черты этой флоры, связанные с развитием её именно на той территории, которую мы изучаем. Но территории эти — различны по площади, по ёмкости экологических ниш, по разнообразию ландшафтов, и эти различия многим определяют флору. Именно поэтому мы различаем флоры территорий разных уровней размерности, по крайней мере, — локальной, региональной и субглобальной.

Локальная размерность территорий — это площади от нескольких сот до 2–3 (иногда 10) тысяч км². **Региональная** размерность — это площади в несколько десятков тысяч км² и примерно до 1–1,5 миллионов км². Большие территории — это образования **субглобальные**.

Анализируя флору, мы, прежде всего, делим виды флоры на определённые **элементы флоры** — совокупности видов (части флоры), которые отличаются по тем или иным признакам. Утверждая, что флора — очень многомерный сложный объект, мы тем самым подчёркиваем, что число элементов любой флоры, если в её составе числится несколько сотен видов, может быть очень большим. Кроме того, когда мы проводим деление флоры на элементы по тем или иным признакам, мы, к сожалению, редко можем использовать собственно строго количественно или качественно безупречные методы деления видов флоры. Чаще всего мы имеем дело с так называемыми **экспертными методами** оценки каких-то признаков видов (ведь все виды — индивидуальные, неповторимые объекты природы), то есть, достаточно условными типами деления элементов.

Есть три главных (и обязательных) раздела анализа флоры, которые очень различаются по способам выделения элементов. Это — **анализ таксономической структуры флоры, анализ типологических элементов флоры и анализ исторических элементов флоры.**

1. Таксономическая структура флоры — это такая модель структуры флоры, которая основана на экспертных оценках систематиков растений, в которых они пытаются отразить степень родства видов, составляющих флору (и, одновременно, меру их различий друг от друга).

Флористы, в основном, лишь принимают эту суммарную оценку многих поколений систематиков, не пытаясь что-либо кардинально изменять в этой оценке. Эта экспертная качественная оценка выражается в какой-то принятой флористом вслед за систематиками — **системе надвидовых таксонов флоры** (прежде всего, роды, семейства, реже — иные таксоны). По этой системе (а вернее — схеме системы) флорист и размещает свой **оригинальный**, всегда конкретный материал — виды, реально различаемые в природе на данной территории.

Элементами флоры в данном случае являются **состав видов в родах и семействах**, а количественным показателем для каждого элемента — **число видов** (или доля их от общего числа видов флоры, от числа видов в семействе) (см. *Приложение*).

Это, конечно, немного, но какие-то характерные черты флоры можно вскрыть и на этом материале. Состав семейств флоры (и особенно, наиболее богатых по числу видов 10–15 семейств, так называемый **спектр семейств**) отражает в любом случае лишь самые общие закономерности — зональное положение территории, в некоторых случаях (для флор региональной размерности) — принадлежность к тому или иному царству, подцарству, области. В значительно меньшей степени спектр отражает — сложность вертикально-поясной системы в горах, секторальное положение территории.

Иногда (во флорах локальных) в спектре выделяются особые черты состава семейств, присущие тем или иным провинциям. Так, в локальных флорах Турана семейство Chenopodiaceae чаще всего занимает первое место, но в региональных флорах его место 2 или 3. Но в целом, семейственный спектр мало что даёт для характеристики флоры, хотя часто широко обсуждается флористами, которые, как правило, не имеют материалов для сравнения с другими регионами.

Так, утверждение, что семейство Сурегасеае, на уровне локальных и региональных флор Голарктики часто занимающее место в первой тройке, а то и выше, — показатель бореальной структуры флоры глубоко ошибочно. Ведь оно занимает второе место и в классической неморальной флоре Атлантической Северной Америки.

Вообще-то более правильно, анализируя состав семейств флоры, обращать внимание на различные детали, характеризующие именно состав видов, а не их число. Очень важно подчеркнуть иногда и наличие каких-либо таксонов, представленных всего одним видом. Особенно важно это для оценки локальных и региональных флор.

Так, флора Финляндии отличается от флор Карело-Мурманского региона и Северо-Запада России по наличию семейств Тамарисеае, Елаеагнасеае и рода *Rhododendron* (все они представлены лишь единственными видами — *Myricaria germanica*, *Hippophaë rhamnoides*, *Rhododendron lapponicum*). Это очень важная черта региональных флор собственно Фенноскандии, в отличие от своеобразных флор Северо-Запада России.

Ни в одном случае нельзя переоценивать само число видов, не оценив именно их состав. То, что во флоре Чуйской степи представлены семейства *Chenopodiaceae* и *Zygophyllaceae*, или роды *Chenopodium* и *Zygophyllum* — не столь важно, ибо они есть в большинстве более южных флор. А вот то, что здесь растут *Chenopodium frutescens* и *Zygophyllum melongena* — это исключительно важно. Именно они и другие подобные виды определяют своеобразие территорий и флор, развитых на них.

Нельзя и переоценивать степень объективности выделения семейств в той или иной системе (ведь их разные систематики выделяют ныне от 320 до 480–560!). И если ранее семейство *Liliaceae* на многих территориях входило в 10 крупнейших, то теперь это просто невозможно, ибо оно поделено на многие семейства. Я могу показать вполне субъективность выделения семейств и на мировом спектре, и на спектрах флор регионального уровня. И именно поэтому, в том числе, совершенно лишены всяческого смысла любые операции с ранговым коэффициентом Кендалла для характеристики состава спектра 10 или 15 крупнейших семейств флоры и последующих сравнений спектров разных флор. Ранее эти операции широко использовал Л.И. Малышев, и я очень рад, что впоследствии он всё же подтвердил малую информативность любых ранговых коэффициентов.

Мы теперь хорошо знаем (а ранее это неоднократно подчёркивали наиболее полно учитывавшие именно состав видов, а не их число, флористы), что в числовых показателях состава семейств наиболее ярко отражается не состав флоры в целом, и не особенности флорогенеза, истории флор, а редкость некоторых типов экотопов (или ландшафтов, вообще), а также недостаточно полная выявленность флоры, или неестественность выдела (ограниченность территории не природными рубежами).

Очень интересной, и, в общем, уже давно отмечаемой классиками закономерностью состава крупнейших семейств, является довольно значительная устойчивость такого показателя, как процентное отношение числа видов крупных семейств (обычно 10, реже более) к общему числу видов флоры. Её хорошо знал и обсуждал А.И. Толмачёв, показавший в том числе, что это отношение растёт от тропиков к неморальным и бореальным и арктическим флорам, но одновременно оно сильно возрастает и во флорах пустынных (или вообще эволюционирующих на базе ксероморфных преобразований).

В этом случае согласно действуют, в общем, два правила:

Правило А. Декандоля — чем более устойчива во времени (консервативна) флора, тем более равномерно распределяется в ней число видов по семействам.

Правило А.А. Гроссгейма — чем более экстремальны условия среды, тем более односторонне (за счёт особо крупных семейств флоры) развитие флор.

Но надо сказать, что односторонний сдвиг мы наблюдаем и тогда, когда флора неполно выявлена или при переходе на уровень локальных флор (где объективно тоже может быть недобор из-за произвольных границ).

Значительно лучше, чем в составе семейств, в том числе — более многовидовых, отражаются региональные, да и локальные черты флор в составе родов флоры, в том числе — и более многовидовых. Так, для характеристики флоры Алтайского края исключительно важно, что здесь растёт всего один вид рода *Cymbaria* (Scrophulariaceae) — *C. daurica* L. — дауро-монголо-маньчжурский вид, имеющийся западнее Центральной Монголии только в Кулунде и в среднем течении р. Бухтармы в Казахском Алтае. Столь же важно то, что здесь представлены (каждый по одному виду) роды *Tilia* (*T. sibirica* Wagn) и *Brunnera* (*B. sibirica* Stev.), или то, что в роде *Sanicula* здесь имеется 2 вида!

Анализируя и состав крупных родов, мы получаем важные сведения о том, что, скажем, во флоре Монголии значительное богатство родов *Artemisia*, *Oxytropis* или *Saussurea*, несомненно, связано с тем, что эта территория находится вблизи от центров вторичного разнообразия этих родов, а для полыни — территория Монголии входит даже в два центра современного разнообразия рода — в североазиатский («ангаридский») и дауро-монголо-маньчжуро-северокитайский.

В то же время, было бы ошибочным говорить о том, что относительное богатство видов родов *Carex*, *Salix*, *Ranunculus*, *Galium* на территории Алтайского края объясняется тем, что эти роды давно и оригинально эволюционируют именно на этой территории. Автохтонность или аллохтонность так просто не определяется.

Фактов, достойных детального изучения (и хорошего объяснения) при анализе состава крупных родов на разных территориях мы получаем очень много. Так, например, в большинстве флор Древнего Средиземья — от Испании до Средней и Центральной Азии семейство Fabaceae устойчиво занимает второе место (и обычно это около 10% от весьма богатых флор в целом). Но это богатство обусловлено мощным развитием на Западном Средиземноморье, в первую очередь, таких родов, как *Genista*, *Ulex*, *Cytisus*, *Ononis*, в меньшей мере — *Trifolium*, в Восточном Средиземноморье и Передней Азии — родов *Trifolium*, *Onobrychis*, *Trigonella*, отчасти *Medicago*, *Astragalus*, а в Средней Азии — родов *Astragalus*, *Oxytropis*, *Hedysarum* (при ничтожной доле *Trifolium*). Конечно же, это — очень важные факты.

Обратимся вновь в этой связи к крупнейшим родам флоры Алтайского края. Состав даже пяти наиболее богатых видами родов края — *Carex*, *Astragalus*, *Artemisia*, *Salix*, *Potentilla* — с очевидностью свидетельствует нам пограничное (и, в том числе, отчасти и горное) положение территории края на рубежах зон (и даже субконтинентальных структур). Обилие видов *Carex* — общая черта евро-сибирских (в том числе — североазиатских) флор, при этом нам известно, что число видов *Carex* резко снижается в Средней Азии или на Кавказе и в Закавказье (а ведь и там и там число оригинальных типов осок больше). Значительное число видов *Salix* — тоже говорит нам, что мы на границах Северной и Центральной Азии (хотя оно и не столь велико — 28 видов, да ещё из них и кое-что сомнительно). Но обилие видов *Astragalus* (где тоже 3 сомнительных вида), *Artemisia*, *Potentilla* (где, напротив, надо ещё прибавить видов 5, да ещё и

не выделять напрасно род *Pentaphylloides*, или *Dasiphora*) — это уже показатели того, что мы находимся непосредственно в особом восточно-казахстанско-алтае-джунгарском центре развития степных и горностепных флор.

Роды эти входят в десятку крупнейших родов флоры России (и, кроме *Potentilla*, в десятку крупнейших родов флоры бывшего СССР). Но из той же десятки крупнейших родов России — некоторые роды не входят в число крупных родов флоры Алтайского края (да и Алтайской горной страны вообще). Что касается рода *Hieracium* (10 видов, из них 3 сомнительных), то здесь все понятно. Ни Сибирь, ни Монголия, ни Казахстан и Средняя Азия — не являются центром разнообразия этого рода. Но род *Alchemilla* (в крае указано 5 видов) имеет мощный центр микровидообразования именно на Алтае (их здесь не менее 60 рас!), и значит, либо налицо значительный недобор, либо история этого рода в данной части Алтая и на его периферии была резко отличной даже от горно-лесостепных районов Алтая (ведь бóльшая часть манжеток Алтая описана из районов от р. Сёмы до пос. Шабалино). Вероятнее, конечно, здесь недобор, но всё же, так ли это очевидно?

Обратим внимание на то, что в крае довольно мало видов *Oxytropis* (13 видов). Из них — бóльшая часть широко распространённые степные типы, а собственно горных видов — мало. А ведь мы находимся на стыке двух богатейших центров развития рода — южносибирско-монгольского и среднеазиатского (в каждом из этих центров значительно более чем по сотне видов). Следовательно, в горах Западного и Юго-Западного Алтая история рода была иной! И мы находим аналогию в том, что и в южной части Кузнецкого Алатау и на Северном (Прителецком) Алтае — видов *Oxytropis* мало. Важнейший факт, который мы получаем здесь — в районах развития черневой тайги (и черни) мало горных видов *Oxytropis*, да они, к тому же, и общие — *O. altaica*, *O. alpina*. По этим данным, районы развития черневой тайги резко отличаются от Центрального и Юго-Востоchnого (Русского) Алтая, но и даже от части лесостепного Алтая.

Очень важной чертою состава крупных родов флоры Алтайского края является разнообразие видов родов *Pedicularis* (18 видов) и *Viola* (21 вид). Разнообразие видов рода *Pedicularis* — важная особенность горносибирских и тяньшанских флор, а род *Pedicularis* имеет центр современного разнообразия в Юго-Западном и Центральном

Китае (в Китае 330 видов из 450-ти в мире). Но в составе видов *Pedicularis* в Алтайском крае — особо оригинальных типов нет. А вот род *Viola* именно в западных участках Алтая представлен весьма своеобразно (да ещё и в разных группах рода!).

После сказанного ясно, что анализ состава родов любой флоры даёт нам для понимания этой флоры несоизмеримо больше, чем состав семейств (а тем более — число видов в них или порядок их расположения по числу видов).

В заключение этого раздела — ещё одно замечание. Для меня совершенно ясно, что при анализе состава семейств или родов (то есть, **таксономической структуры флоры**) важнейшими показателями являются — **качественный состав видов в отдельных родах** (как многовидовых, так и одновидовых, и даже, собственно, монотипных), **общий состав**, и в меньшей мере — **число видов в родах и семействах**. И, по-видимому, совершенно неуместно сравнивать долевого (процентное) участие в составе тех или иных таксонов некоторых множеств видов, а также — ранг (порядок) таксонов.

К чему приводит сравнение долевого участия видов отдельных семейств в разновеликих флорах — совершенно очевидно демонстрируют нам попытки сравнения флор тропических стран и стран Южного полушария в работах А.И. Толмачёва. Совершенно несопоставимые, по сути дела, спектры крупных семейств, скажем, Парагвая и Кубы, Коста-Рики и Венесуэлы, или Юго-Западной Африки, Западной Австралии и Новой Зеландии, — при долевыми характеристиками совершенно теряют свои характерные черты (тем более что 10 крупных семейств в трёх последних флорах обрезаются на уровне абсолютных значений числа видов, столь же несравнимых, как и постоянно обсуждаемая А.И. Толмачёвым несравнимость площадей территорий!). Ведь эти цифры — 175, 73, и 35! Как же можно сравнивать подобное распределение семейств первой десятки в столь несравнимых флорах?

2. **Типологические элементы флоры и их анализ.** Значительно более самостоятельной работой флориста, хотя, конечно, тоже не свободной от экспертных оценок, является **анализ типологических элементов флоры**, выделение которых идёт по признакам видов, реально существующих в данной флоре и наблюдаемых в природе самим флористом.

Есть *4 основных группы типологических элементов*, используемых в анализе флоры — *географические, экологические, цено-тические и биологические*. Вариантов независимого друг от друга выделения элементов в каждой из этих групп — довольно много (и в какой-то мере они разобраны в специальной публикации Б.А. Юрцева и Р.В. Камелина, 1991). Нередко флористы имеют возможность одни и те же группы признаков использовать и для характеристики видов, обитающих на данной территории по всему диапазону, проявляемому видом на всей территории его обитания, как бы ни была она широка, то есть, и в пределах их ареала в целом, включая и их культигенный ареал, и, конечно, в природной среде, непосредственно изучаемой флористом. Тогда флорист характеризует **общие типологические элементы флоры**. И для характеристики видов по их поведению только на территории, специально изучаемой им — тогда флорист характеризует собственно **региональные типологические элементы флоры**.

Подобные подходы, разумеется, несут различную информацию. Так, выделяя в той или иной флоре географические элементы, флорист может основываться и на признаках всего ареала вида в целом (и это будет характеризовать вид как общий географический элемент флоры или **собственно географический элемент**). Но флорист, работающий на более обширной территории, может характеризовать ареал всего вида только в пределах этой территории, если он ближе нигде и не встречается, и одновременно — характеризовать части ареалов видов, выходящих за пределы этой территории, — только по той его части, которую он реально изучает на данной территории (и это будет — характеристикой **регионально-географического элемента** этой флоры).

Ещё более определённо различаются категории общих и региональных типологических элементов при выделении экологических или ценологических элементов.

Но ещё более разнообразны подходы к выделению элементов по различным характеристикам, описывающим и ареал, и черты экологии и биологии. Конечно, совершенно не обязательно при этом использовать в анализе все возможные подходы. Выбор схемы анализа определяется теми целями и задачами, которые ставит сам флорист. Но понимать, что подходы могут быть очень различными, и знать, что они дают разные результаты — необходимо.

Географические элементы флоры — это совокупности видов (или один вид) флоры, общие по признакам ареала. Разнообразие подходов здесь определяется объективно тем, что ареалы видов — всегда индивидуальны. Основных вариантов анализа географических элементов (или типов ареалов) — 4: координатный анализ, хориономический анализ, релятивный анализ и эквиформный анализ.

Координатный анализ ведётся в том случае, когда географические элементы выделяются по специально принятым схемам, независимо характеризующим, с одной стороны, широтные характеристики ареала (распределение ареала по зонам, подзонам или полосно-зональным элементам внутри подзон), а, с другой стороны, — долготные характеристики ареала (распространение по долготным секторам). Естественно, что в горных странах, кроме того, может быть проведена и высотно-поясная характеристика ареала. Совершенно ясно, что лишь в случае характеристики высотно-поясного распределения здесь возможно выделение и регионально-координатных элементов. Во всех случаях с широтными и долготными характеристиками следует выделять лишь общие географические элементы.

При анализе сосудистых растений мы и широтные и долготные группы видов по сходным ареалам называем **географическими элементами**. При анализе мохообразных и лишайников нередко в этом случае широтные элементы называют **типами элементов** (или элементами), а долготные — **элементами**, или типами ареалов. Необходимо, однако, понимать, что в любом случае здесь каждый вид должен быть охарактеризован и по широтной и по долготной характеристике ареала. В зависимости от принятых схем зонального и секторального анализа характеристики ареалов могут быть и очень упрощены, или очень усложнены. Наиболее сложной схемой подобного анализа ареалов может служить схема, характеризующая ареалы растений Центральной Европы по Мойзелю, Егеру и Шуберту. Очень дробные характеристики (особенно широтного распространения) каждого вида там, в конце концов, выражаются в некоторой формуле (где эти сложные характеристики даны в особой системе сокращений). Использовать эти схемы для обобщений и собственно выделения элементов флоры — можно очень по-разному, но обобщение всегда будет нелегким. В России схема координатного анализа особенно популярна в работах арктических ботаников, причём широтные характеристики проникновения арктических и бореальных

видов на юг в этих схемах очень упрощены, а долготные характеристики часто несравнимы в разных работах.

Хориономический анализ — наиболее популярный тип анализа географических элементов. Ареал любого вида характеризуется при этом анализе в выделах какой-либо системы флористического (ботанико-географического или комплексно-природного) районирования Земли.

Подобный тип анализа, естественно, является общим географическим анализом, региональные формы в нём — бессмысленны, поскольку все виды, слагающие тот или иной элемент в данной флоре, должны в нём характеризоваться только по всему ареалу. Но реально и при обобщении данных по ареалам видов, и при работе на больших территориях, когда значительная часть видов обладает ареалами, замкнутыми в пределах этой территории, мы фактически совмещаем в этом типе анализа оба подхода — и общий, и региональный. Более того, чтобы наиболее детально подчеркнуть специфику исследуемой флоры, флористы нередко разрабатывают такую схему классификации типов ареалов, основанную на хориономическом подходе, при которой наиболее обширные по ареалам элементы характеризуются в единой схеме — по приуроченности к царствам или областям (без особой детализации). А элементы, выделяемые по менее обширным ареалам — характеризуются распространением по провинциям, округам, и даже районам какой-либо флоры (если территория меньше, чем провинция или округ какой-либо принятой схемы). Принятых же всеми ботаниками схем разделения Мира, конечно, нет, и их варианты — весьма отличаются друг от друга. Кроме того, хориономический анализ предполагает наличие очень хорошего знания всех деталей распространения вида по всему ареалу, чего добиться флористу далеко не просто, особенно потому, что тропические и субтропические флоры на большей части Земли никогда не характеризовались точными картами распространения видов. Поэтому-то флористы в разных регионах очень часто создают малосовместимые друг с другом классификации географических элементов (ведь и здесь велика роль субъективных экспертных оценок). И, тем не менее, этот тип анализа наиболее продуктивен при анализе флор.

Релятивный анализ, чаще всего используемый в богатых и сложных тропических и субтропических флорах, где точных сведе-

ний по ареалам многих видов нет. Основан на довольно произвольных обобщениях по географии видов и выделении элементов по преимущественному распространению видов в том или ином направлении от данной территории (элементы северные, южные, восточные или, скажем, для флоры Южной Аравии — африканские, ирано-индийские, аравийские пустынные и т.д.). Конечно, подобный анализ применим и в общем, и в региональном вариантах (он даже более точен в региональном варианте), но в любом случае в результате его — элементы включают виды с очень разными типами ареала, и состав элементов флор в этом случае — несопоставим.

Эквиформный анализ был разработан впервые Э. Хультеном для исторического анализа флор Севера Евразии. Географические элементы в этом типе анализа выделяются по некоторым общим признакам формы ареала (широотно-вытянутые, меридионально-вытянутые, заходящие в горы только в Сибири, в разных районах Евразии, Северной Америки, суживающиеся к северу или к югу, дизъюнктивные на отдельных участках или по всему пространству ареала, или на части ареала, и т.д.). Эти признаки формы ареала имеют в данном случае значение в рамках общей гипотезы развития ареалов северо-евразийской территории, которая, по Хультену, целиком объясняет своеобразие разных форм ареала уничтожением большей части ареала северо-евразийских арктических и голарктических видов во время плейстоцена, и последующим восстановлением ареалов из рефугиумов в более южных районах. Причём, с разным эффектом восстановления видом ареала в том случае, если вид проявил себя как «пластичный» (легко приспособляющийся), или если вид обнаружил свою «ригидность» (жесткость поведения, консерватизм экологии).

Этот очень интересный тип анализа географических элементов флоры, как можно видеть по его содержанию, работает в случае наличия какой-либо исходной общей гипотезы развития ареалов. Он, конечно же, применим именно в форме регионально-географических элементов, и основой общих классификаций географических элементов даже для части крупного континента — быть не может.

Конечно же, в зависимости от принятого типа анализа, мы можем получить очень разные результаты. Координатный анализ (даже очень усложнённый) не может нам дать для характеристики флоры ничего, кроме положения территории в зонах и секторах, что для большинства территорий ясно и без географического анализа фло-

ры. Конечно, в ряде случаев, мы можем выявить и здесь некоторые тенденции в развитии флоры (преобладающее направление миграций видов в относительно недавнее время). Релятивный анализ, даже если он очень тщательно выполнен на региональном уровне, всё же является вынужденной заменой более детальных типов анализа для случаев, когда ареалы большей части видов флоры полно не изучены. Эквиформный анализ мало пригоден для характеристики флоры, как целостного единства, в тех случаях, когда хорошо обоснованной гипотезы развития территории (да и флоры) — не существует. Именно поэтому следует рекомендовать, прежде всего, хориономический анализ, но в вариантах, наиболее подходящих для анализируемой флоры (с обязательной большей детальностью выделения элементов, наиболее оригинальных для данной флоры).

Экологические элементы флоры и их анализ. В составе любой флоры мы можем провести довольно много вариантов экологического анализа, которые нам помогают вскрыть различные стороны отношения видов, слагающих флору с комплексом косной среды обитания. При этом надо учитывать то обстоятельство, что флорист, по существу, не может дать точную оценку собственно эколого-физиологических (и эко-физиологическо-структурных) приспособительных черт вида в данном контуре среды его обитания. Во-первых, исследования многих физиологических и структурно-физиологических особенностей растений невозможны без хороших приборов и достаточно длительных экспериментов. Во-вторых, в комплексных стационарных исследованиях хорошо выявлено то, что существующие в сообществах растения на одних и тех же типах местообитания (биотопах) распределяются совершенно неадекватно их экологическим свойствам, которые, к тому же, всегда представляют некоторый диапазон любого признака или меры процесса, идущего в растениях. Этот диапазон толерантности по любому признаку может сильно изменяться в различной конкурентной среде на различных типах экотопа. Поэтому, любая экологическая классификация растений (в подлинном смысле этого слова) флористу недоступна. Флорист, безусловно, не сможет различить в любой флоре — ни ксерофитов, ни мезофитов, не говоря уже о ксеромезофитах или мезоксерофитах. Да, как это выясняется, и экофизиолог пока ещё это может делать лишь с огромным трудом, и — только для тех или иных конкретных случаев.

Но флорист может оценить виды флоры по целому ряду параметров, вполне отражающих их экологию, но выявляемых лишь на основании либо строгой приуроченности, либо предпочтения растениями тех или иных типов биотопа (местообитания). Мы можем, таким образом, распределить виды по отношению к обеспеченности биотопа влагой (и выделить более **ксерофильные** и более **мезофильные** виды, а в условиях значительного дефицита влаги в сезоне вегетации — значительно более сложно градуировать именно ксерофильность видов). Мы можем достаточно хорошо оценить (а иногда и подтвердить приборно) солеустойчивость растений, их отношение к кислотности почв. Работая длительное время в той или иной стране, мы, в общем, вполне можем оценить соотношение во флоре видов хионофильных (требующих длительного развития снега) и хионофобных, видов нитрофильных и видов нитрофобных, и уж, конечно, видов светолюбивых, световыносливых и теневыносливых. И эта наша оценка (обычно — сугубо региональная) значит намного больше, чем попытки ложно точно градуировать эти характеристики видов по неверно понятым результатам экофизиологических исследований или попытки совмещения экотопических характеристик с представлениями по морфологии растений, якобы дающим нам ключ к пониманию физиологических свойств видов (ведь достаточно вспомнить, как различаются совместно живущие на торфяниках — морошка, клюква и росянка).

Естественно, что в ряде случаев мы очень огрубляем природу растений, поскольку оказывается, что в иной среде и на иных территориях они ведут себя совершенно иначе, но этот тип анализа всё же и даёт нам немало, поскольку он нередко хорошо дополняет ценотические наблюдения.

Вторым необходимым звеном экологического анализа флоры я считаю **анализ жизненных форм** (биоформ). Конечно, жизненные формы растений — это результат не только и не столько приспособленности растений к современным условиям среды, но и приспособленности их к целому ряду «прошлых сред», в которых пришлось развиваться тем или иным видам. Это очень важная (экологически достоверная, и характеризующая именно некоторую сумму экологических условий) оценка видов. Можно, разумеется, называть этот метод анализа и биоморфным, можно — биоэкологическим, но несомненная его значимость — очевидная. Я всегда параллельно исполь-

зовал в этом случае и систему жизненных форм И.Г. Серебрякова (с изменениями, начиная с публикации 1971 г.), и систему К. Раункиера, считая, что они хорошо дополняют друг друга. Мало кто понял систему тех изменений, которые я вносил в систему Серебрякова (выделяя отдельные жизненные формы для травянистых споровых растений, и, по возможности, отдельные жизненные формы для однодольных и двудольных), но совершенно ясно теперь, что физиологически растения этих разных групп работают по-разному, и отражают разные типы освоения природной среды.

Ценоотические элементы флоры. К сожалению, очень немногие флористы по настоящему используют возможности фитоценоотического анализа, одного из самых тонких и точных анализов флоры. Речь, при этом, не идёт о грубой разбивке видов флоры на лесные, или даже хвойно-лесные, степные, луговые виды.

Фитоценоотические или ценоотические элементы флоры — это совокупность видов, которые свойственны либо одному синтаксону растительности, либо двум–нескольким синтаксонам, обычно синтаксонам довольно высокого ранга — от генетического типа растительности (класса формаций — до формации), но обязательно синтаксонам единой, строго проведённой классификации растений, основанной на больших массивах описаний, а также специальных исследований фитоценоцикла (диапазона ценозов, освоенных тем или иным видом). В этом случае, любая флора предстаёт перед нами не только как совокупности видов, но и как система **ценофлор** — по существу, **составов всех типов растительности**, эволюционировавших на данной территории в значительной степени самостоятельно, в своих ценофилах. Конечно же, многие виды при этом встречаются в разных (но не всех) типах растительности. Использовал этот метод я наиболее полно, начиная с работы 1973 г., и затем создавая схемы для Средней Азии, Монголии, Алтайской горной страны.

Биологические элементы флоры. Выделение этих элементов идёт по каким-либо важным биологическим или биоэкологическим, жизнеобеспечивающим признакам, общим для тех или иных групп видов в данной флоре. Изучение этих признаков часто очень трудоёмко, и требует специальных долговременных наблюдений и исследований. Далеко не всегда по этим признакам можно охарактеризовать все виды флоры, и далеко не сразу приходит понимание того, что разные приспособления могут быть свойственны и одному виду. Но всё же

флористы, долго работающие или живущие в районе исследований, могут охарактеризовать состав флоры и по этим признакам.

Это — распределение видов флоры по способам разброса диаспор (которые могут сочетаться у одного вида), по основному способу опыления (энтомофилия, анемофилия, гидрофилия, разные типы самоопыления), по приспособлениям к удержанию и захвату новых территорий (в том числе — типам вегетативного размножения), по окраске цветков и общих соцветий, по ритму развития (эфемероиды, эфемеры, длительно вегетирующие, поздно вегетирующие), по ритму развития вегетативных и генеративных органов и т.д. Этот тип анализа может очень многое объяснить в составе флоры (особенно при сравнении флор), но, в то же время, он ещё очень мало используется флористами.

Исторические элементы флоры. Любые признаки, которые выявляются в анализе типологических элементов, практически всегда являются и значимыми для истории видов (именно на данной территории и в составе исследуемой флоры). Но исторические элементы флоры — совершенно особая категория элементов, которая выделяется не столько в процессе анализа каких-либо признаков видов (в том числе, скажем, ареала видов и т.д.), сколько в процессе синтеза наших знаний о составе видов флоры, о каждом виде и его родственных связях, об истории растительного покрова данной территории и её этапах, об истории ландшафтов этой территории и многих других данных, поставляемых флористу систематикой растений и палеоботаникой, биогеографией и палеогеографией. Флорист дополняет эти данные собственными — по составу типологических элементов флоры, по частным признакам экологии, биологии, фитоценологии каждого вида флоры.

Поэтому исторические элементы флоры несопоставимы ни с типологическими элементами флоры, ни с её таксономической структурой. Но, в то же время, исторические элементы могут быть основаны на этапах истории флор более обширных, чем исследуемая территория, и, возможно, имеющим отношение и к истории исследуемой флоры. Вся история видов флоры, включая и этапы их развития на других территориях, является основанием для характеристики истории их и на данной территории. Следовательно, чаще всего мы пользуемся данными, которые имеют общее историческое значение. Но, в то же время, реально мы всегда подразделяем на исторические

элементы только данную (конкретную) естественную флору, и распределение по элементам каждого вида имеет, конечно, региональное значение. В общем случае, классификация любых исторических элементов исследуемой флоры выполняется флористом, её исследующим, но, конечно, он может использовать какие-либо классификации их, ранее созданные для более обширных территорий, корректируя их в соответствии со своими данными, изменяя либо схему разделения элементов, либо их состав.

Общая задача разделения флоры на исторические элементы отвечает основной задаче науки флорогенетики, как её формулировал М.Г. Попов — когда, где и как сформировалась флора данной территории в целом. Но при этом основная задача подразделяется на большое число частных задач — где, когда и как возник любой вид флоры; когда и как (если он не возник на данной территории) он попал на исследуемую территорию; каким образом и в составе каких ценологических структур и на каких ландшафтах он закрепился в составе данной флоры. Подобное многообразие вопросов предполагает и многообразие возможных способов выделения исторических элементов.

Вот некоторые из них. **Хроноисторические** (временные) **элементы флоры** выделяются по примерно одинаковому времени появления видов на данной территории. Они могут проникнуть на эту территорию в результате одних или разных событий, они могут возникнуть на этой территории, — но примерно в одно и то же время.

Совершенно ясно, что практически для любой флоры, если только это не флора острова, возникшего несколько или не более чем 200 лет назад, мы можем определять временные элементы лишь весьма приблизительно, но в масштабе исторических времён (до 2 000–3 000 лет назад) мы можем всё же несколько более точно рассчитать ход событий и привязать важнейшие из них к реальному, абсолютному времени. Иногда получить значения в абсолютном времени возможно и в период до 10 000 лет. Но, в основном, события, существенные для разделения на хроноисторические элементы, мы вынуждены датировать лишь в рамках подразделений геологической шкалы времени. Ложная точность, при которой на основании некоторых первоначалок непосредственно на данной территории можно определить время более точно — для флориста неприемлема. Ведь любая находка — лишь свидетельство, что вид в это время был, но

он мог быть представлен раньше, а мог и в какое-то последующее время отсутствовать на данной территории. Бóльшая же часть видов флоры никогда не будет найдена в ископаемом состоянии. Поэтому выделение хроноисторических элементов должно быть основано лишь на довольно крупных отрезках геологической шкалы времени.

Стадиальные элементы флоры (стадиальный анализ флоры). Очень важным для флористов способом разделения флоры на исторические элементы, которые можно в какой-то мере охарактеризовать и во времени, — является стадиальный анализ флоры. Это тот способ выделения исторических элементов, который всецело основан на материалах собственного анализа флориста (но анализа, конечно, экспертного).

Способ этот основан на представлении о том, что любая флора на любой территории представляет в своей основе — исторически-обусловленную совокупность видов, в основной своей части сложившейся преимущественно на месте (автохтонно). Вопрос лишь в том, с какого времени этот автохтонно сложившийся комплекс представляет уже именно ту флору, разумеется, в какой-то важной основе, но не во всех деталях, которую мы и исследуем. Эта основа флоры, появившаяся в какое-то время в соответствии с условиями данной территории, называется **«ядром флоры»**.

Как определяется это ядро? Мы знаем, что на изучаемой нами территории основой современной флоры служат определённые зональные и азональные элементы, слагающие основные типы фитоценозов, развивающиеся здесь и ныне. Наиболее существенными для оценки ядра флоры являются элементы, слагающие климаксовые сообщества. Например, для степной части Алтайского края климаксовые сообщества — степи (во всём их разнообразии), но на части мелкосопочников, вдающихся в степи, и на периферии гор — это ещё и кустарниковые степи или ценозы степных, а иногда и мезофильных кустарников. Кроме того, важными элементами этой территории являются поймы рек (с характерными лесами, преимущественно — тополёвниками, с луговыми и солонцеватыми степями и лугами лесных полей), песчаные массивы с борами (и вторичными мелколиственными лесами), и некоторые другие ценозы. Вот этот комплекс, ещё пока представленный на относительно мало изменённых пространствах, занимающих, в общем, небольшую площадь, по сравнению с полностью преобразованными культурой, — и даёт нам

представление о **ядре флоры** этой территории (но он же развит с вариантами и в Прииртышье за пределами края).

Но если мы определили ядро флоры, мы можем уверенно утверждать, что на этой территории есть и какие-то пережитки более древних флор, развивавшихся на этой территории до времени образования ядра флоры, а ныне представляющие элементы, в общем сохраняющиеся на данной территории в особых положениях, на относительно редких биотопах, и явно — в настоящее время не процветающие.

Подобные более древние, чем ядро современной флоры, элементы мы называем **реликтовыми** (или просто реликтами — остатками прошлого). Есть, однако, на этой территории и виды, появившиеся на этой территории позднее, чем сложилось ядро флоры. По большей части это новые поселенцы — **мигранты** — из соседних флор. Но несомненно, что есть и некоторое количество видов, возникших уже на этой территории — **автохтонных новообразований**. Наконец, есть, разумеется, и немало, видов, проникших на эту территорию с деятельностью человека, а она начинается в интенсивных формах, конечно, достаточно давно с началом крупных поселений и, особенно, производства металла (бронзы) (т.е. ~4 500 лет), а может быть и ранее. Это — **новейшие** (антропофитные) элементы.

Время создания основы флоры — **ядро** — базовое для отсчёта возраста флоры (ядро — **базихронный элемент**). Время до этого — время, с которого сохранились реликты, — **пребазихронное**. А все новейшие элементы, хотя их тоже можно классифицировать по времени, — **постбазихронные**.

Такова суть стадийного анализа, чётко и ясно сформулированного А.И. Толмачёвым в 1957 году, в котором он сконцентрировал давно развивавшиеся идеи, но уже на базе представления о преимущественно автохтонно формирующейся флоре! Вопрос лишь в том, как мы решим, в какое время сформировалось в Прииртышско-Приалтайских степях это ядро флоры. Вопрос этот можно решить только после анализа целого ряда реликтовых типов различной приуроченности. В общей же форме, он, по-видимому, решается так — ядро сформировалось на базе экспансии с запада и отчасти с юго-запада степей на территорию, ранее представлявшую комплекс более влажной и тёплой лесостепи, содержащей и некоторое количество сниженных лесных горных элементов (и, по-видимому, и высокотрав-

ных элементов). Вероятное время начала этих процессов ~18–15 000 лет назад.

Вполне возможна также детализация исторических элементов по месту их происхождения. Как сказано выше, элементы, возникшие на данной территории, мы в общем смысле называем **автохтонными** (чаще всего — это новообразования), но элементы, возникшие за её пределами, и для этой территории являющиеся в общем смысле мигрантами, мы можем называть также **аллохтонными**. Ведь эти-то элементы могут быть и более древними, чем ядро флоры, и входить в состав ядра флоры, и, наконец, быть моложе ядра — постбазихронными. Особенно же вероятно, что, по крайней мере, в периоды пребазихронный, базихронный и постбазихронный эти миграционные элементы могли проникать на данную территорию с разных направлений, и в составе разных миграционных потоков. Здесь мы уже вступаем и в ту область истории, где мы пытаемся понять — как возник тот или иной вид, или как он попал на эту территорию. А это невозможно без анализа родства вида, без определения основных характеристик взаимодействий вида со средой как на открытых (свежих) ландшафтах, так и в ценозах, без анализа его преимущественных ценологических связей, а также многих деталей биологии.

В этом случае мы стараемся получить различные комплексные характеристики видов (пространственно-временные, а не строго временные), и разделяем флору на исторические элементы, после того, как мы разработали уже гипотезы о характере филогенеза на данных территориях, в тех или иных группах растений различном; об основных чертах филоценогенеза на данных территориях (развитии тех или иных ценофилумов растительности) и, конечно, общие представления о флорогенезе, подкреплённые какими-либо данными палеоботаники. В этом случае мы имеем дело с такими совокупностями видов, характеризуемыми не столько по какому-то одному параметру, что их предпочтительней называть **флорогенетическими комплексами видов** или эколого-историческими свитами в составе таких комплексов, а не элементами.

3. Сравнительный анализ флор. Достаточно хорошо изученную флору любой территории мы можем сравнить с другими флорами любых других (и соседних, и отдалённых) территорий, причём, как равной (или сравнимой) площади, так и существенно различной

(большей или меньшей). Конечно, желательно, чтобы флоры эти были **естественными** (т.е. ограниченными природными рубежами), но можно сравнивать и искусственные флоры.

Важно при этом понимать, что мы сравниваем, какие данные при этом получаем — и правильно их корректировать и интерпретировать. Для сравнения флор мы можем использовать любые признаки флоры — состав видов, таксономическую структуру, типологические элементы, и, если возможно, исторические (флорогенетические) комплексы и свиты. Важно в этом случае, чтобы все сравниваемые признаки были выявлены методически одинаково для всех сравниваемых флор.

Цели сравнения могут быть разными, но всегда приходится при сравнении отвечать на некоторые обязательные вопросы:

1. Богата или бедна та или иная флора в сравнении с другими?
2. Оригинальна ли она (или практически почти не отличается от других)?
3. Каков тот качественный уровень различий, который определяет нам оригинальность флор разных уровней размерности?

4. Почему отличаются флоры — только ли это функции пространства (площади) и его разнообразия (ландшафтного, ценотического, биотического) или это и функции времени развития флор на данных территориях, или это также функции богатства (и разнообразия) соседних флор?

Ответы на эти вопросы далеко не столь очевидны, как это может показаться. Важно осознавать при этом и несколько простых объективных истин:

1. При сравнении флор мы оперируем пока только суммой факторов, относящихся к единственному реальным объектам, объектам живой природы — **видам**.

2. Виды эти во флорах — некоторое множество, организованное по своим законам (связанное множество) и вполне определённое **в пространстве** (обычно более широком, чем пространство данной флоры) и **во времени** (также более продолжительном в целом, чем возраст данной флоры согласно основной схеме стадийного анализа флор).

3. Виды мы объективно можем группировать по очень обширному кругу элементов флоры — её частей, разделяемых по тем или иным определённым признакам.

Именно в силу этих истин мы имеем возможность сравнивать флоры друг с другом.

Богатство или бедность флор определяется путём **простого** сравнения числа видов (но с коррективами по части состава этих видов). Мы легко можем говорить о сходстве любых флор по показателям общего числа общих для сравниваемых флор видов, и о различии флор — по общему количеству видов, **дифференциальных** для всех сравниваемых флор (понимая под дифференциальными видами — **виды, свойственные только одной из сравниваемых флор**). Обычно мы сравниваем флоры попарно, но можем сравнивать и несколько флор сразу, и тогда — как показатели схождения, так и показатели различия могут быть абсолютными (для всех флор) и частными (при различных вариантах перекрёстного сравнения).

Вопросы сравнимости флор нередко обсуждались в ботанической географии. Заведомо ясно, что лучше сравнивать флоры, дающие более чёткие показатели общности и различия, которые легче интерпретировать. Что это значит?

1. Лучше, если имеешь дело с естественными флорами.
2. Лучше, если сравниваемые флоры — характеризуют территории, примерно одинаковые по площади (во всяком случае — одного порядка).
3. Лучше, если в пределах территорий, флоры которых сравниваешь, примерно одинакова пестрота основных ландшафтов.
4. Наконец, лучше, если сравниваемые флоры примерно совпадают и по количеству видов, тогда легко проявляются собственно **дифференциальные виды**, их различающие. (Отсюда и важность исследования элементарных флор.)

Но на деле приходится сравнивать всё же по большей части такие флоры, которые в совокупности не отвечают этим требованиям... (ведь нам важно понимать, не только то, что совпадает во флорах, но и то, **что их отличает** друг от друга).

Сравнение числа видов — в любом случае позволяет сказать, в какой из флор больше или меньше видов, но вес этого заключения различен в зависимости от метода сравнения. Есть два принципиально различных метода сравнения флор.

В первом случае (он обычно мало применяется, но очень важен), мы можем **сравнивать флоры территорий, входящих друг в друга** в том или ином ряду увеличения площади территорий (например,

окрестности Гатчины — Ижорская возвышенность — северная половина Озёрного края — Озёрный край в целом — Северная Европа в целом — Европа в целом). В подобном ряду мы, безусловно, получаем увеличение показателей богатства в зависимости от площади (но совершенно ясно, что увеличение неравномерное). Зависеть же это увеличение будет от: 1) увеличения размеров территории; 2) увеличения разнообразия ландшафтов; 3) ёмкости одних и тех же ландшафтов в связи с различным зональным и секторальным положением и 4) ценотической наполненности всех ландшафтов в данной системе площадей (территорий). Дифференцировать значение всех этих факторов, действующих интегрально, — в подобном ряду сравнений — почти невозможно.

Но в этом случае мы легко убеждаемся в одной истине — флора любых территорий на Земле **недонасыщена!** На любых территориях обитают далеко не все те виды, которые могли бы здесь обитать. Связано это, в первую очередь, с историческими причинами, но также и с определённым насыщением флор ранее, чем ёмкость ландшафтных систем в целом будет заполнена полностью.

Во втором случае, мы **сравниваем флоры в рядах пространственно-обособленных территорий** (соседних или отдалённых друг от друга). В этом случае эти территории могут быть и равновеликими, и неравными, и, естественно, и наборы ландшафтов (и ёмкость их) могут быть различными. Важно при этом то, что именно в подобных рядах сравнения мы можем обнаружить — на равновеликих территориях различные отношения флор по их богатству, и нередко обнаруживаем также существенно большее богатство флор на территориях меньшей площади. Зависит это в подобных рядах сравнения нередко и не столь от разнообразия ландшафтов, сколько от положения флор в зональных или секторальных выделах, прохождения по территории тех или иных границ и т.д.

Совершенно ясно, что эти типы сравнения флор дают разные результаты, хотя, в общем — причины того совпадающие. Но переносить результаты сравнения в одном ряду — на другой ряд и обратно — нельзя. Ряд включённых друг в друга флор будет нам демонстрировать те закономерности, которые более 40 лет пытался выявить математико-статическими методами Л.И. Малышев, а ряд этих закономерностей знал ещё и его духовный отец А. Декандоль. Но — во втором ряду сравнений — при тех же причинах будут работать и

другие закономерности, которые будут во многих случаях резко нарушать общие тенденции, выявленные в ряду включённых флор на увеличивающихся территориях.

В ряду включённых флор — сходство флор и их различие определяется, в общем, просто, но здесь значение различий по отношению к флоре самой малой территории всё же постоянно растёт, а сходство — падает (хотя эта наименьшая флора целиком входит во все последующие).

В ряду соседствующих, но не включённых флор — и сходство и различие изменяются, и изменяются отнюдь не всегда пропорционально расстоянию, разделяющему флоры.

Сходство и различие состава флор мы можем выражать не только в абсолютных числах, но и в графической форме, и в виде различных коэффициентов сходства и различия. Приёмы математической обработки данных по сходству и различию флор разбираются в работах В.М. Шмидта, но также в трудах Л.И. Малышева, Б.И. Сёмкина.

Для флористов важнейшей может быть книга В.М. Шмидта «Статистические методы в сравнительной флористике». Там можно найти описания методов статистического анализа, а также обсуждение математического смысла операций с коэффициентами сходства-различия. В.М. Шмидт хорошо показал при этом, что лучше всего работает самый старший по возрасту коэффициент, предложенный швейцарским ботаником П. Жаккаром. Этот коэффициент — отношение видов, общих для двух флор к общему составу флоры (в двух сравниваемых флорах): $Q_j = c /_{A+B-C}$, где в знаменателе из суммы видов в двух флорах мы вычитаем сумму общих видов, так как в двух флорах общие виды повторяются 2 раза. Этот коэффициент — доли от целой единицы. И если он 0,5, то значит, что в суммарной флоре общих видов более половины. Но в каждой флоре реально — это значение будет больше (но в разной степени), на чём и основаны все меры включения.

В книге В.М. Шмидта есть замечательно красивое (математически) место. Оно придумано им вместе с математиком Тамариным, и демонстрирует в графической форме (в виде кругов Гаусса — а это геометрическое воплощение сумм множеств) — именно прямой смысловой характер коэффициента Жаккара (и никакого другого более).

Мы знаем, правда, что коэффициент Жаккара очень слабо работает (сильно огрубляет) **при очень большой разнице флор** (но по

смыслу — это оправдано). В ряду же включённых флор — разница постоянно растёт, а сходство уменьшается, и мы быстро достигаем пределов чувствительности этого коэффициента.

Это отражает одно очень важное явление, всеобщее для флор Земли. Любая флора меньшей территории на Земле, в сравнительном ряду включённых флор будет беднее (хотя бы немного) флоры более крупной территории, и даже флоры континентов — значительно беднее всей флоры Земли.

Богатство флоры какой-либо территории в его отношении к флоре большей по размеру территории — это **насыщенность** этой территории видами (сосудистых растений). Ряд вырастающего богатства флор с увеличением территории вплоть до всей Земли — это и ряд **недонасыщенности флор** любых меньших территорий. **Недонасыщенность природных флор** (сосудистых растений) **на Земле — всеобщее явление.**

4. Богатство и оригинальность флор. Богатство (или бедность) флор обсуждаются ботаниками уже очень давно. Для ботаников, работавших в Европе, истина, что средиземноморские флоры богаче средневропейских тривиальна уже не менее чем 3 века. И А. фон Гумбольдт и Й. Скоу, но и К. Вильденов, Й. Валенберг, О.-П. Декандоль (отец) использовали и пытались объяснить показатели богатства флор. О.-П. Декандоль, впервые предложивший схему крупных флористических регионов Земли, исходил при этом из показателей богатства и особенностей распределения видов по семействам в разных районах Земли. Й. Скоу хорошо знал, что в Европе богатство флор растёт к югу (до Средиземноморья), но затем — резко уменьшается в пустынях Северной Африки. Валенберг объяснял различия в богатстве флор преимущественно климатическими и почвенными различиями территорий (сейчас мы говорим — экологическими различиями), и идеи Валенберга оказали большое влияние на ботаников, работавших 150–200 лет тому назад. Образцы использования показателей богатства флор для выяснения истории флор дали ещё в середине 19 века Э. Форбс и Д.Д. Гукер-сын.

Наконец, А. Декандоль-сын в своей сводке «Основания географии растений» целую главу посвятил показателям видового богатства во флорах. Очень важно, что в отличие от теории ареала или глав, где анализируется состав крупных таксонов, особенно семейств, в раз-

ных флорах, Декандоль в этой главе не формулирует правил или «законов», а с многочисленными оговорками описывает некоторые результаты своих подсчётов. Их изложение, не вполне точное, есть в сводах Е.В. Вульфа, а ниже я пытаюсь сделать это более полно.

Декандоль затрагивает в этой главе многие закономерности изменения богатства флор:

1. «Абсурдно сравнивать в отношении числа видов области, не сходные по размерам. Ибо — при увеличении территории богатство флоры увеличивается, и, одновременно, увеличивается изменчивость пропорций чисел видов, родов и семейств. Богатство поэтому возрастает неравномерно, но удельное богатство (на долю площади) падает как в отношении пропорций видов в семействах, так и родов в семействах, и видов в родах. Вероятная причина того — различие ареалов таксонов разного ранга. Как раз, бедность северных стран и пустынь Африки объясняется обширностью ареалов большинства видов. Богатство же флор Южной Африки или Бразилии связано с ограниченными ареалами видов, быстро сменяющих друг друга в пространстве. Следовательно, вообще количество видов (собственно богатство) — результат не только наличия или отсутствия видов, но и обширности их ареалов».

Эти рассуждения А. Декандоля сильно повлияли на А.И. Толмачёва в его представлениях об элементарных флорах.

2. «Различие в богатстве флор более весомо, когда мы сравниваем страны целиком, на больших площадях, чем тогда, когда мы сравниваем небольшие территории тех же стран (примеры с Францией и Швецией)». «По теории, чем меньше размеры территории, которые мы сравниваем, тем более сходно их богатство (причём, независимо от широты). Но на практике мы убеждаемся, что чем меньше территория, тем более влияют на разницу в богатстве местные почвенные условия». (На деле — пестрота экотопов вообще.)

Эти очень важные положения совершенно справедливы. Первое из них можно назвать **I-м постулатом Декандоля-сына**, второе — **правилом Валенберга** (который его и доказал впервые для бедных флористически стран).

3. «Если мы сравниваем не маленькие, но обширные территории, то на сходных по размерам территориях нельзя не заметить увеличения богатства от полюса к экватору. Правда, увеличение это не всегда равномерно: так оно очевидно для Европы или США, но да-

лее — или из-за сухости климата, или по иным причинам — богатство может падать».

Это — **правило Вильденова-Скоу**.

4. «Сравнение богатства крупных регионов Земли (например, Северной Америки и равновеликой части Старого Света) не всегда возможно полностью объяснить, так как в разных регионах богатство определяется разными причинами (направление горных хребтов, сухость климата или иные физические причины, историко-геологические причины)».

Это совершенно справедливое суждение можно назвать **II-м постулатом Декандоля**.

5. «На островах, размеры которых очень малы, флора — бедна. Особая бедность некоторых малых островов объясняется рельефом, иссушением, отсутствием защиты от ветров. Острова, удалённые от материков (**кроме арктических!**) имеют меньшее богатство, чем территории того же размера и с теми же условиями на материках или более близких к ним крупных островах». Но — кроме самых маленьких.

Декандоль объясняет это тем, что на малых островах сказывается та же потеря видов, как и на малых территориях материков, но, вдобавок, флора островов труднее восстанавливается при нарушениях. **Вообще говоря, это — не вполне справедливо.**

Эти закономерности можно назвать **правилом Д. Гукера-сына**, который хорошо знал островные флоры и правильно интерпретировал закономерности их богатства.

Положение об особой бедности настоящих океанических островов (например, Гавайев) — одно из ключевых положений теории островных флор, но правильное объяснение ему весьма затруднительно.

6. «На обширных островах вблизи материков или крупных островов, богатство видов не отличается от равных территорий на материках».

Это **III-й постулат Декандоля**, который в общем виде правилен, но — далеко не для всех крупных островов. Часть таких островов заметно богаче аналогичных территорий на материках вблизи них, часть — заметно беднее.

7. Подводя итоги, Декандоль отмечает, что «в общем, и на материках и на островах действуют одновременно многие различные причины, определяющие богатство флор. Это и современные условия, но

это и причины, связанные с прошлой историей Земли; и, при этом — исторические не менее разнообразны и значимы, чем первые».

Не возможно не восхищаться тем, как глубоко и осторожно работал Декандоль. То, что изложено нами выше от лица Декандоля, вполне корректно и ныне. Это — прямая противоположность правилам (законам) теории ареала, где обилие данных (и мало оправданный статистический подход к ним) подвело Декандоля. Отметим, что когда позднейшие биогеографы понимают закономерности богатства флор огрублённо, слишком прямо, это не может не вызывать протеста.

Позднее немало крупных флористов по разным поводам оперировали показателями богатства флор (это и Д. Гукер, и Аса Грей, и Энглер, О. Друде, Ш. Флао, Л. Дильс, а у нас К.А. Мейер, А.А. Бунге, И.Г. Борщов, А.Н. Бекетов, А.Н. Краснов, В.Л. Комаров, П.Н. Крылов). Но заметного прироста в теории богатства флор — не было. Во многом это объясняется широким проникновением в географию растений и фитоценологию экологических идей.

В своих работах по богатству видов на разных участках альпийской «зоны» и в сообществах альпийских растений П. Жаккар в 1902 г. именно в этом духе формирует «законы» изменения богатства. Законы эти взаимно дополняют друг друга, и их три: «1) богатство флоры какой-либо территории альпийской зоны прямо пропорционально разнообразию экологических условий; 2) богатство флоры — это функция его пространства, хотя увеличение числа видов не пропорционально увеличению территории; 3) количество видов на одинаковых территориях изменяется в зависимости от их конфигурации». Жаккар исследовал и богатство флор островов (1908). И здесь он формирует «закон»: «При равенстве территорий острова имеют меньшее богатство, чем части близлежащих материков, причём количество видов в одних и тех же родах на островах вдвое меньше, чем на равных им участках материков».

Легко видно, что данные Жаккара — весьма частные, более того, «законы» — очень грубы, и во многом неточны. Достаточно вспомнить, что на Мадагаскаре 8 видов баобаба, а на равнинной территории Африки (да и вообще в Тропической Африке — всего один). Мы знаем и то, что только в ряду включённых флор можно говорить о том, что богатство — функция занятого пространства (но не только его).

В числе подобных исследований в 20-х годах XX века появились работы замечательного финского ботаника А. Палмгрена. Он рабо-

тал в чрезвычайно интересном районе (Аландский архипелаг, тысячи островов и шхер, очень молодая территория), но работал очень тщательно, детально исследуя состав флоры в связи с рельефом, топографией, удалённостью островов друг от друга, в связи с жизненными формами видов, приспособлениями для расселения диаспор и т.д. Палмгрен подтвердил, что для территорий определённого размера при некотором равенстве условий характерен определённый **уровень богатства флоры, которое увеличивается не прямо пропорционально с увеличением площади**. Именно он впервые показал, что при расширении площади увеличение числа видов постепенно затухает (выходит на плато), а затем — может снова нарастать резко. По этим данным он сделал вывод о предельной ёмкости территорий (небольшой размерности), которую он объяснял отсутствием свободных мест. Но всего важнее то, что Палмгрен понял причины и количественно доказал, что важным фактором, определяющим богатство (и состав) флор, является — **случай**, который связан с правилом первопоселенца на тех или иных местообитаниях (ограниченных по площади), которые могут быть заняты случайно одним из видов, близких по экологии (компенсаторных). Даже одно такое местообитание может быть предпосылкой для наличия какого-либо вида (а чаще одного из группы разных видов), и отсутствие какого-либо вида нельзя считать следствием отсутствия подходящего местообитания (оно может быть занято другим). Даже названия работ Палмгрена свидетельствуют о том, как многогранно он работал («Удалённость — как ботанико-географический фактор»; «О числе видов и площади, а также о составе растительности»; «Число видов — как ботанико-географический фактор»; «Случай и вековое поднятие суши — как ботанико-географические факторы»; «Случай — как элемент географии растений»). Палмгрен, исходя из своих данных, пытался найти минимальную площадь выявления флоры (Minimumareal), на которой бы выявлялась в основном флора и более обширных территорий. Работы его сильно повлияли на А.И. Толмачёва.

В 1933 г. Е.В. Вульф по заказу Н.И. Вавилова написал сводку «Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов». Сейчас фактические данные этой сводки устарели, а теоретически эта сводка — мало оригинальна. Вульф попытался наметить важнейшие закономерности распределения богатства флор, обобщая и данные Декандоля, и бо-

лее поздних авторов. Здесь подчеркнуты и приуроченность богатых флор к горным территориям, и связь богатства флор с большей продолжительностью истории (обсуждавшиеся ещё Д.Д. Гукером в ввводном томе «*Flora indica*»). Неверное утверждение Вульфа, что в Европе богатство флор падает от запада на восток, возможно, связано с А. Гризебахом.

Однако работа Вульфа сыграла важную роль, побудив А.И. Толмачёва, в это время работавшего над теорией элементарных флор, написание крупной работы «О количественной характеристике флор и флористических областей» (1941). Толмачёв показал, что Вульф постоянно нарушает в сравнениях основные правила Декандоля, но, главное, постарался продемонстрировать новые возможности, полученные при анализе элементарных флор. В работе Толмачёва два важнейших методических вывода: 1) «Количество видов в элементарных флорах — должно рассматриваться как единые для всей поверхности Земли показатели богатства флор» и 2) «Первостепенной важности чертой каждой области является разнообразие её флор, степень изменчивости их в пространстве». Т.е., флористическая область должна характеризоваться не одним количественным показателем, но рядом таковых (в том числе — показателями богатства элементарных флор). В последующих работах «Богатство флор как объект сравнительного изучения» и «О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара» (1970) А.И. Толмачёв вновь призывал работать с конкретными флорами, хотя сам нередко оперирует данными и по крупным (и даже неестественным, административно отграниченным) территориям.

Свобода от собственных догм, свобода мысли — черта всех выдающихся ботаников. И хотя Толмачёв продолжает утверждать, что основной показатель богатства флор — богатство элементарных флор, но фактических данных по элементарным флорам всё же мало, а изучены они преимущественно в самых бедных флористически регионах (Голарктики).

Примерно три десятилетия после опубликования основных работ А.И. Толмачёва, в том числе и его популярного цикла лекций по географии растений, многочисленные последователи А.И. Толмачёва в СССР и России сильно увеличили как объём фактических данных по богатству элементарных флор (особенно в Арктике, но и в таёжной зоне, в меньшей мере — в южных районах — степи, пустыни, горы

Кавказа и Средней Азии), так и объём математико-статистических построений на базе известных данных, как по составу элементарных флор, так и особенно — по составу флор более крупных территорий.

Особенно много работ опубликовал Л.И. Малышев. В них параметры богатства флор он пытался рассмотреть и в зависимости от площади выявления флоры, и в зависимости от разнообразия условий обитания, а также — от особенностей флорогенеза на тех или иных территориях. Малышевым была разработана схема количественного анализа флор по трём параметрам — **уровню видового богатства, пространственному разнообразию флоры и степени изученности** (репрезентативности выборки данных) по тем или иным территориям. Методы подобного анализа отработывали также В.М. Шмидт и Б.И. Сёмкин, благодаря которым был значительно более глубоко вскрыт биологический смысл многих обычных статистических методов обработки материала.

В работах Малышева богатство флор оценивалось преимущественно в сравнении с уровнем, определявшимся пересчётами на стандартную площадь (т.е. моделированием на основе некоторых сумм данных уровня удельного богатства). Он же попытался (не очень удачно, в виду недостатка материалов) дать картосхемы, отражающие изменения уровня богатства (и ряда других количественных показателей, связанных с богатством) на обширной территории бывшего СССР. К сожалению, сам процесс моделирования в этом случае был основан на **очень усреднённых величинах**, а, следовательно, — практически не учитывал **факторы «случайных» распределений** (основанных именно на компенсаторных, а не только викарных или массово-групповых распределениях видов).

Но, справедливости ради, следует сказать, что подобные же работы за рубежом были основаны и на меньших объёмах фактического материала, и на более грубых методически приёмах сравнения. В них практически никогда не учитывалась разница в подходе к сравнению флор у различных исследователей, принимавших разную концепцию видов (и комплексов рас — гибридных, агамных и т.д.).

Флоры практически никогда не дифференцировались на аборигенную и антропогенную фракции. Тем более, были и трудности оценки разнообразия ландшафтов (и местообитаний видов в них), практически непреодолимые для ботаников, сравнивающих флоры на крупных территориях. Именно поэтому в математико-статисти-

ческих обработках данных по богатству флор, в сущности, не было получено каких-либо новых фактов, которые бы могли повлиять на коренной пересмотр тех теоретических построений, что были, в основном, выяснены ещё в XIX веке.

Рассмотрим же и мы ряд материалов, характеризующих богатство флор различных территорий, и попытаемся прокомментировать их. В дальнейшем изложении мы будем называть **богатством флоры** — **абсолютное значение количества видов на данной территории** (причём, видов *сосудистых растений* или даже только видов *цветковых растений*). **Удельным богатством** мы будем называть **расчётную величину количества видов на определённую единицу площади** (всегда — конкретную для той или иной территории, а не усреднённую для каких-либо более крупных территорий).

Следует сразу же отметить, что **богатство флоры**, которым мы оперируем, вынужденно **неполное**, так как мы оперируем данными только по сосудистым растениям (а иногда, для тропических стран — и только по цветковым растениям). Доля же неполноты богатства может быть очень различна.

Так, например, подсчёты по территории Коми Республики и Ненецкого автономного округа В.А. Мартыненко с соавторами показали, что число водорослей (не на уровне видов, но на уровне экологических и географических рас), лишайников (изученных здесь, пожалуй, неполно), мохообразных — превышает число видов и рас сосудистых растений (неполнота флоры, таким образом, — более 55%). Для Воронежской области, где очень неполно изучены лишайники, неполнота флоры составляет примерно 40%. Для территории Монголии — неполнота богатства флоры оценивается нами примерно в 45–48%. Такие, очень значительные доли неполноты богатства, сильно затрудняют оценку тех величин, которые А. Паллгрэн называл «пределной ёмкостью территорий», ведь значительное количество видов лишайников и мохообразных, безусловно, играют важную роль в освоении и удержании на длительный срок многих типов местообитаний на суше, а водоросли, безусловно, более значимый компонент в акваториях, чем сосудистые растения.

Табличные данные, которыми мы пользуемся ниже — весьма различны (см. *Приложение*). Часть их — точные подсчёты или пересчёты (оригинальные или по данным авторов, которым можно, безусловно, доверится), а часть — это экспертные оценки на базе различных по

полноте сведений. Я пользовался и некоторыми сводными работами, но, как правило, после проверки хотя бы части исходных данных.

Рассматривая собранные данные в целом, следует сразу же подчеркнуть, что **сравнение любых флор (в рамках одной размерности) весьма информативно и в отношении их богатства, и не менее правомерно, чем сравнение элементарных (конкретных) флор**. Представляется необходимым **отвергнуть** и осторожные ограничения А. Декандоля (см. II-й постулат), а тем более, категорические запреты более поздних авторов (в том числе А.И. Толмачёва) **в отношении сравнения богатства флор континентов** (и крупных субконтинентальных выделов).

Во всяком случае, для трёх континентов мы имеем вполне сравнимые данные по богатству флор (см. *Приложение*). Уровень богатства флоры Европы (без Кавказа) и флоры Северной Америки (без Мексики) вполне сравним. Площадь Северной Америки почти вдвое превышает площадь Европы (до Уральского водораздела), и флора Северной Америки чуть меньше чем в два раза, богаче. Но, если мы присоединим к Европе равновеликую площадь от Турции и Кавказа до гор Средней Азии на юге и от Урала до Западного Алтая, то эта часть Евразии (Западная Евразия) будет иметь флору немного богаче, чем Северная Америка (примерно на 1 000–1 200 видов). В сущности, богатство этих флор вполне одинаково (и увеличением территории на тех же широтах в Азии примерно вдвое — мы это легко доказываем). Хотя, совершенно ясно, что дело здесь не только и не столько в площадях территории, но — в близкой системе зональности, хорошей секторности и наличии и там, и там мощных горных систем (вне зависимости от их ориентации), и при этом, ещё и в общих корнях флор, заселяющих оба континента.

Площадь очень удалённой от Европы Австралии примерно на четверть меньше, а богатство флоры примерно равно (и уж, конечно, вполне сравнимо). Ведь стоит только исключить в Европе её беднейшую четверть (при этом будет потеряно около 500 видов), и уровень богатства флор — практически сравняется. Однако учтём при этом, что в центре Австралии, в отличие от Европы — около 1,5 млн. км² флористически весьма бедных пустынь Эремеи (флора которых, однако, очень своеобразна, оригинальна), а ведь это почти 20% территории континента. Значит, уровень богатства флоры Австралии в целом всё же выше, что связано, главным образом, с более резкой

дифференциацией флор (и это показали подсчеты Бёрбридж ещё более чем 40-летней давности!). И эта дифференциация связана с тем, что часть Австралии — это всё же тропики, чего в Европе нет. Но, с другой стороны, именно резкое отличие флоры Северо-Восточного Квинсленда от остальных флор Австралии позволяют мне считать, что эта замечательная территория — безусловно, относится к Палеотропису, а не к Австралийскому флористическому царству! И новые данные по флоре Новой Гвинеи позволяют считать, что здесь проходит граница двух царств (да ещё и в своеобразном варианте Древнеокеанического подцарства Палеотрописа). [Более подробно — в главе о Флористическом районировании.] В этом случае — большее богатство континента Австралии вполне понятно, хотя как собственно показатели богатства, так и расчётные показатели удельного богатства Австралии лишь немногим выше, чем в Европе.

Богатство флор субконтинентальной размерности (2,2 млн. км² и более) также вполне сравнимо (см. *Приложение*). Конечно же, богатство растёт с увеличением площади, а удельное богатство — падает. Но эти тенденции не могут не изменяться в связи с глобально-климатическими различиями. Совершенно ясно, что флоры тропиков (и особенно экваториальные) — более богаты, а умеренные флоры — беднее. Особенно же бедны — настоящие пустынные флоры и флоры холодно-умеренные (в случае резкой континентальности, как это явно видно на примере Якутии, — почти приближаясь к субтропическим пустыням). Следует отметить и то, что показатели удельного богатства для крупных территорий — сильно огрубляют реальную картину (сравним, например, цифры по Китаю и Аргентине).

В рядах включённых флор (см. *Приложение*) совершенно отчётливо видна недонасыщенность флор на всех континентах. Богатство неравномерно падает с уменьшением площади выдела, а удельное богатство при этом — неравномерно (и иногда особенно резко) растёт. Очень высокими показателями богатства на территориях от 14 до 7 тыс. км² характеризуются некоторые участки Балканского полуострова, Кавказа, Закавказья, средиземноморской территории Израиля, несколько меньшими — ряд районов гор Средней Азии и Калифорнии. Но совершенно особая концентрация богатства флоры на подобных участках характерна для Капской страны.

В данных же по флорам региональной размерности на разных континентах (см. *Приложение*) значительно больше показателей бо-

гатства, которые невозможно объяснить без детального анализа состава флор. Но следует отметить далеко не ясный смысл показателя удельного богатства. Безусловно, он связан, в первую очередь, с размерами территорий (и возможно, с ёмкостью территорий), но не прямо (и далеко не отдельно) с разнообразием ландшафтов и типов местообитаний. Почти наверняка эти данные — следствие неполноты анализа флоры (без водорослей, лишайников и мохообразных), но немаловажно при этом было бы учитывать и особенности флорогенеза на данных территориях, которые нельзя доказательно обнаружить при анализе только богатства.

Конечно же, в Европе (а, в общем, и во всей Голарктике) богатство флор растёт к югу, кроме резко аридных или резко континентальных стран. В Западной Европе можно ясно видеть некоторый подъём богатства флоры близ Атлантического океана, а также — в горных странах, затем некоторое снижение богатства региональных флор (в одной широтной полосе) к Волге и за Уралом, в то же время, в Западной Азии мы видим скорее повышение богатства по сравнению с Западным и Центральным Средиземноморьем (но связано это с большей площадью и пестротой горных хребтов и массивов). Далее, на створе горных стран Средней Азии, Афганистана и отчасти пригималайских территорий мы наблюдаем вновь некоторое обеднение, но оно в целом компенсируется за счёт очень протяженного меридионального створа горных хребтов и массивов от Алтая до Гималаев. В то же время, на северных пространствах Западно-Сибирского сектора наблюдается очень резкое обеднение флор по сравнению с Восточной Европой. В резко континентальном Центральносибирско-центральноазиатском створе (секторе) даже при значительном развитии горных хребтов — обеднение видно на всём протяжении от Таймыра до южных окраин Вэйцзяна (Тибетского поднятого плато). Южнее, начиная от Атлантики через Сахару, Аравию до предгорий Гималаев богатство растёт к востоку, а западные аридные флоры — очень бедны.

При анализе флоры островов получаем полное подтверждение закономерностям, отмеченным Декандалем. Достаточно крупные острова (см. *Приложение*) либо существенно богаче, либо равновелики по богатству флоры сравнительно с равными участками континентов (Мадагаскар, Новая Гвинея, Калимантан и Суматра, Большие Антилы — по сравнению и с Северной Америкой, и с наиболее близ-

кими частями Венесуэлы, а может быть и Мексики). Даже Гренландия (если взять расчёт лишь по непокрытой ледником суше) богаче и соответствующих территорий Арктики Канады или Европейской тундры. Более того, и относительно не крупные острова во внутренних морях близ материков могут быть богаче по флоре — Готланд и Эланд, Хийумаа на Балтике, Корсика и Сицилия, а также Тасос и Самотраки в Средиземье, Сокотра и Тайвань — примеры тому. Большинство же арктических островов (кроме о. Врангеля), ряда архипелагов с небольшими островами близ Америки или Европы, даже в Средиземье — беднее, а бедность многих островов в тропиках Океании, да и в Атлантике — поразительна. На этом фоне очень интересны более богатые Гавайи и Макаронезия (примерно равные по площади, но не по положению). Богатство их практически одинаково, хотя структура флоры очень различна. Сравнимы с ними и отношения на Маскаренах. Именно при анализе флор островов мы получаем важные факты особой концентрации богатства в немногих регионах Земли. Это все Антильские острова, острова Западной части Индийского океана от Сокотры до Комор, и это полоса богатых островов Азии от Японии до Новой Гвинеи и Новой Каледонии. Все они сопровождаются не всегда совпадающими по широте участками сильного обогащения флор на континентах, как правило, несколько более южного положения (кроме Южной Азии).

Очень закономерны и данные по флорам высокогорий, к сожалению, неполные. Легко объясняются и здесь многие отклонения (так, богатство Украинских Карпат — это следствие их субальпийского положения, относительная бедность высокогорий Восточной Африки или Дуссе-Алиня — следствие малых размеров территорий).

Уже на примерах естественных флор небольшой размерности мы видим значительное сближение уровней богатства (со вполне объяснимыми отклонениями). Даже флора Лагоа-Санта особо богата, видимо из-за пограничного положения (на границе очень высокого ранга). Границы крупных выделов в тропиках, видимо, не сопровождаются падением числа видов, в отличие от ряда зональных рубежей в Голарктике. По небольшой серии примеров локальных флор мы можем судить о возможном сближении пределов богатства вне зависимости от региона и зоны (на это указывал и А.И. Толмачёв). Очень интересна цифра пробы флоры с площади 3,2 км² в штате Теннесси. Территория не урбанизованная, богатство — 610 абориген-

ных и 123 адвентивных вида. Между тем, флора Теннесси (главным образом, южной части Аппалачской провинции) не является особо богатой (немногим более 2 100 видов на 109 тыс. км²). И подобные же примеры высокой концентрации видов в Восточной Европе (национальный парк Кемери — 705 видов; знаменитые Лужки, участки Курского заповедника) не связаны со сколько-нибудь выдающимся богатством флор данных регионов высокого ранга. Но, главное, они не могут быть расценены и как показатели малого разнообразия подобных выделов в более крупных регионах (например, Московской, Тульской и Рязанской областей или всей Прибалтики).

Следовательно, в условиях более богатых флор никакого преимущества анализа богатства именно элементарных флор перед анализом крупных (равновеликих) флор мы не имеем. И, строго говоря, весьма затруднительно использование и подобных, весьма неравноценных данных, для частных задач районирования (а ведь не только районирование — цель флористики).

Ещё один, и более общий вывод. *Судя по уровню богатства, флоры в высшей степени — индивидуальные объекты (они уникальны, как уникален каждый вид)!* Уникальность (индивидуальность) флор наиболее заметна именно в качественных показателях оригинальности флор.

Оригинальность флоры — это не разница в числе видов, по сравнению с иными флорами, это и не различия в структуре флоры, которая всегда различна в любых двух флорах. Это — важнейшие качественные отличия флоры, набор важнейших (но не всех) её дифференциальных видов. Главным показателем оригинальности является эндемизм. Уже по определению эндемичные виды (эндемики в собственном смысле слова) — **виды, растущие только на данной территории в современный период развития флоры Земли.** Поэтому, несмотря на то, что одни из них могли и возникнуть на данной территории, а другие — возникнуть и где-то за её пределами, но сохраниться ныне только на данной территории, и те и другие отличают данную современную флору (и биоту). Эндемики могут быть различны по рангу таксона. Всё это, конечно реальные виды, но ранг их может изменяться от расы до вида — представителя монотипного семейства.

Эндемизм изучался очень давно, но закономерностей, хорошо сформулированных, — почти нет. Все понимают, что ранг эндемика

важен для расшифровки истории флоры, используют ранг эндемизма для флористического районирования на высоком уровне, но, как это ни странно, — нередко отказываются считать эндемизм показателем элементарной флоры. При этом обычно ссылаются на бедность флор, и на то, что элементарные флоры и без эндемиков можно различать по структуре. Но мне думается, что именно для ограничения сколько-нибудь оригинальных элементарных флор необходимо использовать явления эндемизма (конечно, ранга рас, редко более обособленных видов). Ведь эндемизм биот — всеобщее явление для любых регионов Земли. Эндемики есть и в Арктике, и в бедной северной тайге, и на молодых территориях эрратических областей.

Богатство и оригинальность (хотя бы в доле эндемизма) флор — не прямо связанные явления. Конечно, количество переходит в качество, но по-разному на территориях разной размерности, и разных по особенностям эволюционного процесса. Эндемизм хорошо проявляется и на территориях большого размера (где он нередко прямо связан с богатством). Но он может быть ярко выражен на небольших территориях (островных, горных — по сути, тоже островных), зачастую очень бедных. Но он может быть сильно развит и на обширных территориях с очень бедной флорой (пустынных, арктических).

Эндемизм сильно возрастает там, где, кроме нормы естественного отбора в крупных популяциях, начинают действовать либо эффекты «волн жизни», либо гибридизация и обособление агамных комплексов. Одним из мощнейших механизмов быстрого обособления эндемиков является эффект «дрейфа генов» в малых популяциях, проявляющийся особенно в островных (и аналогичных им) биотах, но также при осложнённом катастрофическими сменами условий заселении молодых территорий. Более того, он возрастает в богатых флорах тропиков и субтропиков в связи с избыточным богатством всех компонентов биоты, с обилием экологически-равноценных (компенсирующих) видов, особи которых потому и не столь многочисленны в этой «гуще жизни». Есть и иные эволюционные явления, сильно влияющие на уровень эндемизма.

Но в целом, — *эндемизм присущ флорам всех регионов Земли.*

Кстати, значительно большие трудности при вычленении элементарных естественных флор мы имеем в случае, когда эндемики многочисленны! И районирование здесь очень затруднено. Именно поэтому, в отличие от стадиального анализа флор, где важнейшую роль

при определении возраста играют **палеоэндемики**, для обособления элементарных флор и определения ранга флористического выдела — особенно важны **неоэндемики** (причём, заведомо возникшие в данной флоре). Для большинства типов флор, где по-разному сочетаются автохтонные и миграционные элементы, именно благодаря неоэндемизму возможно и вычленение элементарных флор и ранжирование флористических выделов большой размерности.

Но есть флоры почти нацело реликтовые, остаточные от более богатых флор, развитых ранее на больших территориях (скажем, флора острова Святой Елены). Именно здесь особенно трудно оценить оригинальные черты флоры (и говорить об элементарных флорах).

Конечно же, и неоэндемики, лишь сохранившиеся на какой-либо территории, но возникшие на иной, более обширной и при этом — недавно, да и палеоэндемики — все они тоже определяют оригинальность флор. Лишь использование их затруднительно (требует детальных анализов). Кроме эндемиков, в число элементов, определяющих оригинальность флоры, входят также те из географических элементов флоры, которые строго отличают её от всех соседних флор. Как правило, это **реликтовые типы**, хотя и не обязательно. И те дифференциальные виды, которые относятся к экологическим элементам флоры, свойственные соседним флорам (но именно в них и не встреченные) — тоже составляют оригинальную часть флоры. Но, повторю, никакие пропорции или особенности спектров (структуры) флоры не могут быть показателями её оригинальности.

Конечно, при структурном анализе флоры могут быть получены характеристики, во многом отражающие (но и затушевывающие) и богатство и оригинальность флор. Состав многих флор на обширных территориях достаточно близок, чтобы сравнивать реальную общность видового состава, и поэтому получать общие (и характерные) для какой-либо группы флор особенности структуры. Не следует, правда, забывать, что доля сосудистых растений — это не вся флора. Ведь многие низшие растения обладают иными (более обширными) ареалами, это иные экологические типы, они могут сильно изменить любой таксономический спектр. И структура без них неполна. Правда, доля эндемиков из низших растений во флорах невелика, а значит, этот важный показатель оригинальности изменится в наименьшей степени, чем богатство, уровень общности или любая особенность структуры элементов.

Глава 4. УЧЕНИЕ О ФЛОРИСТИЧЕСКОМ РАЙОНИРОВАНИИ (или флорография)

Обобщением огромного количества фактов, отражающих распространение растений по Земле, распространение типов растительности (и формаций), а также распределение флор — является районирование Земного шара по ботаническим признакам. Принципы его могут быть различными (и мы различаем в районировании по ботаническим объектам и признакам несколько типов районирования). Это **флористическое районирование**, когда мы оцениваем территории по признакам их населяющих флор, а границы уточняем по границам ареалов видов, родов и семейств, но также и по составу флор. Это **геоботаническое районирование** (нескольких различных вариантов), когда в основе районирования — характеристики растительности, и, прежде всего, площади, занимаемые теми или иными синтаксонами (или комплексами растительности); и, наконец, это **ботанико-географическое районирование**, когда мы, в основном, характеризуем выделы районирования по характеристике комплексов растительного покрова (разного ранга и размерности), по соотношениям и характерным чертам зонального, меридионального (или секторного) и высотного-поясного распределения комплексов растительного покрова, но, нередко, и с учётом некоторых важнейших флористических показателей — богатства, оригинальности и состава флор по элементам. Все эти типы районирования — лишь грани единого комплексного районирования по ботаническим объектам, которое создаётся уже многими поколениями ботанико-географов.

В ботаническом районировании Земли обычно применяют несколько иерархически соподчинённых единиц разного ранга. Так, элементарные флористические **районы** — территории, на которых предполагается достаточно полное совпадение всех основных сообществ (в разных ландшафтах) и практически полное совпадение всех основных показателей состава флор. Как правило, этим территориям свойственен эндемизм очень низкого уровня — расовый (подвиды, реже виды). Районы с близкими по составу флорами и, в основном, схожими сообществами одинаковых типов растительности объединяются в **округа**. Округа всегда должны иметь достаточ-

ное своеобразие флоры (набор эндемичных видов, реже родов). Для округов, которые относятся к одной **провинции**, характерно наличие общего набора типов растительности, но и наличие самобытных сообществ (и синтаксонов) в части типов, высокий видовой эндемизм, частью общий для всех округов провинции, наличие эндемичных родов растений, также общих для большей части территории. Провинции объединяются в **области** по высокому эндемизму родов (иногда и наличию эндемичных семейств), по наличию специфических (эндемичных) формаций растительности (иногда типов), наконец — по развитию нескольких элементов флоры (кроме эндемичных), свойственных либо только этой флоре, либо небольшому числу флор. Области же объединяются в высший синтаксон (выдел) — **флористическое царство**, или **царство флоры**. Царства отличаются друг от друга не только высочайшим эндемизмом (на уровне семейств, родов и видов), но и в основном — совершенно самобытной флорой и растительностью (все типы растительности представлены, как правило, иными формациями и, безусловно, более низкими синтаксонами), и, наконец, царству свойственен обязательно какой-либо самобытный, нигде более не развитый флористический комплекс единого происхождения.

Необходимы оговорки, что это районирование — прежде всего, суши, а также островов океана. Для акваторий (по составу альгофлоры, в том числе, планктона — особенно) районирование иное. В этом случае даже макроводоросли (и особенно «морские травы») — непригодны (может быть, кроме Саргассового моря). Но острова, даже с очень бедной и заносной флорой — входят в крупные выделы.

Флористические царства Земли

Обычно мы считаем, что есть 6 флористических царств на Земле: Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Южноафриканское, Австралийское и Голантарктическое (в пределах, разумеется, суши). Царств в океане, в сущности, лишь три: Северо-океаническое, Тропико-океаническое и Южно-океаническое (но возможно выделение в составе Тропического — ещё и Тихоокеанского царства). Иногда и царства флоры суши объединяют в 3 крупных выдела — голарктическую группу царств (1), тропическую (2) и нотальную (или южную) группу (3). Для некоторых (особенно крупных)

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ЦАРСТВА И ПОДЦАРСТВА ЗЕМЛИ

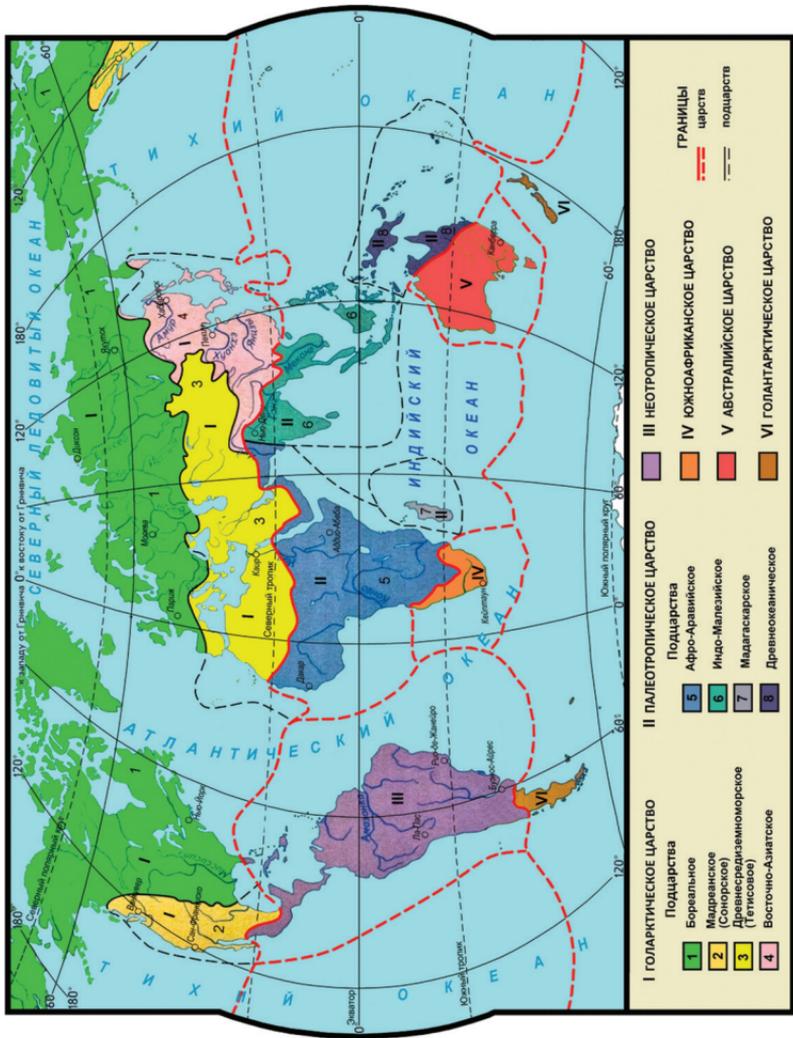


Рис. 2. Флористические царства и подцарства Земли (по: Камелин, 2017а).

царств мы принимаем ещё и выделение **подцарств** (единицы выше областного ранга) (рис. 2).

Есть ряд систем районирования, доведённых до уровня областей. Среди них районирование А.Л. Тахтаджяна (1978), преимущественно флористическое, очень хорошо обоснованное в специальной монографии. Существенно отличается районирование А.И. Толмачёва (1974), практически не объединённое в текстах, но, в общем, тоже скорее флористическое. Районирование Е.М. Лавренко (1962–1970) охватывает, главным образом, Евразию, оно хорошо обосновано и принципиально ботанико-географическое.

Начнём наш обзор с **Неотропического флористического царства** (Неотропис). Это — одно из двух флористических царств Земли, в которых сосредоточено разнообразие собственно тропических видов сосудистых растений. Занимает территории юга полуострова Флорида, Южной Мексики, Центральной Америки, Большие и Малые Антильские острова, Багамские, Бермудские, Галапагосские острова, ряд других островов в Тихом и Атлантическом океанах, в том числе на юге — до островов Хуан-Фернандес, а также большую часть материка Южной Америки до 37–38° южной широты в Чили и 33–34° южной широты в Аргентине (рис. 3). Это царство, наряду с Австралийским, пожалуй, наиболее изолированное от всех остальных (имеет контакт или близкое соседство лишь с двумя другими царствами), причём контакт с одним из царств (Голарктическим) относительно недавний. Общее богатство флоры этой своеобразнейшей меридионально вытянутой территории — не менее 80 000 видов.

В **Карибской области**, занимающей северную его часть, не менее 30 000 видов (только флора Кубы насчитывает около 7 000 видов), в небольшой **Ориноко-Гвианской области** — не менее 10–11 000 видов, в **Амазонии** — не менее 25 000 видов, в области **Бразильского нагорья и Гран-Чако** — не менее 25 000 видов, в тропических **Андах** (от Мексики до границ Аргентины!) — число видов более 10 000. Все эти территории очень богаты эндемиками.

25 семейств цветковых растений либо эндемичны, либо почти эндемичны для этого царства. Число эндемичных родов — огромно. Эндемичны, например, канновые (гигантские травы), маркгравиевые (5 родов, 108 видов — лианы и травы с яркими прицветниками,

родство чайных), нолановые (близкие к *Solanaceae*), циклоцветные (близкие к пальмам), геликониевые, кариокаровые и др.

Своеобразный неотропический элемент лучше всего представляют некоторые не строго эндемичные крупные семейства. Очень богато представлены кактусовые (но, конечно, не эндемичны; не только Северная и Южная Америка, но и род *Rhipsalis* — Африка и даже до Цейлона), бромелиевые (тоже 1 род есть в Гвинее — *Pitcairnia feliciana*). И богато развитое в Южной Америке семейство рапатиевых тоже имеет один эндемичный род в Западной Африке (*Maschalocephalus* в Либерии). Очень богато представлены *Marantaceae*, *Melastomataceae*.

Разумеется, в тропиках Америки много семейств, свойственных и всем тропикам (*Annonaceae*, *Laugaceae*, *Piperaceae*, *Euphorbiaceae*, *Bombacaceae*, *Myrtaceae*, *Sapindaceae*, *Passifloraceae* и др.). В Южной Америке очень богато представлены пальмы (чуть менее половины видов семейства, т.е. значительно более 1 000, много эндемичных родов). Все виды рода *Cocos* (кроме кокосовой пальмы, распространившейся, видимо, с культурой) — эндемичны для Южной Америки. Эндемичны роды маврикиевой пальмы (*Mauritia*), фителефас (растительная «слоновая кость»), атталя, эвтерпа и многие другие. Изумительно богатство орхидей — многие тысячи видов (только в Колумбии насчитывается до 5 500 видов, в Перу — более 3 000 видов). Очень богато представлены ароидные, со многими полиморфными эндемичными родами (*Anthurium* — более 500 видов, *Philodendron* — более 200 видов, *Monstera* — до 200 видов и т.д.). Богато представлены все семейства «бобовых», губоцветные (около 300 видов шалфея, в т.ч. практически низкие деревья до 17 м высотой!), сложноцветные (особенно оригинальны мутизиевые, вернониевые и астровые, в т.ч. древовидные — *Erigeron*), злаки (целый ряд примитивнейших злаков, а в горах — своеобразные бамбуки, среди них мало древовидных). Очень богаты папоротники (в т.ч. и древовидные — *Alsophila*, *Cyathea*). Саговники представлены четырьмя эндемичными родами (замия, цератозамия, диоон, микроцикас). Хвойных в этом царстве очень мало (сосны, можжевельники, подокарпусы).

В растительности Неотрописа важнейшее место занимают влажный тропический лес, леса туманов, тропические пойменные леса, а также каатинга. Менее развиты здесь саванновые (муссонные) леса и саванны. В горах пышно развиты парамо и пуна.

НЕОТРОПИЧЕСКОЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

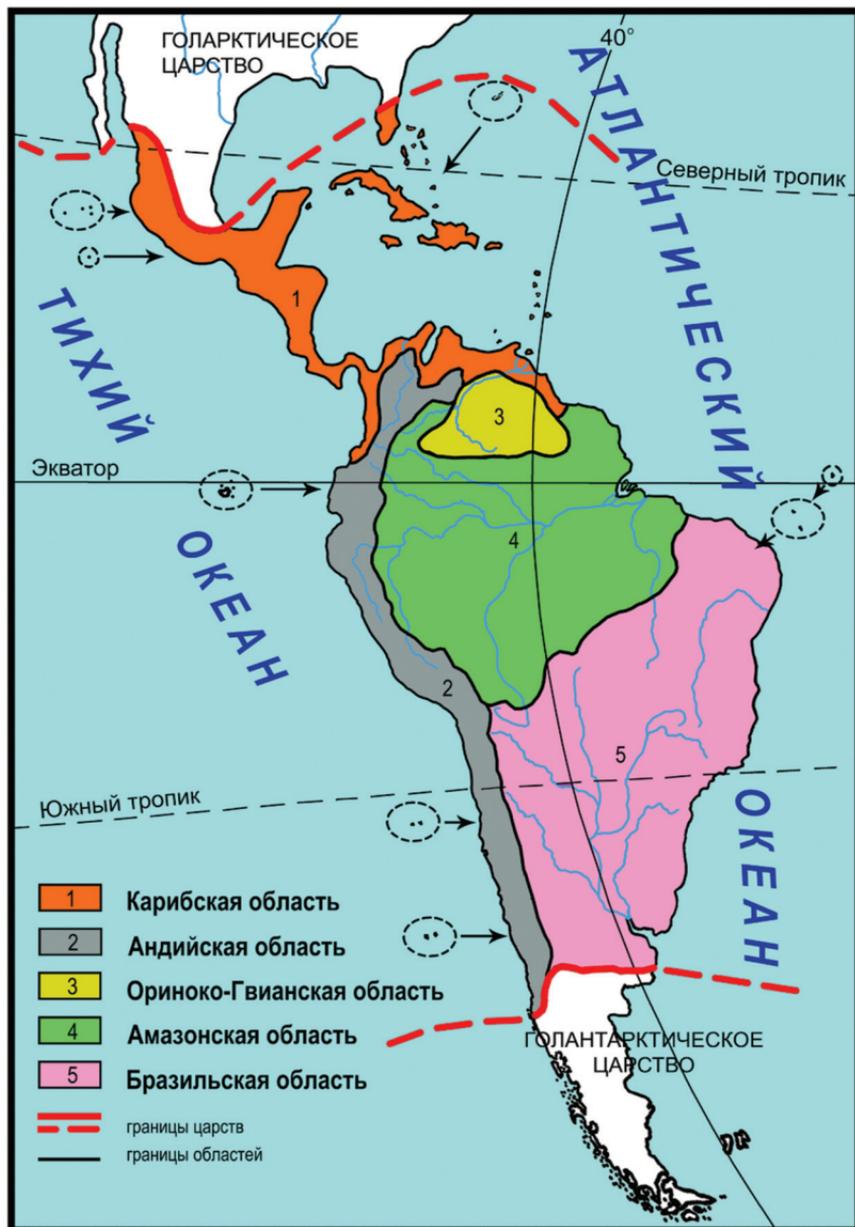


Рис. 3. Неотропическое флористическое царство (по: Камелин, 2017а).

Флора тропиков Нового Света, конечно, связана с тропиками Старого Света, но отличается от них весьма резко. При этом связи есть и с Африкой, но есть и с Малайзией. В тропиках Нового Света мы не различаем подцарств, выделяя 5 областей, но они очень резко отличаются.

В *Карибской области* — около 500 эндемичных родов и 7 эндемичных семейств, и некоторые роды очень резко обособлены — *Picrodendron* (Euphorbiaceae), *Plocosperma* (Loganiaceae), *Microcycas*. Растительность в разных частях области — очень оригинальна. Настоящие дождевые тропические леса (гилеи) занимают низменности, особенно от Коста-Рики и южнее. Богато представлены «леса туманов» (нефелогилеи), разные склерофильные и лавролистные горные леса из видов дуба, с грабами, гикори, тропическими видами энгельгартий, евгений, авокадо и др., а также — с пальмами (хамедорея и др.), подокарпусами, с видами сосен или без них. Очень важно то, что на материке и на островах значительные пространства заняты настоящими саваннами (чаще — пальмовыми) и вторичными — с карибской сосной, видами бирсонимы, курателлы, низких дубов и др. Только в Карибской области есть и обширные тропические боры (из карибской, кубинской, тропической сосен). Очень своеобразны некоторые типы «лиановых лесов» юга Флориды, можжевельниковые рощи Бермудских островов, каатингоподобные леса Органных гор на Кубе («моготы»), вечнозелёные ксерофильные леса из низких деревьев из семейств гречишных (кокколоба), сапотовых (бумелия), бурзеровых (бурзера), анакардиевых (метопиум), крушинных и др. на Антильских островах, различные галерейные и заболоченные леса, северные мангры. В верхних поясах гор Центральной Америки развиты сообщества «парамо» из травяных деревьев (виды крестовника, эспелеции), с участием древовидного папоротника ломарии, видов рода пуйя (семейство бромелиевых), а также кустарниковые сообщества из разных видов вересковых, кунониевых (вейнманния), клетровых и др. — «субпарамо». Разнообразие флоры и растительности позволяет различать в области много провинций (а возможно и 2–3 подобласти).

В *Бразильской области* (Бразильское нагорье и Гран-Чако) также около 500 эндемичных родов, и лишь 1 эндемичное семейство — Diclidantheraceae. Ещё 2 семейства суккулентно-галофитных растений Halophytaceae и Sclerophylaxaceae — эндемичны для

крайне южных территорий области. Здесь особо богаты *Bombacaceae*, *Caesalpinaceae*, *Palmae*. Очень богато представлено семейство *Aquifoliaceae*.

Растительность в разных районах области различна. Северо-Восток — территория, где господствует «каатинга» — ксерофитные редколесья, обычно полидоминантные с господством деревьев, стволы которых являются резервуарами влаги, расходуемой в течение длительных сухих периодов, и с непременным участием древовидных суккулентных кактусов и молочаев, различных кустарников и низких деревьев, как правило, сбрасывающих листву в сухие периоды, но без злаков, столь характерных для саванн.

Близ океана от 5° южной широты и южнее Южного тропика разбиваются участки постоянно- и переменнo-влажных тропических лесов, а на наиболее высоких участках плоскогорья, открытых к океану — и листопадных субтропических лесов. На низменных участках бассейна Параны особенно богаты и своеобразны колючелесья («леса Чако»), сочетающиеся с саванновыми лесами и кустарниковыми саваннами (нередко — и длительно заливаемыми), а ближе к Андам — и оригинальными низкодревесными и кустарниковыми сообществами (монте), в которых важную роль играют шаровидные кактусы и различные полукустарники, и кустарники подушковидных и латочных форм роста. Здесь же местами образуются солончаки (саладо).

На обширных территориях плоскогорья господствуют саванны — и кустарниковые со злаками (кампуш сerraдуш), и высокозлаковые с редкими деревьями (кампуш лимпуш). Примерно с 18° южной широты на юго-востоке области появляется комплекс субтропических лесов из араукарии бразильской («пинейру») и злаково-разнотравных саванн (с видами умеренной «влажной пампы»). Западнее 60° западной широты их сменяют именно «пампы» (но сухие, обогатённые комплексом солончаков), и ближе к Андам — видами, характерными для растительности «монте». Районы области на границах тропических лесов и саванн и субтропического комплекса — одни из богатейших в мире по насыщенности видов сосудистых растений на территориях небольшой размерности. Резкие отличия состава флоры и растительности позволяют выделять в этой области большое число провинций.

В огромной *Амазонской области*, видимо, не менее 500 эндемичных родов, и 7 семейств, одно из них — *Dialypetalanthaceae*

(1 род, 1 вид, дерево очень нелепого положения — между Муртасеае и Rosaceae s. l., по листьям же и характеру ветвления похоже на Rubiaceae). Семейство Caryocaraceae (2 рода и 24 вида — главным образом Амазония, но и Гвианское нагорье). Основной тип растительности в области — дождевые тропические леса («гилеи» или «эте»), исключительно сложно устроенные (до 5 ярусов лесных пород, много лиан и эпифитов из семейств орхидных, бромелиевых, ароидных, кактусовых, различных папоротников, растущих высоко в кронах деревьев). Ещё более характерны для области заливаемые речными водами (иногда на несколько месяцев) леса — «игапу» с евгенией топяной, видами цекропии, некоторых родов пальм, а ближе к верховьям рек — с участием бальсы (*Ochroma pyramidalis*). В горах (даже на небольших высотах) растут «леса туманов» — «сеха» (особенно богатые лианами). Незаливаемые дождевые леса могут быть не только полидоминантными в верхних ярусах, но и почти монодоминантными, причём составлены из видов очень разных семейств — лецитисовых (бертолеция, или бразильский орех), бомбаксовых (сейба), бобовых (диниция, эпериуа), сапотовых и др. Огромная площадь Амазонии, по-видимому, должна разделяться на большое число провинций, но их состав и границы далеко не определены.

В небольшой **Ориноко-Гвианской области** — исключительно своеобразная флора, более 100 эндемичных родов, причём очень богато представлены Rapateaceae. Это страна островных гор, которые только затронуты изучением, здесь наряду с тропическими типами уже открыты и свои виды *Magnolia*, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae), и другие подобные типы. Наиболее замечательны находки эндемичных родов *Pakaraimaea* (особое подсемейство семейства Dipterocarpaceae), *Pentamerista* (Tetrameristaceae; главным образом, Малезия, близко к чайным и маркгравиевым). Род *Phenakospermum* (*Ph. guyannense*) близок к мадагаскарскому роду *Ravenala*. Есть и эндемичное семейство Saccifoliaceae (1 вид, полукустарник, *Saccifolium bondeirae* Maguire et Pires), родство скорее Loganiaceae. Несмотря на небольшую территорию, растительность здесь очень разнообразна. Довольно однообразные пальмовые (виды мауриции, орбинии) саванны (льянос) с крупными злаками и осоковыми (киллингия) по Ориноко и его притокам обогащены богатыми галерейными лесами, а на приближении к высоким участкам Гвианского плоскогорья — многими видами низких деревьев и кустарников. Сами столовые

горы плоскогорья (тапуи) покрыты по скалам и обрывам дождевыми вечнозелёными тропическими лесами и разными вариантами листопадно-вечнозелёных саванновых лесов, а на вершинах — разнообразными сообществами ксероморфной «маторали» с характерным обилием видов семейств рапатиевых, велозиевых, меластомовых, ксиридиевых, вересковых и др., а также с участием видов многих родов, общих с северо-андийскими «субпарамо». Именно пёстрая растительность разбросанных по всей площади плоскогорья тапуи в Венесуэле и Гайане и пограничных с Бразилией хребтов от Серра-Имари (гора Ла-Неблина) через Серра-Парима до Серра-Пакарайма — определяет отличие этой области от Амазонии.

Андийская область — на севере (в Мексике и Центральной Америке) ещё несёт большое число голарктических элементов, но в центральной части и на юге эти голарктические типы исключительно своеобразны (настоящие луки — до Гватемалы и Гондураса, но основное разнообразие луковых — Анды, в т.ч. подсемейство гиллезиевые). Семейство *Malesherbiaceae* (близкое к *Passifloraceae*, но может быть и к *Violaceae*, 1 род, 35 видов) — эндемично. Почти эндемичны для Анд семейства *Nolanaceae*, *Alstroemeriaceae* (3 рода, 2 — эндемичны, но род *Alstroemeria* и в некоторых других более южных районах Южной Америки).

В Андах широко развиты как различные тропические лесные типы растительности, так и аридные. Последние несут очень своеобразную флору (много эндемичных родов бобовых, сложноцветных, зонтичных, но и валериановых, вербеновых и т.п.). Именно здесь в горах расположена одна из наиболее жёстких аридных территорий в тропиках — пустыня Атакама.

К Андам (но, пожалуй, скорее — теплоумеренным, а не тропическим) ближе и флора островов Хуан-Фернандес с их древовидными сложноцветными (*Centaurodendron*, *Dendrosenecio*) и замечательным эндемичным семейством *Lactoridaceae*, а также *Thytsopteridaceae* (древовидный папоротник).

Естественная растительность Неотрописа во многих районах изменена или полностью сведена человеком. Особенно быстрыми темпами сводятся влажные тропические леса Амазонии, восстановление которых практически невозможно, а между тем, они изучены очень неполно, а в ряде случаев и никогда не изучались. Именно в Неотрописе человечество безвозвратно теряет не только редкие виды рас-

тений или их исчезающие сообщества, но и возможность когда-либо научно описать их.

Палеотропическое флористическое царство (Палеотропис) — (второе по занимаемой территории суши) охватывает тропики Старого Света: большую часть Африки, Южную Азию, северо-восток Австралии и множество крупных и малых островов Мирового океана (по А.Л. Тахтаджяну — без Австралии). Флора этого царства — самая богатая на Земле, более 80 тыс. видов сосудистых растений. Богаты здесь и пангейные семейства — сложноцветные, орхидные, бобовые, злаки, и общетропические — аноновые, перцевые, молочайные, тутовые, пальмы, имбирные, мускатниковые и др. Эндемичных семейств в Палеотрописе более 90, в том числе 33 — на большей его части (непентовые, диптерокарповые, панданусовые и др.). Из примерно 6 000 родов сосудистых растений — 4 200 эндемичные. Очень богато представлены папоротники и грибы (особенно базидиомицеты). Очень много мхов и печёночников, менее разнообразны лишайники. Здесь развиты практически те же типы растительности, что и в Неотрописе (но нет пуны), однако разнообразие мангров, саванн и муссонных лесов гораздо большее, в горах своеобразны хвойные субтропические и тропические леса, родореты.

В Палеотрописе выделяются 4–5 подцарств (самые крупные подрегионы) и до 9–12 областей (рис. 4).

Африканское подцарство, включающее часть Азии до запада Индии, флористически богато (более 20 000 видов), но это богатство распределяется на разных территориях неравномерно.

Из трёх областей наиболее богата — **Гвинее-Конголезская**. В ней не менее 10 000 видов сосудистых растений, в том числе до 150 эндемичных родов и 7 эндемичных семейств. Здесь хорошо представлены тропические дождевые леса (гилеи) из видов бобовых, комбретовых, бомбаксовых (*Ceiba pentandra* — дерево до 60–70 м), *Lophira procera* (эндемичное семейство Ochnaceae), флакуртиевых, эбеновых, пальм с множеством лиан и эпифитов. Во впадине р. Конго есть затопляемые гилеи. По периферии дождевых лесов растут субэкваториальные леса с участием листопадных видов, саванновые леса (с *Parinari excelsa* из хризабалановых) и влажные саванны с деревьями из бобовых, пальм, с баобабом — *Adansonia digitata*. Леса ныне занимают меньшие площади, их заменили плантации и вторичные са-

ПАЛЕОТРОПИЧЕСКОЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

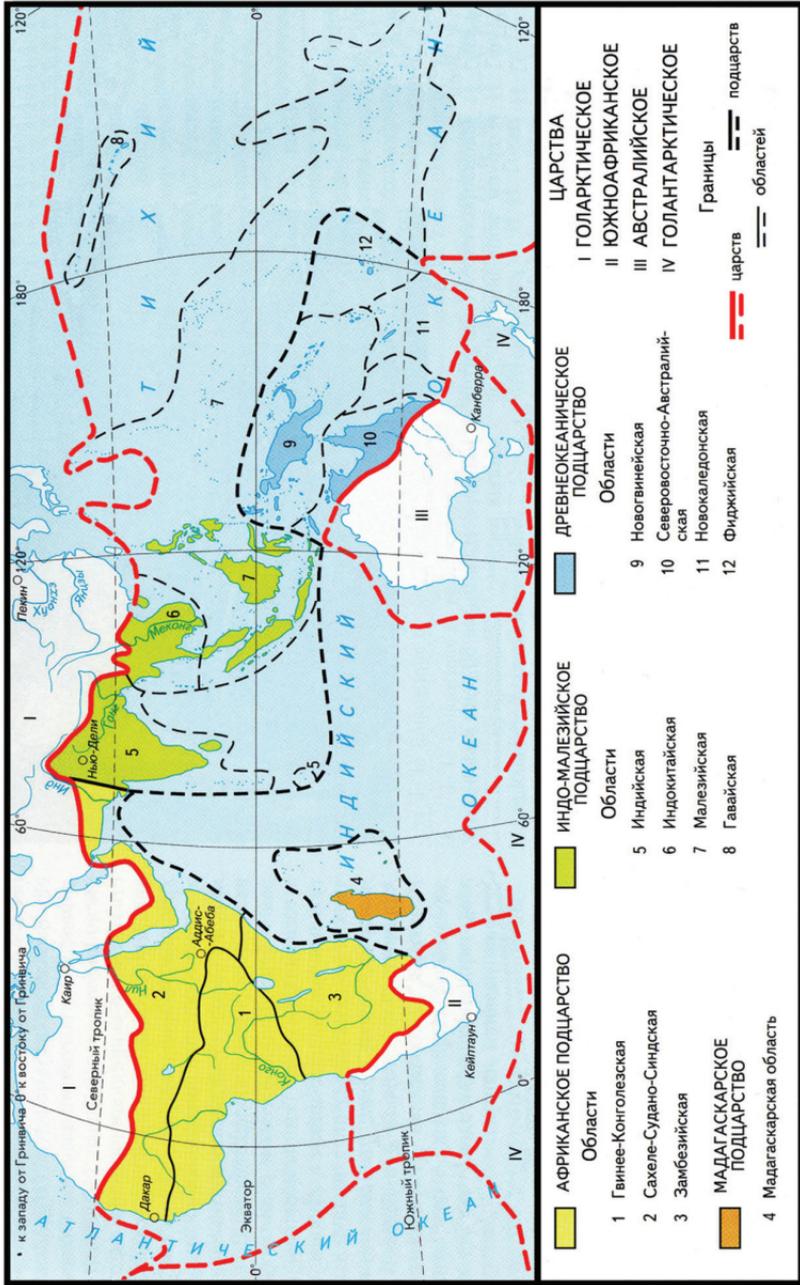


Рис. 4. Палеотропическое флористическое царство (по: Камелин, 2017а).

ванны. Разнообразна растительность гор Рувензори и Вирунга, где есть «леса туманов» и рощи видов *Podocarpus* или низких деревьев *Hagenia abyssinica*, зверобоя, вересковых из родов *Philippia*, *Erica*, заросли бамбука *Arundinaria alpina*, а выше «парамо» — сообщества травяных деревьев (видов крестовника, лобелии), заросли видов цмина, торфяные болота и матты из манжеток. Своеобразна флора вулкана Камерун, где особенно богаты «леса туманов», в том числе с древовидными папоротниками *Cyathea manniana*, а ближе к вершине растут виды средиземноморского и даже европейского родства. Горы Юго-Западной Эфиопии дают примеры древних связей с Макаронезией (виды *Canarina* из колокольчиковых и др.). Реки, образующие Белый Нил, подпруживаются огромными массами смываемой водной растительности (особенно папирусом, водными злаками) и создают особый ландшафт болот и плавней — «сэддов».

Сахеле-Судано-Синдская область по границе с Сахарой начинается полосой опустыненных саванн (сахель) от Атлантики до Нубийской пустыни, а затем на юге Аравии, крайнем юге Ирана, в Пакистане, на севере Индии до пустыни Тар. Это акациевые саванны (*Acacia albida*, *A. tortilis*, *A. arabica*, *A. jacquemontii*) с низкими деревцами баланитеса, сальвадоры, коммифоры, кустарниками (эфедра, парнолистники и др.), злаками из родов *Pennisetum*, *Panicum*, на песках — *Stipagrostis*. Южнее в Африке развиты типичные саванны с акацией, баобабом, пальмой-дум (*Hyphaene guineensis*) и злаками из родов *Andropogon*, *Hyparrhenia*, *Imperata*, *Themeda*, а ещё южнее — высокотравные саванны с пальмами, многими бобовыми, комбретовыми, бурзеровыми и др. Флора этих саванн (и участков пустынь в саваннах) — небогата. Основное богатство флоры связано с аридными горами Эфиопско-Эритрейского нагорья, Сомали (Африканского Рога), Южной Аравии (Йемен, Дофар, Оман), хребтами Макрана в Иране и Пакистане, а также плато острова Сокотра. Здесь не менее 75 эндемичных родов сосудистых растений. Есть и 2 эндемичных семейства — *Barbeyaceae* и *Dirachmaceae*. На Сокотре 11 эндемичных родов, в том числе древовидное тыквенное *Dendrosicyos* и зонтичное *Nirarathamnos*. Кроме саванн в горах есть ксерофильные леса и редколесья с господством видов семейств комбретовых, тутовых (виды *Ficus*), бобовых, а выше — древовидные можжевельники (*Juniperus procera* в Африке и *J. macrospora* в Аравии), часто с дикими оливами, камфорным тархонантом (дерево из сложноцветных) и др. Хорошо

развиты в Красном море и на побережьях Индийского океана мангры. Разнообразны сообщества суккулентных деревьев и кустарников (виды молочаев, алое, парнолистников, адениума и др.). Общее число видов в области не менее 7 000.

На востоке Африки Сахеле-Судано-Синдская область граничит с *Замбезийской областью*. В Кении и в Танганьике в кочевьях масаи представлены опустыненные саванны. Горные флоры массивов Эльгон, Кения — довольно близки к южно-эфиопским. Иная высотная поясность (без полос бамбука, хагении и древовидных зверобоев) начинается на Килиманджаро. На большей части области господствуют саванновые леса и редколесья. Это «миомбо» — редколесья с господством бобовых из родов *Brachystegia*, *Julbernardia*, *Isoberlinia* и др., с участием *Monotes glaber* (диптерокарповые), видов *Fauria* (протейные), *Uapaca* (молочайные), *Strychnos* (логаниевые). В травяном ярусе господствуют злаки из родов *Hyparrhenia*, *Brachiaria*, *Pogonarthria*. На карбонатных почвах их сменяют саванны типа «мопане», где господствует *Colophospermum mopane* (бобовое) с участием видов комбретовых и других бобовых. Есть и саванны с баобабом, акациями, видами стеркулии, киркии и др.

Южная часть области — это опустыненные саванны и песчаные пустыни Калахари. По периферии с севера их обрамляют редколесья из многочисленных бобовых. Здесь же озёрно-болотная система Окаванго, с зарослями папируса, рогоза, мискантидиума. На песках сообщества акаций (особенно *Acacia giraffae*), комбретовых, каперсовых и др. по злаковому покрову из видов *Stipagrostis*, *Eragrostis*, *Panicum coloratum*, часть песков закреплена только злаками и кустарниками. На каменистых почвах обычны виды парнолистника, разных родов айзовых. Наиболее оригинальны леса. Это горные дождевые леса (с небольшим сухим сезоном) с очень большим числом эндемиков в разных ярусах леса, как в нижних поясах высоких гор, так и на наветренных склонах низких гор Усамбара, Улугуру близ океана; влажные полидоминантные леса с *Erythrophleum guineense* (бобовое), видами сапидновых, аноновых, хризобалановых, сапотовых в горах Чиманимани. Богат состав низинных лесов. Резко выделяются сухие леса с *Croton megalocarpus* (молочайные) до 40 м высотой, *Brachylaena hutchinsii* (сложноцветные) до 27 м высотой и большим числом других деревьев ещё в трёх ярусах. На побережьях развиты богатые мангры.

Флора области — богата, не менее 7 000 видов, есть около 50 эндемичных родов, особенно из бобовых, сложноцветных, однако ещё больше субэндемичных родов, связующих с Южной Африкой и Мадагаскаром (как, например, в семействах *Oliniaceae*, *Kirkiaceae*).

Мадагаскарское подцарство включает Мадагаскар и ближайшие архипелаги островов. Мадагаскар — территория с одной из самых богатых флор на Земле (до 12 000 видов сосудистых растений!), очень оригинальной (из 1 600 родов — 400 эндемичных, эндемичны и 10 семейств, число эндемичных видов превышает 10 000). Флоры архипелагов беднее, но 33 рода и 2 семейства эндемичны на Маскаренах и Сейшелах, и много родов, общих только с Мадагаскаром.

Во флоре Мадагаскара очень много общих элементов с Восточной Африкой, ведь до побережья Мозамбика всего 400–500 км, а Коморы ещё ближе. Это и разные виды одного рода или даже один вид (*Ilex mitis*, *Sanicula elata* s. l., *Viola abyssinica* и др.), и близкие роды и даже семейства (*Melanophyllaceae* — *Montiniaceae*). Есть южно-африканские (вересковидные кустарники рода *Stoebe* из сложноцветных (!), виды *Phyllica* из крушинных, *Adenia* из страстоцветных и др.), южно-азиатские и малезийские элементы (*Cycas*, 70 видов *Pandanus*, *Sloanea* из элеокарповых и др.). Есть роды очень обособленные (тахтаджания из винтеровых, умбертия из вьюнковых, равенала из стрелицевых). Это следствие длительной изоляции Мадагаскара.

Природа острова очень разнообразна. В восточной части прекрасно развиты тропические дождевые леса, а выше их — леса туманов и горные «верещатники» (леса из невысоких деревьев *Philippia* и *Erica*). Высокое плато в центре острова ранее было занято лесами, которые почти полностью сменились плантациями или пастбищами. Есть ряд горных массивов, крупных озёр, до 15 рек, пересекающих горы в каньонах с водопадами (в них растут виды эндемичных родов подостемоновых, в озёрах и на речных плёсах — виды апоногетоновых). На западных склонах плато развиты саванновые леса и редколесья. Ближе к побережью обычны саванны с видами баобабов (*Adansonia grandidieri*, *A. za*), с ними сочетаются и другие запасующие в стволах воду деревья, вздутоствольные лианы из родов адения, цифостемма. Есть и саванны с молочайными, алоэ и видами близкого рода ломатофиллум, пальмами и множеством оригинальных злаков.

Совершенно особый юго-запад Мадагаскара характеризуется аридным климатом и растительностью. Основой её являются колю-

челесье и кальцефильный буш. В первом основа — колючие деревья родов *Didierea* и *Alluaudia* из эндемичного семейства дидиеровых, *Pachypodium* (кутровые), высокие молочаи, низкий баобаб *Adansonia fony*, реже крупные баобабы, различные бобовые, комбретовые, бурзеровые, алое, виды эндемичных сфероцефаловых, птероксилонных и др. Кальцефильный буш образуют колючие деревца и кустарники из родов *Alluaudia*, *Alluaudiopsis*, *Rhigozum*, *Blepharis*, канделябровидные или зонтиковидные молочаи, многие бобовые, кустарник из тыквенных *Xerosicyos danguyi*, виды каланхое и мн. др. Растительность на Маскаренах и Сейшелах значительно отличается и от Мадагаскара и друг от друга.

Индомалезийское подцарство — это территории большей части Индии, Индокитая, Южного Китая, Зондских островов, Филиппин и множества островов в Индийском и Тихом океанах от Лаккадивских островов, Хайнаня, Марианских и Гавайских островов до границ Древнеокеанического подцарства к югу. Общее число видов сосудистых растений — не менее 40 000. Число эндемичных родов можно оценить примерно в 2 000. Эндемичных семейств — до 10, наиболее известны из них раффлезиевые, криптерониевые, ловиевые (род орхиданта). Ещё 12 семейств выходят за пределы подцарства в Новую Гвинею. Это папоротники — матониевые и хейроплевровые, цветковые — барклавые (род гидростемма), пентафиловые, дуабанговые, сфеностемоновые и др. На севере подцарство непосредственно граничит с Восточноазиатским подцарством Голарктики, и эту связь подчеркивают субэндемичные *Cephalotaxaceae*, *Daphniphyllaceae*, *Rhoipteleaceae*, *Dipentodontaceae* и др. (всего — 8 семейств). Очень богато представлены орхидеи, бобовые, мареновые (в ряде флор они на первом месте по числу видов), акантовые. Исключительно богаты буковые (дубы, литокарпусы, каштанопсисы), эбеновые (хурма), тутовые (фикусы и др.), бальзаминовые, диоскорейные, пальмы. Но настоящие эмблемы флоры — это диптерокарповые, непентовые, имбирные и пандановые. На большей части подцарства ранее господствовали леса, но во многих странах они почти сведены (здесь проживает более 1/3 человечества!).

Состав флор позволяет выделять в подцарстве ряд областей. **Индийская область** — наиболее изменённая человеком и по составу флоры (далеко не бедной) — менее оригинальная. Здесь около 150 эндемичных родов (по 6 родов из мареновых, ластовневых, подосте-

мовых, ~20 родов злаков и не менее 25 родов акантовых). Тропические дождевые леса здесь сохранились лишь в небольших резерватах. Значительно полнее представлены муссонные леса. Это — леса «джати» с господством тика (*Tectona grandis* из вербеновых) с участием многих вечнозелёных и листопадных (в сухой период) деревьев. Другой тип — леса из *Shorea robusta* — сал (диптерокарповые) с участием комбретовых, бобовых, *Skimmia wallichii* (тернстремиевые), *Dillenia indica* (диллениевые). Эти леса являются основой лесного хозяйства Индии. Ещё один тип муссонных лесов — «тераи» развит в предгорьях и в нижнем горном поясе Гималаев. Его составляют сал, виды *Terminalia* (комбретовые), *Bombax malabaricum*, *Syzygium cumini*, *Albizia procera*, *Toona ciliata*, древовидные бамбуки, «слоновые» злаки (*Erianthus elephantinus*, *Anthistiria gigantea*), есть пальмы, много лиан. Подобные леса есть в Западных Гатах, и на востоке — в Бангладеш. Ещё большие площади занимают саванновые леса и редколесья. В составе их обычны виды комбретовых, бурзеровых, мелиевых, санталовых, бобовых, фикусы (баньяны), множество кустарников (в том числе эндемики из акантовых) и высоких злаков. На огромных пространствах в результате сведения древесного яруса развиты саванны (батта) с высоким травяным ярусом (главным образом, злаков) и единичными более устойчивыми к пожарам деревьями (виды акаций, бугеи, бигнонии), а также канделябровидные молочаи и небольшие деревца *Macaranga pustulata* из молочайных. В дельте Ганга пышно развиты мангры (они есть и на побережьях Бенгальского залива, Шри-Ланки и Андаманских островов, но не столь богаты).

Индокитайская область, непосредственно граничащая на севере с богатейшими флорами Восточной Азии, а на юге узким перешейком полуострова Малакка связанная с Малазийской областью; в разных участках очень различается по флоре. Всего здесь известны не менее 15 000 видов сосудистых растений, до 250 эндемичных родов и даже одно эндемичное семейство Plagiopteroneaceae. Несмотря на интенсивные исследования последних десятилетий, давшие немало новинок, изучена флора ещё неравномерно. Это затрудняет проведение точной границы области на севере. Нельзя не упомянуть и «эмблемы» флоры Индокитая — сосну *Ducampopinus krempfii* и платан *Platanus kerrii*. Настоящие дождевые леса развиты на Андаманских островах, в южных частях Мьянмы, Таиланда и на западе Камбоджи. Большую площадь занимают муссонные леса — тиковые

в Мьянме и Таиланде, и полидоминантные с видами диптерокарповых, бобовых (*Erythrophleum*, *Paraalbizia*), комбретовых, мелиевых, эбеновых (*Diospyros*) и др. Иногда в них присутствуют *Cinnatomum*, *Phoebe* (лавровые), виды фикуса и др. По всему Индокитаю есть саванновые леса (как правило, с видами диптерокарповых, комбретовых, бурзеровых, ряда бобовых (*Dalbergia*, *Xyλια*) и многие др. Широко распространены горные леса, близкие к муссонным, но с участием голосеменных (*Dacrydium*, *Dacrycarpus*, *Podocarpus*), многих видов буковых (дубы, литокарпусы). В разных районах встречаются тропические боры — на низких высотах с *Pinus merkusii*, на более высоких — с *P. kwangtungensis* (Южный Китай — Северный Вьетнам), *P. dalatensis* (Центральный Вьетнам), *P. kesiya* (Южный Вьетнам). Кроме мангровых лесов на побережьях всего Индокитая, в долинах крупнейших рек (особенно по Иравади в Мьянме) есть заливные в период дождей тропические леса.

Малезийская область занимает крупные и малые острова Индийского и Тихого океанов, на юге — до границ с Древнеокеаническим подцарством. Флора этих территорий (и, прежде всего, Зондских островов и юга полуострова Малакка) очень богата, до 25 000 видов из примерно 2 200 родов (до 250 из них — эндемичны). Эндемичны 4–5 семейств (одно — Scyphostegiaceae — только для Калимантана). Среди эндемичных родов — *Matonia*, *Macroglossum*, *Christensenia* (папоротники), *Aromadendron*, *Elmerrillia* (магнолиевые), *Tetramerista* (второй род семейства тетрамеристовых в Гвианском нагорье), *Eusideroxylon* (лавровые), древесное вересковое *Craibiodendron*, *Stenomeris* (диоскорейные), *Dryobalanops*, *Upuna* (диптерокарповые) и др. Для многих семейств здесь — важнейший центр разнообразия. Это не только непентовые и диптерокарповые (11 родов из 15 есть в Малезии), но и буковые, эбеновые, пандановые, пальмы, ароидные (только строго эндемичных родов — 10). Господствуют тропические дождевые леса (гилей) с верхним ярусом из диптерокарповых (виды *Dryobalanops*, *Shorea*, *Hopea*; на Филиппинах — *Parashorea*, *Vatica*, *Pentacme*), многих бобовых, фикусов, хлебных деревьев, *Mangifera* из анакардиевых, *Syzygium*, гигантских бамбуков, иногда с древесными папоротниками и даже с хвойным *Agathis alba*. Множество лиан: ротанговые пальмы до 240 м длиной, перцы, энтады из бобовых, фикусы-«душители», папоротники (*Lygodium*, *Gleichenia*). Много эпифитов.

На Яве сохранились леса с *Altingia excelsa*, с видами *Canarium*, кастанопсиса, дубов, энгельгардии (ореховые). В горах они сменяются «лесами туманов», состав которых различен — то это высокоствольные леса из подокарпусов, дубов, лавровых (*Litsea* и др.), то более низкие леса из видов миртовых. В нижних ярусах обычны древесные папоротники, гигантские травянистые папоротники (ангиоптерис, макроглоссум) с вайями до 4–6 м. Нередки бананы, высокие имбирные, виды древовидных рододендронов, *Vaccinium* (до 10 м), мирзиновые, меластомовые и др. Все они перевиты лианами, обросли мхами и печёночниками. Выше они переходят в криволесья, а ещё выше — в кустарниковые заросли. Иногда полоса «лесов туманов» прерывается смешанным листопадно-вечнозелёным лесом, реже тропическими борами (*Pinus merkusii*) с дубами, ольхой и древовидными папоротниками. Есть и муссонные леса на Яве и Сулавеси. На востоке Явы есть саванновые леса, в том числе из казуарины (с кустарниками и покровом папоротника-орляка), а также вторичные саванны. Тропические боры из *Pinus insularis* с зарослями орляка и злаков есть на Филиппинах. На побережьях — богатые мангры, по периферии окружённые зарослями пальмы *Nipa fruticans*, а далее вглубь побережья зарослями других пальм, казуарин, видов баррингтонии (особое семейство), панданусами и др.

Острова и архипелаги Микронезии и Восточной Полинезии флористически бедны. На низких островах и атоллах обычно растёт от 10–18 до 40(64) видов аборигенных растений. На высоких (вулканических) островах аборигенных видов до 100–130. Вся аборигенная флора Микронезии составляет около 1 000 видов (культурных видов — даже побольше). Из них до 400 видов — эндемики (больше всего — на Каролинских островах). В Восточной Полинезии флора по числу аборигенных видов примерно равна, но значительно более оригинальна. Здесь — 10 эндемичных родов, в Микронезии — лишь один. Растительность островов различна в зависимости от их высоты. На низких островах всюду есть прибрежные заросли кустарников и низких деревьев — *Tournefortia argentea* из бурачниковых, *Pemphis acidula* (дербенниковые), *Scaevola sericea* (гудениевые), *Suriana maritima* (суриановые), прибрежные рощи кокосовой пальмы и казуарин. Внутри островов — леса из марианского хлебного дерева, пизонии (никтагиновые) и др. Иногда есть мангры, а также рощи баррингтонии. Растительность высоких островов представле-

на обеднёнными дождевыми лесами из видов малезийского родства в Микронезии, или древнеокеанического и новозеландского родства в Полинезии.

Гавайские острова выделяют в особую *Гавайскую область*, во флоре которой 2 500 аборигенных видов сосудистых растений. До 95% их — эндемики. Они представляют всего 230 родов, и 36–38 родов эндемичные. Больше всего эндемичных родов сложноцветных и лобелиевых (по 6), а всего в 17 из 84 семейств цветковых есть хотя бы по одному эндемичному роду. В эндемичном роде *Syanea* из лобелиевых — более 65 видов, но в это родство входят ещё 2 эндемичных рода *Delissea* и *Rollandia* (9 и 14 видов). В роде *Dubautia* (из сложноцветных) — 31 вид, *Stenogyne* (из губоцветных) — 28 видов. Немало секций, которые ряд ботаников считали эндемичными родами (в семействах гераниевых, сандаловых, первоцветных, вьюнковых). Два рода *Pelea* (рутовые) и *Cheirodendron* (аралиевые), кроме Гавайев известны с Маркизских островов. Это признаки автохтонной «дисгармоничной» флоры, длительно формировавшейся в результате случайных заносов из разных источников. От Северной Америки до Гавайев около 3 000 км, а от Японии — дальше. Но флора Гавайев более чем на 80% связана с тропическими флорами Малезии и Древнеокеанического подцарства. Характерны отсутствие многих семейств (стеркулиевые, мелиевые, аноновые, ароидные, казуариновые, имбирные и др.) или их бедность (орхидей лишь 3 рода, пальм — один род, нет и родов *Ficus* и *Artocarpus*).

Растительность Гавайев сильно нарушена. Дождевые леса практически сведены, небольшие их фрагменты — вторичны (и скорее результат интродукции). Сохранились горные дождевые леса с верхним пологом из *Metrosideros polymorpha* (миртовые) с древовидными папоротниками *Cibotium*, *Sadleria* (эндемичный род), и некоторыми другими деревьями. Выше в горах — аналоги саванн из низких деревьев *Edwardsia chrysophylla* (бобовое), *Myoporum sandwicense*, видов родов *Argyroxiphium* и *Wilkesia* (сложноцветные), ряда родов лобелиевых, гудениевых по разнотравно-злаковому покрову. Особо надо подчеркнуть, что именно на Гавайях в столь уникальной флоре уже достоверно исчезли более 250 видов сосудистых растений.

Древнеокеаническое подцарство объединяет Новую Гвинею, Северо-Восточную Австралию, Новую Каледонию, архипелаги Бисмарка, Соломоновых островов и Вануату (Новые Гебриды), Фиджи,

Самоа, Тонга, и многочисленные острова в Арафурском и Коралловом морях. Это территории с самой оригинальной флорой в тропиках. Здесь обитает не менее 18 000 видов из примерно 2 100 родов. Свыше 400 родов — эндемичны, более того, здесь представлено до 20 эндемичных семейств, в том числе примитивные цветковые — Amborellaceae, Degeneriaceae, Himantandraceae, Eupomatiaceae, Austrobaileyeaceae, Trimeniaceae, здесь же — наиболее разнообразны Winteraceae (5 родов из 7, из них 4 — эндемичны). Два эндемичных семейства папоротников, одно — хвойных, очень обособленные Balanoporceae, Davidsoniaceae и др. Здесь центр разнообразия араукариевых (16 видов *Araucaria* и 9 из 13 видов *Agathis*), казуариновых, кунониевых, протейных. Богатейшая флора Новой Гвинеи (более 10 000 видов), конечно, связана с малезийской (и многие ботаники присоединяют её к Малезии). Но есть важные черты различия — в Новой Гвинее всего 1–2 видами представлены магнолиевые (*Talautma*), диптерокарповые (*Vatica*), а около 300 родов, представленных в Малезии, не переходят даже «линию Уоллеса» (границу между Борнео, Явой и Сулавеси). Среди них — сосны, дубы, роды Illiciaceae, Schisandraceae, Vuxaceae и др. Но в отличие от Малезии, в Новой Гвинее есть араукарии и южные буки (*Nothofagus*), эвкалипты и др. Флора Новой Гвинеи — экваториальная тропическая, в ней множество орхидей, видов мареновых, молочайных, пальм и др. И в этих группах обычны связи с более бедными флорами Северо-Востока Австралии (около 5 000 видов) и Новой Каледонии (2 900 видов), а также с флорой других островов. Но и различия этих флор — велики, это всё отдельные области. Широкая полоса («зона Уоллеса») от Сулавеси до Молуккских островов и отделяет Древнеокеаническое подцарство от Малезии.

Растительность подцарства очень разнообразна. Во всех областях есть дождевые тропические леса (нередко с хвойными), в них множество эндемиков. В Австралии они сочетаются со сложными лесами из высоких эвкалиптов в верхнем ярусе. В горах Новой Гвинеи выше дождевых лесов развиты «леса туманов» (с хвойными и южным буком), в Новой Каледонии их замещают криволесья. Выше «лесов туманов» — кустарники с господством видов вересковых (*Rhododendron*, *Vaccinium*), эпакридовых, винтеровых, мареновых и др., с папоротниками, плаунами и плаунками, а на высочайших вершинах — аналоги луговых ковров и сазоболот. Кустарники есть и

на Водораздельном хребте в Австралии и в Новой Каледонии. Акациево-эвкалиптовые саванновые леса с участием видов протейных (*Banksia*) по злаковому покрову (Новая Гвинея, Тимор и др. острова) замещаются на Новой Каледонии злаковниками почти без деревьев. В богатых саваннах Северо-Востока Австралии по злаковому покрову растут невысокие виды эвкалиптов, казуарин, *Tristania* (миртовые), *Callitris* (кипарисовые). В тропической части Квинсленда есть тип растительности (бригелю-скрэб), напоминающий бразильскую «каатингу». Это густые заросли низких деревьев и кустарников с господством *Acacia harpophylla*, видов *Eremophila* (миопоровые), *Flindersia* (рутовые), *Capparis* и др., с верхним ярусом высоких «бутылочных» деревьев *Brachychiton rupestris*, *Pleiogynium timoriense*, с лианами, эпифитными орхидеями, но без злаков. Большое разнообразие растительности пока обеспечивает сохранение оригинальной флоры подцарства.

Таким образом, флора Палеотрописа значительно более пёстрая, чем Неотрописа, но такого проходного моста для умеренных и субтропических типов, как в Андах, здесь нет.

Южноафриканское флористическое царство занимает часть крайнего юга Африки. По составу флоры эта часть континента Африки (в основном, южнее тропика Козерога) резко отличается от более северных территорий. Ещё в начале XX века Л. Дильс выделял здесь небольшое особое Капское флористическое царство, в тех же границах его принимает и А.Л. Тахтаджян. Реже эта территория рассматривается как самостоятельная область в составе Палеотропического царства. В районировании А.Л. Тахтаджяна Капское царство граничит с тремя областями Палеотрописа. Однако эти территории вместе с Капским царством имеют много общего в составе флор, что отличает их от тропических флор Центральной и Восточной Африки.

В значительно более широких границах я выделяю Южноафриканское флористическое царство, включающее три разных области — *Кару-Намибийскую*, *Капскую* и *Юго-Восточно-Африканскую* (рис. 5).

Вся территория Южноафриканского царства, кроме крайне северо-западного тропического участка, находится в области субтропического климата. Большая её часть (кроме побережий Атлантики и Индийского океана) — это страна столовых гор и высоких плато,

есть здесь и довольно высокие Драконовы горы. Параллельно побережьям горы и высокие плато образуют Великий или Большой уступ — систему обрывов, наиболее высоких в Драконовых горах. В связи с различным переносом влаги с океанов, наличием многих горных склонов и котловин, находящихся в дождевой тени или в условиях перехвата осадков на разных высотах, ландшафты горных территорий исключительно разнообразны. Очень своеобразна и приморская «пустыня туманов» Намиб на побережье Атлантики, с необычно низкими для таких широт средними годовыми и сезонными температурами и низкими суммами осадков при значительной влажности воздуха.

Пестроте природных условий вполне отвечает разнообразие и богатство и оригинальность флоры. По составу флоры здесь сочетаются предельно бедные флоры части Намиба и удивительно богатые флоры, например, Капского полуострова (~2 200 видов на площади 500 км²). В совокупности же во флоре Южноафриканского царства не менее 12 000 видов сосудистых растений (на площади около 2 млн. км²). Особую оригинальность флоры определяют 20 эндемичных семейств, большая часть которых содержит по 1–3 вида. Есть и несколько субэндемичных семейств, некоторые виды которых известны в тропиках Восточной Африки и на Мадагаскаре. Число эндемичных родов — очень велико (более 350).

Флора Южной Африки характеризуется рядом важнейших особенностей, во многом парадоксальных и противоречивых, трудно объяснимых в их совокупности. Примерно две трети видов сосредоточено на площади менее чем одна треть всей территории. С западной частью юга Африки этот центр разнообразия связывают преимущественно ксерофильные элементы, причём их количество и разнообразие не только не меньше на юго-западе, а также в пустыне Намиб, но, пожалуй, даже побольше, чем собственно в Капской области (с Малым Карру). А в целом в Южной Африке находится очень мощный центр развития, прежде всего, ксерофитных филумов целого ряда семейств цветковых.

Так, семейство *Mesembryanthemaceae* представлено здесь более чем 90 родами и многие роды — многовидовые (до 350 видов в роде *Ruschia*, около 290 — в роде *Conophytum*, 180 — в роде *Lampranthus* и т.д.). Это и различные кустарники, и суккулентные травы (в том числе травы-камни в роде *Lithops*), и некоторые колючие

ЮЖНОАФРИКАНСКОЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

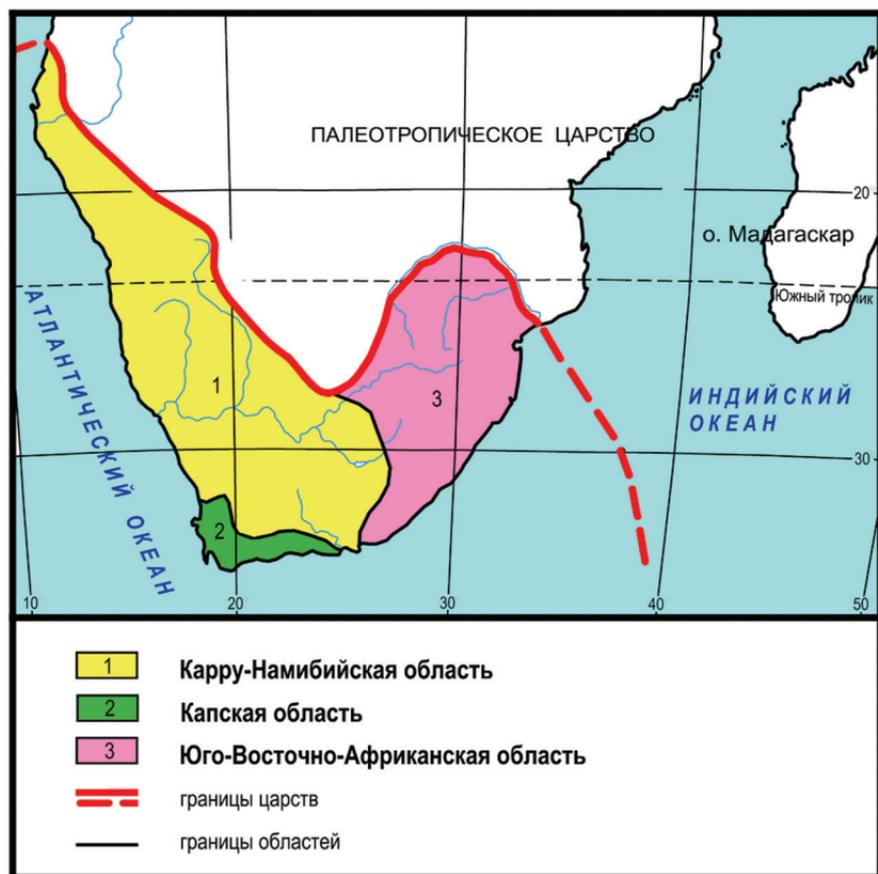


Рис. 5. Южноафриканское флористическое царство (по: Камелин, 2017а).

травы. Ближкое к ним семейство *Aizoaceae* содержит из 7 известных родов — 4 эндемичных для юга Африки. Здесь представлены и близкие семейства *Molluginaceae* (11 родов, в том числе 5 эндемичных, из известных в семействе 13 родов), *Portulacaceae* (в т.ч. эндемичный кустарниковый род *Portulacaria* и многовидовой род *Anacampseros*). Богато и оригинально представлены здесь семейства *Crassulaceae* (более 200 видов из 300 в роде *Crassula*, 2 эндемичных рода и богатый видами род *Kalanchoë*), *Euphorbiaceae* (особенно крупно-древесные и различные «кактусовидные» колюче-суккулентные виды рода

Euphorbia), Аросунасеае и близкое к ним *Asclepiadaceae* (особенно из трибы стапелиевых, где 3–4 рода — эндемичные, а роды *Stapelia*, *Huernia*, *Hoodia* представлены многими видами). Из однодольных в первую очередь, это род *Aloë* (из 360 видов более половины — в этом царстве), а также *Kniphofia*, *Haworthia* (эндемик, до 70 видов), *Caesia* (эндемик, 13 видов) и др.

Все эти группы более тесно связывают Кару-Намибийскую (в которой они особенно богаты) и Капскую области, но немало и видов и групп, связывающих их с Юго-Восточно-Африканской областью, с аридными территориями Восточной Африки, юга Аравии, Мадагаскара, а также с аридными территориями Австралии, Азии, Северной и Южной Америки. Таковы семейства *Zygophyllaceae* (род *Zygophyllum* — очень богат и разнообразен, но есть и три монотипных эндемичных рода, очень обособленные), *Pedaliaceae* (4 эндемичных рода), *Salvadoraceae*, *Rutaceae*, а также отдельные роды, весьма обособленные в разных семействах — *Pelargonium* (большая часть из 280 видов) в *Geraniaceae*, *Adenia* — в *Passifloraceae*, *Peponium* — из *Cucurbitaceae*, стрелиция из одноимённого семейства и др.

Собственно тропических элементов во флоре Южноафриканского царства немного, и они свойственны Юго-Восточно-Африканской области, а также небольшому лесному региону на юго-востоке Капской области, в так называемых «лесах Книсны», но, в известной мере, и в саваннах и в саванновых лесах близ северной границы Южноафриканского царства.

Единичными видами представлены аноновые, монимиевые, охновые, дихапetalовые, на границе останавливаются диптерокарповые, бомбаксовые, пандановые и др., мало видов лавровых, тутовых, аридных, пальм и др. Но есть тропические папоротники (мараттиевые, схизейные, древовидные циатеи), саговниковые (более половины видов рода *Encephalartos*). Голосеменные (2 вида *Podocarpus* из почти 100 доходят до самого юга Капской области, а род *Widdringtonia* в системе *Cupressaceae* (5 видов) — почти эндемичен для этого царства.

Формально можно считать тропически-пустынным и *Welwitschia mirabilis*. Кроме того, есть основания считать тропические элементы на юге Африки — разновозрастными, причём и более древние из них частью представлены единичными видами (стангерия, пальма Юбеопсис и т.д.), но нередко и очень многими видами. Так, тропикогенное семейство *Proteaceae* (из 1 500 видов которого — 385 есть

в царстве) давно развивалось независимо на этой территории. Из 14 родов здесь 11 эндемичных, причём 10 — представляют лишь одно подсемейство, и ещё 3 многовидовых рода — общие с тропиками Африки, но ещё один род *Brabejum* из другого подсемейства имеет родство в тропиках обоих полушарий. При этом протейные играют важную роль в сообществах характернейшего для юга Африки типа растительности — высококустарникового **финбоша**, а частью и исходных для него вечнозелёных лесных сообществ протейных из рода *Leucadendron* (серебряного дерева). Для финбоша типичны и множество видов разных родов семейства *Egicaceae*, а их здесь не менее 800 видов из примерно 3 500 во всём семействе, причём большая часть их представляет одно подсемейство, почти на $\frac{3}{4}$ связанное с этим царством, по большей части с финбошем, но и с горными пустошами Южной и Восточной Африки (род *Philippia*).

Очень оригинален состав и некоторых крупнейших семейств Южноафриканского царства. Так, среди сложноцветных (*Compositae*) обращает внимание обилие видов (и родов) триб *Arctotideae* и *Calenduleae* (с эндемичными родами, обязательными и в других трибах), а эндемичных видов больше всего в роде *Helichrysum* (из 500 видов — свыше 100 эндемики). Богато эндемичными родами (и видами) семейство бобовых, здесь относительно мало цезальпиниевых, особенно по сравнению с собственно тропической Африкой, семейство ирисовых, особенно род ирис, семейство злаковых и др.

Эмблемами флор отдельных областей можно считать семейство *Welwitschiaceae* — для Кару-Намибийской области (1 вид); семейство *Stangeriaceae* (1 вид рода *Stangeria*) и семейство *Rhynchochalcaceae* (2 вида из сложного родства в филуме *Murtagaceae* — *Melastomataceae*) — для Юго-Восточно-Африканской области; а семейство *Geissolomataceae* (1 вид), очень обособленный тип в филуме вересковых — для Капской области. Более богатые по числу видов семейства — *Brunniaceae*, *Renaeeae* и др. есть в двух–трёх областях.

В целом, в Южноафриканском царстве наблюдается развитие трёх основных флор — оригинальной южно-материковой, наиболее полно развитой в Капской области, древне-ксерофильной — в Намибии и Карру и тропико-субтропической, представленной особенно в Натале, но и в Трансваале, а также в лесах Книсны и Транскея, что вполне объясняет уникальное богатство этого флористического царства.

Австралийское флористическое царство (рис. 6). Австралия — самый маленький и обособленный континент, вместе с ближайшим островом Тасмания (около 7,7 км²) знаменит своей реликтовой фауной (утконос и ехидна, обилие сумчатых, отсутствие крупных хищников и копытных, совершенно особые змеи, богато развитое, но лишь одно подсемейство лягушек и т.п.). Большая часть Австралии — субтропики и тропики, умеренные территории — невелики.

Но флора Австралии столь же, если не более, самобытна и достаточно богата. Всего в Австралии — более 12 000 видов (правда, мы уже говорили о необходимости отделить от неё небольшую часть, и при этом отделении примерно 3 000 видов уходит из этой флоры). Но, в любом случае, не менее $\frac{3}{4}$ видов — эндемики, не менее 500 родов и 9–10 семейств эндемичны. Семейство *Tremandraceae* (более 40 видов в 3 родах) — характерно для всей Австралии, но большей частью для Юго-Запада (родство *Polygalaceae*?). Семейство *Gyrostemonaceae* (16 видов в 5 родах) — очень обособленное, скорее всего родственное *Carragaceae*, но сближают его и с *Sapindaceae*. Остальные семейства, главным образом, свойственны регионам Австралии.

Подчеркну, что во флоре Австралии — много древесных форм (настоящих деревьев, лесообразующих — не менее 930 видов!).

Крупнейшие семейства флоры Австралии — бобовые, их около 1 480 видов (особенно мимозовые и род *Acacia* — около 500 видов), миртовые — более 1 000 видов (в том числе *Eucalyptus* — 400 видов, но и *Leptospermum* и др.), протейные (660 видов в 35–38 родах, 200 видов *Grevillea*, 100 — *Hakea*, *Dryandra* — 60 видов), 10 родов — эндемичны; меньше сложноцветных (очень богато *Helichrysum* и его родство), затем — злаки, осоковые, орхидные (около 390 видов), эпакрисовые (в этом семействе 400 видов, более 300 — в Австралии, но ареал захватывает Юго-Восточную Азию до Индокитая, есть 1 род на Гавайях и 1 род представлен в Патагонии и на Огненной Земле), близки к *Ericaceae*, которых в Австралии нет (или почти нет). Далее — семейство гудениевых (300 видов в 17 родах и главным образом, в Австралии и Тасмании, но отдельные виды — от Южной Японии в Азии и Океании, есть в Африке и Мадагаскаре, есть и в Новой Зеландии). Очень характерно богатство рестиевых (как и в Южной Африке), питтоспоровых, но не менее характерны для Австралии целые «провалы» в распространении многих семейств, свойственных близким регионам. Здесь нет хвощей (!), нет *Theaceae*, *Muricaceae*, *Begoniaceae*,

АВСТРАЛИЙСКОЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

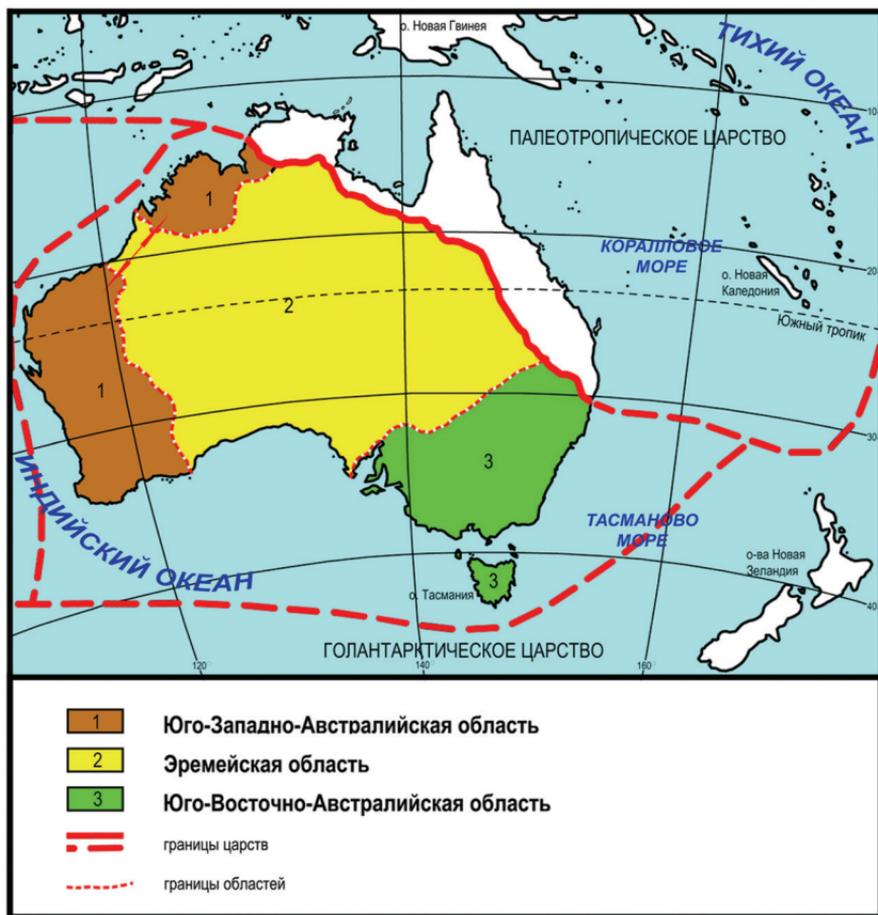


Рис. 6. Австралийское флористическое царство (по: Камелин, 2017а).

почти нет бамбуков (а злаков — до 450 видов!), нет представителей яблочных из *Rosaceae*; мало пальм (26 видов, и большей частью на северо-востоке, на юге; в Центральной Австралии — 1 вид, а в Западной — ещё до 10). Но в Австралии — 36 видов хвойных, главным образом, на востоке и в Тасмании, и они представляют 12 родов (6 эндемичных, особенно в Тасмании — *Microcachrys*, *Austrotaxus*). На большей части Австралии — *Callitris*, есть 2 вида *Araucaria* и 2 вида *Agathis*.

Очень важно сказать, что свойственное главным образом Австралии семейство Casuarinaceae (очень обособленное!), отсутствует в соседней Новой Зеландии, но хорошо представлено в Новой Гвинее и Новой Каледонии, а отдельные виды и на других островах Азии, 1 вид и на Мадагаскаре.

Флора Австралии в разных её частях — очень различна. Очень небольшая территория Юго-Запада — самая резко отличающаяся на континенте. Это **Юго-Западно-Австралийская область**. Собственно во флоре этой области до 3 000 видов и более $\frac{3}{4}$ их эндемичны. Эндемичны до 110 родов (*Actinostrobus* — 2 вида из хвойных). Эндемичны семейства Emblingiaceae, Eremosynaceae, Cephalotaceae, Stylobasiaceae, здесь, главным образом, Tremandraceae, *Dasypogon* (Dasypogonaceae), *Kingia* (Xanthorrhoeaceae), есть эндемичные виды саговников. Это — и основная область развития «квонгана». На территории же примерно до гор Дарлинг — богатство флоры достигает уже около 4 300 видов.

Юго-Восточная Австралия с Тасманией — **Юго-Восточно-Австралийская область** — главным образом, лесная область субтропических и саванновых (муссонных) лесов, саванн, а в горах — особые субтропические и теплоумеренные горные леса. Эта территория со значительно более богатой флорой (до 4 500 видов), но эндемизм здесь относительно меньший. Есть эндемичные семейства Baueriaceae (3 вида, родства Cunoniaceae), отмечу, что на востоке Австралии из родства Cunoniaceae ещё семейство Davidsoniaceae (1 род), представлен также очень обособленный род лиан — *Aphanopetalum* (из Cunoniaceae), а в Тасмании — семейство Tetracaeraceae (родства Escalloniaceae — Hydrangeaceae). Здесь основная территория распространения *Brunonia* (1 вид), близкого к Goodeniaceae, а также рода *Petermannia* (у А.Л. Тахтаджяна — особое семейство, но очень близкое к Smilacaceae в широком смысле слова, и к Philesiaceae (Чили) — в узком). Очень интересно, что семейство Eucyphiaceae (6 видов, родства тоже Cunoniaceae, главным образом, восточно-австралийско-тасманское, имеет 1 вид в Чили).

Тасмания — территория, главным образом, умеренной флоры, имеет хорошо выраженную высокогорную флору (есть сфагновые болота, влажный субтропический лес, 85 эндемичных высокогорных видов), и очень резко отличается её юго-запад (где большая часть эндемиков всего острова — более 120). Для этой области очень харак-

терно и развитие ряда субантарктических групп — это (*Nothofagus*), а из хвойных — *Diselma* (эндемичный), *Fitzroya*.

Северо-Запад и Центр Австралии — **Эремейская область (Эремея)** — обширная саванновая и пустынная территория. Флора этой области заметно беднее (не более 2 500 видов) и однообразна, однако, эндемизм этой флоры также значителен (видимо, не менее 40% видов, более 100 родов). Здесь особенно своеобразны маревые (эндемичные роды *Rhagodia*, *Euchlaena*, многие виды *Atriplex*, *Kochia*, *Bassia*). Своеобразны здесь злаки (многие из них колючи или жестколистны — *Anthistiria* — кенгуровая трава, виды *Spinifex*, *Triodia*, много видов ковылей — до 50 видов!). Много разнообразных сложноцветных. Есть несколько видов *Mesembryanthemum*. Одно семейство эндемично — *Dysphaniaceae* (родства *Chenopodiaceae*), которому свойственны особые типы зародыша (не кольцевой или спиральный, а почти прямой, чуть согнутый). Есть *Zygophyllum* (свой), один вид рода *Nitraria*. Есть 85 эндемичных родов, главным образом, из *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Gramineae*. Очень характерно широкое распространение здесь видов *Myoporaceae* (родство *Scrophulariaceae*, но совершенно особое) — из родов *Eremophila* (180 видов только в Австралии), *Myoporum* (32 вида, главным образом, Австралия, но и Юго-Восточная Азия, Гавайи, Новая Зеландия и остров Маврикий!).

Именно резко различная флора разных регионов обусловили высокое богатство Австралийского царства в целом.

Голантарктическое флористическое царство — единственное царство на земной суше, не имеющее сплошной связи между разбросанными по всему Южному полушарию частями (рис. 7).

Объединяются они, в основном, по умеренному (реже умеренно-субтропическому) характеру флор, наличию небольшого числа общих таксонов, объединяющих флоры наиболее удалённых — юг Чили — Патагонии и Новой Зеландии. Объясняют это обычно связью в довольно отдалённом времени (рубеж эоцен — олигоцен) через Антарктиду (которая не была покрыта сплошным оледенением).

Я провожу северные границы этого царства в Южной Америке (в Новом Свете) следующим образом: в Чили северная граница проходит примерно по 38° южной широты (а вернее, в более широкой переходной полосе 37–40° южной широты, где сочетаются элементы

флор Андийской и Бразильской областей Неотрописа и Южно-Чилийско-Патагонской области Голантарктиса). Примерно так же эта граница проходит в Андах Аргентины.

В Старом Свете наиболее крупными участками суши, относящимися к Голантарктическому царству, являются Северный и Южный острова Новой Зеландии, острова Кергелен и Стьюарт. Сюда же относятся острова Чатем и Баунти, Снэрс, Окленд, Кэмпбелл, Маккуори, Бишоп-энд-Клерк, принадлежащие Новой Зеландии, и острова Амстердам и Сен-Поль, Хард и Принс-Эдуард в Индийском океане.

Что же это за группы, связующие флоры? Это такие виды: *Blechnum penna-marina* (ещё Юго-Западная Австралия, Тасмания, Новая Зеландия и Южная Америка и Антарктические острова) и ещё до 3 видов папоротников, *Ranunculus acaulis*, *Geum parviflorum*, *Tillaea moschata*, *Callitriche antarctica*, *Taraxacum magellanicum*, *Cotula plumosa* (Антарктические острова и острова около Новой Зеландии), *Juncus scheuchzerioides* (Южная Америка — Фолькленды — острова около Новой Зеландии), *Carex trifida*, и ещё ряд злаков (от Южной Америки до Кергелена). Кроме перечисленных, ещё 2 вида кустарников — *Hebe elliptica*, *Coprosma elliptica* (Rubiaceae, также Юго-Восточная Австралия и Тасмания). Но при этом роды *Coprosma* (90 видов Малазия, Пацифика, Австралия), *Hebe* (75 видов Южная Азия, Австралия, но, главным образом, Новая Зеландия и Южная Америка). Это роды *Colobanthus* (Caryophyllaceae, 20 видов, в том числе Анды, Юго-Восточная Австралия, Тасмания), *Pseudopanax* (Araliaceae, 6–10 видов), *Azorella* (Umbelliferae, 70 видов, до Колумбии и Эквадора), *Mida* (Santalaceae, 2 вида, Хуан-Фернандес — Новая Зеландия), *Jovellana* (7 видов) и *Ourisia* (25 видов, в том числе Анды и Тасмания) — оба Scrophulariaceae, *Hypsela* (Campanulaceae, 5 травянистых лиан, Восточная Австралия), *Phyllachne* (Stylidaceae, 4 из 170 видов в семействе, Юго-Восточная Азия — Австралия, Новая Зеландия и 1 вид до субантарктической Южной Америки), *Selliera* (5 видов, субантарктическая Южная Америка, Тасмания, Новая Зеландия, из семейства Goodeniaceae — 16 родов и 430 видов, главным образом, Австралия, и немногие — Юго-Восточная Азия, Океания), *Luzuriaga* (Philesiaceae, 3, до Перу), *Rostkovia* (остров Тристан-да-Кунья) и *Marsippospermum* — оба Juncaceae.

Ещё более обособлены роды *Laurelia* (Monimiaceae, 2 вида, Перу — Чили — Новая Зеландия), *Eucryphia* (Eucryphiaceae, из

ГОЛАНТАРКТИЧЕСКОЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО



Рис. 7. Голантарктическое флористическое царство (по: Камелин, 2017а).

родства *Cunoniaceae*, 6 видов, Чили, Тасмания, Юго-Восточная Австралия), *Griselinia* (*Griselinaceae* (*Cornaceae* s. l.), 7 видов — двудомные деревья и кустарники, Чили, Юго-Восточная Бразилия — Новая Зеландия и остров Стьюарт), *Tetrachondra* (*Tetrachondraceae*, 2 вида, Патагония — Новая Зеландия), *Donatia* (*Donatiaceae* (ближе к *Stylidiaceae* — *Campanulales*), 2 вида, Чили, Новая Зеландия, Тасмания, Австралия). Есть ещё ряд групп в родах *Caltha*, *Ranunculus*, *Stellaria*, *Draba*, *Saxifraga*, *Veronica* etc. Ранее нередко указывалась ещё *Gunnera* (*Gunneraceae* — *Haloragidales*, 40 видов; у Тахгаджана — ближе к *Saxifragales*, как и у Дальгрена; по Кронквисту и Торну — в *Haloragaceae*; гигантские травы, иногда вьющиеся; Малазия, Тасмания, Гавайи — Южная Африка, Южная Америка, Антарктические острова, к северу до Колумбии).

Этого не так и много для обоснования царства, где флора, хотя и не богата, но всё же, видимо, даже в минимальных границах не менее 5 700 видов (юг Чили — Патагония — около 3 500 видов, Новая Зеландия — почти 1 900 видов и на островах ~200 видов). В списке, приведённом выше, строго эндемичных общих родов всего 4!

Между тем, отдельные, сюда относящиеся территории, обладают очень резко отличающимися их наборами эндемичных родов (и даже семейств!).

Южно-Чилийско-Патагонская область (с Антарктическими и Фолклендскими островами) характеризуется эндемичными для Чили семействами Aехtoxicaceae (1 вид, родство Euphorbiaceae), Tribelaceae (1 вид, родство Escalloniaceae — Saxifragales), Francoaceae (2 рода, 2 вида, Saxifragales), Tесophilaeaceae (3 рода, 8 видов, Liliaceae s. l.) — не эндемично, но важно; эндемично семейство Malesherbiaceae (35 видов, но есть и в Перу — Северо-Западная Аргентина, родство Passifloraceae!).

Из ещё ряда важных семейств отметим — в субтропической пустыне между Монте и Чако в Аргентине эндемичное семейство Halophytaceae (близкое к маревым и фитолакковым, 1 вид). Семейство Gomortegaceae (с 1 видом в Северном и Центральном Чили) близко к семейству Monimiaceae. В Центральном Чили также род *Peumus* (особое подсемейство Monimiaceae, 1 вид). В Тропической Америке — род *Siparuna* (иногда тоже особое семейство, близкое к Monimiaceae, 150 видов, остальные ~ 300 видов и ~ 30 родов — в тропиках обоих полушарий). Семейство Misodendraceae (11 видов *Misodendrum*, почти эндемично). Семейство Vivianiaceae (30 видов, Чили — Южная Аргентина, но и Южная Бразилия) — близкое к Geraniaceae (в Чили и Аргентине эндемичный род Geraniaceae — *Wendtia*). Семейство Calyceraceae (6 родов и 55 видов — Центральная и Южная Америка, 2 эндемичных рода в области — *Calycera*, *Moschopsis* с 18 видами). Семейство Philesiaceae (2 эндемичных рода — *Lapageria*, *Philesia* — юг Чили) — лиано-кустарниковые типы Smilacaceae s. l., параллель в Австралии — *Petermannia* (в тропиках Smilacaceae s. str.: *Smilax*, *Heterosmilax*, *Pseudosmilax* — Тайвань). Семейство Alstroemeriaceae (Южная Америка, но в Чили — 1 эндемичный род *Leontochir*, и в Северо-Западной Аргентине — род *Schickendantziella*). Семейство Lardizabalaceae (очень древний тип — 8 родов, 21 вид), Гималаи — Китай (*Akebia*, *Holboellia*, *Stauntonia*, *Sinofranchetia*, *Decaisnea*), (Южная Бирма — Индокитай — Южный Китай — род *Parvatia*) и 2 рода в Центральном Чили — *Lardizabala*, *Boquila*.

Есть смысл помянуть и о ряде эндемичных родов (их здесь более 150!). *Barneoudia* (3 вида), *Hamadryas* (5) — из Ranunculaceae;

Holmbergia (Chenopodiaceae, Уругвай — Аргентина) — родство *Rhagodia* (Австралия), из Frankeniaceae (*Niederleinia*, 3 вида, Патагония, и некоторые виды *Frankenia*), Rosaceae (*Quillaja*, *Kageneckia*), Zygophyllaceae (*Pintoa*, *Metharme*), *Scyphanthus* (Loasaceae), многие Asteraceae, Сactaceae, Ариaceae, Solanaceae, Alliaceae. Наконец, эндемичны хвойные — *Saxegothaea* (Podocarpaceae), *Austrocedrus*, *Pilgerodendron*, *Fitzroya* (Cupressaceae).

Таким образом, это очень хорошо характеризуемая по оригинальным элементам флора, но совершенно не ясны её границы не только с Андийскими флорами, но и с флорами Бразильского нагорья и Гран-Чако (т.е. с типичным Неотрописом) — особенно в наборе групп ксерофильных растений.

Новозеландская область. Флора Новой Зеландии и части прилегающих островов и архипелагов — значительно беднее. Здесь примерно 2 000 видов аборигенных (и до 3 000 видов — в целом), из числа аборигенных видов — около 1 300–1 400 эндемичны. Несколько более 50 родов эндемичны, и есть некоторые эндемичные семейства. Есть и в этом случае огромная трудность — на Северном острове Новой Зеландии трудно определить рубеж тропических и субтропически-умеренных флор. Между тем, флора эта очень сложная.

Тропические (главным образом, малезийские и папуазийско-меланезийские) элементы сосредоточены исключительно в северной части Северного острова и на островах Трёх королей. Среди них *Macropiper*, *Metrosideros* (Myrtaceae, 50 видов — Малазия, Океания до Гавайёв, 1 вид — Южная Африка), *Dactylanthus* (Balanophoraceae, родство в Тропической Америке), *Homalanthus* (Euphorbiaceae), *Dysoxylum* (Meliaceae, 75 видов, главным образом, Малазия), *Elaeocarpus* (Elaeocarpaceae — Malvales, 60 видов, тропики, без Африки), *Alectryon* (Sapindaceae), *Planchonella* (Sapotaceae, 60 видов, Восточная Азия — Полинезия), *Parsonsia* (Aprocynaceae), *Tecomanthe* (Bignoniaceae), *Rapanea*, *Elingamita* (Myrsinaceae), мангровые — *Avicennia resinifera*, папоротники *Cyathea*, *Dicksonia*, *Davallia*, *Loxonia* (Loxonaceae — Новая Зеландия — Тропическая Америка) и др., пальмы *Rhopalostylis* (Новая Зеландия, Чатем, Норфолк, Кумандек), *Freycinetia* (Pandanaceae — 175 видов, главным образом, Восточная Азия, Малазия), ряд орхидных, лавровые — *Beilschmiedia tarairi*, *Litsea calicularis*; *Paratrophis smithii* (Moraceae), виды рода

Alseuosmia — более близки к папуазийским и новокаледонским видам. *Knightia excelsa* (Proteaceae, небольшой новокаледонский род).

Довольно велика на Северном острове и доля групп, близких с Австралией — *Phebalium* (Rutaceae, 45 видов, Австралия — Новая Зеландия), *Dracophyllum* (Ericaceae, 48 видов, Австралия — Новая Зеландия), *Coprosma* (Rubiaceae, 90 видов, Малазия, Австралия — Океания — Новая Зеландия), *Olearia* (Compositae, 130 видов, Новая Гвинея — Австралия — Новая Зеландия), *Hebe* и *Parahebe* (Scrophulariaceae), *Meryta* (Araliaceae), *Pittosporum* (Pittosporaceae). Есть в северной части Новой Зеландии виды и австралийского родства: из Proteaceae (*Persoonia toru*, в роде 60 видов в Австралии и 1 вид в Новой Зеландии), из семейства Hydatellaceae (родства Commelinales — Restionales, 2 рода, 7 видов, Австралия — Новая Зеландия). 2 вида *Hydatella* также растут здесь.

Но в Новой Зеландии нет *Casuarina*, *Eucalyptus*, *Acacia*, на каком основании обычно считается, что эта флора резко обособлена от австралийской. В богатом наборе хвойных Новой Зеландии также есть группы, связывающие её с тропическими территориями Новой Гвинеи, Австралии и Новой Каледонии — *Agathis*, *Phyllocladus*, *Libocedrus* (последний имеет родство и в Америке), но часть видов *Podocarpus* и *Dacrydium* имеют более близкое родство в Чили и Андах вообще, а также в Тасмании. Они на Северном острове связаны, главным образом, с горами. Араукарий в Новой Зеландии нет.

В тропической части острова есть и одно эндемичное семейство Ixerbaceae (род *Ixerba* из Saxifragales s. l. сближался с родом *Brexia* с Мадагаскара, но далёк от него).

Совершенно иной флорой характеризуются южная часть Северного острова Новой Зеландии и Южный остров, а также крупный остров Стьюарт и мелкие острова — Те-Сиерс, Окланд, Баунти, острова Антиподов, Кэмпбелл. Это, главным образом, горные территории (на Северном острове до 2 797 м высотой, на Южном — до 3 764 м). Большая часть — лесная, но и луговая (туссоковая). Здесь преобладают умеренные голантарктические и палеоновозеландские элементы. Нет на этой территории ни одного эндемичного папоротника или хвойного. Но среди цветковых эндемиков не менее 70%. Около 25 эндемичных родов, в том числе *Ischnocarpus*, *Pachycladon*, *Notothlaspi* (Cruciferae), *Chordospartium*, *Corallospartium*, *Notospartium* (Fabaceae), *Lophomyrtus*, *Neomyrtus* (Myrtaceae), *Stilbocarpa*

(Araliaceae), *Lignocarpa*, *Scandia* (Umbelliferae), *Pachystegia*, *Leucogenes*, *Kirkianella*, *Raoulia*, *Haastia* (Compositae), *Aporostylis* (Orchidaceae). Есть и одно субэндемичное семейство — Нectorellaceae (родства Portulacaceae); род *Hectorella* (Новая Зеландия) и род *Lyallia* (остров Кергелен). Очень интересны связи некоторых из родовых эндемиков. Все, например, эндемичные роды бобовых принадлежат к трибе *Carmichaelieae* (род *Carmichaelia* — крупнейший из них — 38 видов, все, кроме одного, с острова Лорд-Хау, Новая Зеландия). Группа эта параллельна *Galegeae* (главным образом, голарктическая, но и в Южной Америке, в Австралии — род *Clianthus*, очень резко отличающийся). *Pachystegia* — это эндемичный род, родства *Olearia* (т.е. Новая Гвинея, Австралия, Новая Зеландия и окружающие острова, очень много видов). *Raoulia* (20 видов!) и *Haastia* (3 вида) — растения-овцы (Compositae — *Inuleae*) имеют родство с родом *Ewartia* (5 видов, Юго-Восточная Австралия — Новая Зеландия), а отдалённое — род *Leontopodium* с *Gnaphalium*, *Helichrysum*. Есть здесь и ряд родов эндемичных в целом для Новой Зеландии — *Carmichaelia*, *Parahebe* (11 видов), *Oreostylidium* (Stylidiaceae, 1 вид), *Phormium* (2 вида, 1 из них — на острове Норфолк) — особое семейство Phormiaceae (или подсемейство лилейных).

Много эндемичных видов в родах, главным образом, голарктических — *Ranunculus*, *Geranium*, *Epilobium*, *Gentiana*, *Myosotis*, *Euphrasia*, *Plantago*, *Senecio*, *Luzula*, *Carex*, *Poa*. Но столь же много эндемиков и в группах голантарктических. Леса этих районов составлены видами *Notofagus* (в роде 35 видов в Новой Гвинее, Новой Каледонии, умеренной Австралии и Тасмании и в умеренной Южной Америке; в Новой Зеландии — 6–7 видов). Многочисленны эндемики в родах *Colobanthus* (Caryophyllaceae), *Acaena* (Rosaceae, 100 видов от Калифорнии и Гавайев до юга Америки и Новой Зеландии), *Schizeiloma* (Umbelliferae, 11 видов, Новая Зеландия, Австралия; 1 вид — Южная Америка, а близкие роды *Diplaspis* — в Юго-Восточной Австралии и *Huanaca* — Чили — Патагония), *Hebe*, *Olearia*, *Abrotanella* (Compositae, *Inuleae*, 16 видов, от Новой Гвинеи и Австралии до Новой Зеландии и Южной Америки), *Astelia* (Liliaceae, 36 видов, Гималаи — Япония, Китай — до Новой Зеландии), *Uncinia* (Syringaceae), но также и в родах с чисто австралийскими и австралопапуазийскими связями — *Pittosporum*, *Dracophyllum* (Eragraceae), *Pimelea* (Thymelaeaceae, 80 видов, главным образом, Австралия, но и

Тимор), *Aciphylla* (Umbelliferae, — 39 видов, колючие каменные подушки, главным образом, Новая Зеландия, но 3 вида в Австралии), *Anisotome* (Umbelliferae, 13 видов, Новая Зеландия, но и субантарктические острова), *Coprosma* (Rubiaceae), *Celmisia* (Compositae, *Astereae*, 61 вид, из них 58 — в Новой Зеландии и 3 — в Австралии).

Нельзя не вспомнить ещё ряд важных особенностей флоры Южного острова и умеренной Новой Зеландии — род *Pseudowintera* (Winteraceae) есть здесь в лице одного из трёх видов, представлен здесь и род *Pseudopanax* (6 видов — Новая Зеландия и Чили). На острове Чатем, флора которого ближе именно к умеренной Новой Зеландии, есть 2 эндемичных рода. Род *Coxella* — близок к *Aciphylla*, а род *Myosotidium* — исключительно своеобразный, может быть связан лишь с азиатскими бурачниковыми.

Наконец, надо сказать о том, что среди, главным образом, вечнозелёных южнобуковых и дакридиевых лесов есть участки листопадных роц (их образует дерево из мальвовых — *Hoheria populnea*, один из трёх видов эндемичного новозеландского рода).

Флора субантарктических островов не может быть сравнена в полном объёме ни с южно-чилийско-патагонской, ни с новозеландской. Эти острова бедны. На Фолклендских островах — 163 вида (14 эндемиков). Бóльшая часть видов — огнеземельско-патагонские. На острове Южная Джорджия 25 видов (1 эндемик) — они тоже южноамериканские, главным образом, на Южно-Шотландских островах — 2 вида (*Colobanthus quitensis*, *Deschampsia antarctica*), но мхов и лишайников здесь немало (и они оригинальны).

На острове Тристан-да-Кунья (почти в равном расстоянии от Африки и Южной Америки) флора состоит из 44 видов цветковых, а на острове Хоф — 32 вида цветковых и 28 видов высших споровых (главным образом, папоротников). Наличие *Phyllica arborea* и *Pelargonium acugnaticum* (Rhamnaceae) — говорит об африканских связях, *Peperomia berteroaana* — связывает эту флору с островами Хуан-Фернандес. Остальные виды, главным образом, общие для умеренной Южной Америки и Южной Австралии, Тасмании, Новой Зеландии и её южных островов.

Флора островов Кергелен (29 видов сосудистых растений), островов Амстердам и Сен-Поль (17 видов) и островов Принс-Эдуард (19 видов) — очень пестра. Большей частью это группы, родственные либо Новой Зеландии, либо Антарктике и Южной Америке,

но есть и кое-что интересное. На островах Кергелен, кроме *Lyallia kerguelensis* (Hectorellaceae), эндемичен один из примитивнейших типов Cruciferae — *Pringlea antiscorbutica*, а также огромную роль играет подушковидное зонтичное *Azorella selago* (это, главным образом, род Анд, но есть и на Фолклендских островах, и части других субантарктических островов).

Когда-то лес покрывал большую часть крупных островов, но и теперь он ещё кое-где развит. Образуют его крупные деревья *Myrceugenia fernandeziana*, *M. schulzii* с *Zanthoxylum mayu*, *Drimys winteri*, *Coprosma pyrifolia*, *C. hookeri*, видами *Colletia* (Rhamnaceae), *Azara* (Flacourtiaceae), *Ugni*, *Nothomyrcia* (Myrtaceae), *Rhaphithamnus* (Verbenaceae), *Sophora*, *Santalum*, *Escallonia*, пальмой *Juania australis*. Характерны крупные травы *Gunnera*, виды *Peperomia*, эндемичные бромелиевые. Часть островов покрыта злаковниками (есть и 3 эндемичных рода злаков). Виды голантарктические развиты на этих островах, главным образом, на горных вершинах.

Флора Голантарктики — очень важна. Это ведь вторая, в основном независимо развившаяся умеренная флора. У неё довольно яркие неотропические связи, а отчасти и южно-палеотропические — для Новой Зеландии. Но большую часть этой флоры из тропиков вывести очень непросто (или даже невозможно). Между тем, оснований для утверждений, что могли быть какие-то условия для быстрого расселения умеренных типов с севера (или наоборот), минуя тропики — нет. Связи юга и севера в умеренных флорах очень отдалённые (частью с промежуточными тропическими предковыми стволами). Всё это очень важно! Мы должны либо принимать гипотезу более позднего развития большей части видов тропиков, либо длительное развитие параллельной очень богатой флоры и на Антарктическом материке.

Голарктическое флористическое царство (Голарктика, Holarctis). Крупнейшее по площади из 6 царств флоры. По составу растений (прежде всего сосудистых) — очень богато. Голарктическое царство охватывает все пространство суши Северного Полушария (за исключением части Флориды в Северной Америке и Южной тропической Азии). На юге она граничит с Палеотропическим и Неотропическим царствами. Особенно сложно провести границу между голарктической Сахарой и аридными регионами тропического Сахеля в Северной Африке (рис. 8).

На территории Голарктического царства произрастает до 75 000 видов сосудистых растений (около 25% известного состава на Земле). Оригинальность флоры подчёркивается рядом эндемичных семейств. Часть их свойственна большинству регионов царства — коноплёвые (3 вида), пионовые (до 40 видов), диапензиевые, белозоровые, адоксовые, шейхцериевые; 5 семейств общи для Восточной Азии и Атлантической Северной Америки — Hydrastidaceae, Podophyllaceae s. str., Penthoraceae, Phrymaceae, Iteaceae, для Передней Азии и Пацифической Северной Америки — Datisceae. Ещё около 30 семейств цветковых растений, а также гинкговые и головчатотисовые из голосеменных — эндемичны в настоящее время для отдельных регионов Голарктики. Есть немного и семейств преимущественно голарктических, но заходящих (иногда далеко) в тропики по горам или околородным территориям. Это маковые, берёзовые, платановые, клёновые, водяниковые, грушанковые, синюховые, сушаковые; из хвойных — сосновые, из папоротников — вудсиевые (Woodsiaceae) и др.

Число эндемичных родов растений в Голарктике — очень велико. Но в Голарктике не представлены более половины семейств, характерных для тропиков — Piperaceae, Dilleniaceae, Ochnaceae, Passifloraceae, Begoniaceae, Bombacaceae, Dipterocarpaceae и др. Поэтому состав семейств здесь обеднён, а наиболее крупными семействами являются такие, которые свойственны всем континентам суши — сложноцветные, злаки, бобовые, орхидные, осоковые, розоцветные, гвоздичные, губоцветные, норичниковые, зонтичные и др. Богат в Голарктике и состав хвойных, хорошо представлены эфедры. На большей части Голарктики мало плаунов и папоротников (но число последних резко увеличивается в Китае). Довольно богато представлены мхи (до $\frac{1}{4}$ состава мировой флоры), но печёночники более бедны, чем в тропиках. Лишайников и водорослей — довольно много.

В связи с огромной площадью суши Голарктики в разных её регионах состав флоры очень различен. Здесь лучше, чем где-либо на Земле, выражена широтная почвенно-растительная зональность, и резче всего проявляется меридиональное (секторное) различие состава зон и подзон (в Северной Америке — зона прерий расположена субмеридионально). Большую площадь в Голарктике занимают горы, в том числе — высочайшие на Земле хребты Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Гиндукуша, Каракорума и Гималаев, а также горные

страны Альп, Кавказа, Южной Сибири, Северо-Западного Китая, Западного Китая, Кордильеры и Скалистые горы Северной Америки, где флора очень богата в связи с резко выраженной высотной поясностью. Но в Голарктике находятся и крупнейшие равнины и плато различной высоты (в том числе — высокогорное плато Тибета), где флора сильно обеднена. В связи с этим — только в Голарктике наблюдается полный спектр типов растительности от крайне холодоустойчивых в Арктике или высокогорьях через умеренные, теплоумеренные, жарко-умеренные до субтропических на юге. Здесь развиты тундры, тайга, широколиственные леса, степи, прерии, маквис, фригана и фриганоиды, разнообразные типы умеренных, теплоумеренных пустынь, своеобразные горные типы растительности — альпийские ковры, кобрезиевики, горные полусаванны и многие другие.

Исключительная пестрота растительного покрова Голарктики — следствие не только очень пёстрых ландшафтных, высотно-поясных, секторальных и зональных условий среды, это и результат своеобразных черт истории входящих в Голарктику территорий.

Около 200 миллионов лет назад (рубеж триаса и юры) на значительных пространствах здесь развивались очень теплолюбивые флоры из саговников и беннеттитов, папоротников и древних хвойных. Но на части территорий уже тогда самых теплолюбивых групп растений не было. Характер растительности здесь определяли хвойные и гинкговые.

Около 140 млн. лет назад территория Голарктики явно не была единой, её разрезали реликтовые пространства великого океана Тетис (весьма тёплого) и срединно-евразийский океан, отделявший Европу от Азии. Неоднократно (и на большие промежутки времени) Северная Америка совершенно не имела контактов на суше с Центральной и, тем более, Южной Америкой. Не было и всех окраинных морей востока Азии, а возможно, и северной части Тихого Океана, не было и великого Полярного (Ледовитого) океана.

Примерно около 120 млн. лет назад именно с территории Голарктики известны и первые остатки покрытосеменных, а с примерно 75–70 млн. лет назад здесь различаются более умеренные флоры севера и востока Азии и запада Северной Америки от субтропико-тропических флор Европы, Северо-Западной Африки, Юго-Западной Азии и южной части Северной Америки. Около 40 млн. лет тому назад на пространстве Голарктики резко различаются флоры хвой-

но-широколиственных комплексов растительности (флоры «Тургайского типа»), аридно-субтропические (флоры «Туркменского типа»), субтропико-тропические комплексы лавролистных лесов (флоры «Полтавского типа») и субтропические флоры запада Северной Америки («Мадро-третичные» флоры). Именно эти флоры стали основой современной флоры Голарктики.

Но в период от 2 млн. лет назад до примерно 20 000 лет назад на территории Голарктики произошли резкие изменения. Значительные пространства были охвачены оледенением, ещё на больших пространствах развилась вечная мерзлота почвогрунтов. Общее похолодание началось ещё раньше в связи с вздыманием гор, крупные территории в связи с этим резко дифференцировались на повышено влажные и сухие, к тому же, общая площадь суши здесь явно увеличилась, хотя в районах Арктики и притихоокеанских стран она затем резко уменьшилась. Вследствие этого, флора Голарктика — наиболее изменённая на больших пространствах флора Земли.

Что отличает эту флору? Во-первых, ничтожная роль тропических элементов (семейств, родов), во-вторых, наличие значительного числа групп, связанных, главным образом, с Голарктикой (чаще родов и групп родов, чем семейств), в-третьих, развитие на больших пространствах бедных, однообразных флор.

На территории Голарктики А.Л. Тахтаджян выделяет три подцарства — Бореальное (в Евразии и Америке), Древнесредиземноморское (в Южной Евразии и Северной Африке) и Мадреанское (в южной части Притихоокеанской Северной Америки). Я считаю, однако, что следует выделять и Восточно-Азиатское подцарство, характеризующееся самым мощным эндемизмом (особенно семейственным). Число областей разными авторами принимается тоже по-разному.

Обзор подцарств лучше всего начать именно с **Восточно-Азиатского** — самого богатого и оригинального.

Единый регион Восточной Азии охватывает Гималаи (и пригималайские страны от Юго-Восточного Афганистана и Северо-Восточного Пакистана) и Трансгималаи, Южный Тибет, Ассам и Верхнюю Бирму, Китай (кроме центрально-азиатской и тропической частей), Японию, Корею и южную часть Дальнего Востока России. На этой территории растёт около 25 000 видов сосудистых растений. Здесь около 23 эндемичных семейств и свыше 350 эндемичных родов. Число эндемичных видов — около 15 000.

Очень многие группы во флоре Восточной Азии развиты удивительно богато (род *Rhododendron* — свыше 750 видов из 850, *Primula* — более 400 видов из 500, *Pedicularis* — около 370 видов из 450, *Saussurea* — не менее 300 видов из 370, *Corydalis* — более 250 видов из ~350, *Impatiens* — более 500 видов из ~850, *Acer* — около 150 видов из 200).

Именно в Восточной Азии — современные центры многообразия этих и многих иных групп (например, Schisandraceae, Actinidiaceae). Но в Восточной Азии немало и реликтовых (часто монотипных) групп неясного родства, явно сохранившихся именно на этой территории от прошлых богато развитых групп. Недаром на территории Восточной Азии нередко и хорошо различимые в других регионах группы сливаются воедино (*Betula* — *Alnus*, *Prunus* — *Padus* — *Laurocerasus* — *Cerasus* — *Louiseania*, *Sorbus* — *Pyrus* — *Malus*, *Quercus* — *Lithocarpus*).

Территория Восточной Азии замечательна и тем, что здесь в Голарктику широко внедряются многие тропические группы, причём нередко — дающие здесь мощные центры видообразования. В Восточной Азии эндемичными родами представлены Saururaceae, Menispermaceae, много родов Theaceae, Styracaceae, Melastomataceae (не менее 15 эндемичных родов!), Sapindaceae, Araliaceae, Аросунасеае, Asclepiadaceae, Rubiaceae, Gesneriaceae (не менее 20 эндемичных родов), Acanthaceae (до 20 эндемичных родов). Есть здесь эндемичные роды пальм (*Trachycarpus*, *Wallichia*, *Guihaia*). Многими видами и родами представлены Lauraceae, Annonaceae, Moraceae, Urticaceae, Symplocaceae, Sterculiaceae, Verbenaceae, Zingiberaceae (есть эндемичные роды, например, *Roscoea*) и др. На северных рубежах здесь представлены Nepenthaceae (Кхаси), Saururaceae, Avertroaceae (близкое к Oxalidaceae), Elaeocarpaceae, Bombacaceae, Begoniaceae, Podostemaceae, Meliaceae, Sabiaceae, Pittosporaceae, Stemonaceae, Burmanniaceae, Apostasiaceae, Podocarpaceae, ряд мангровых типов, Pandanaceae, а также эндемичные для Южной Азии семейства Sladeniaceae (родство Theaceae), Pentaphragmataceae, Ancistrocladaceae (родство Dipterocarpaceae), Daphniphyllaceae, Carlemanniaceae, Pentaphragmataceae, Petrosaviaceae, Plagiopteroneaceae (близкое к Elaeocarpaceae), Rhodoleiaceae (родства Hamamelidaceae). Но сливается и «экология» разных групп (*Leontopodium*, *Gnaphalium*).

Восточная Азия — очень цельный регион, однако всё же в нём хорошо выделяются две крупных области: *Сино-Гималайская* (с Верхней Бирмой, Южным Тибетом и Юго-Западным Китаем) и обширная *Сино-Японская*, границы которой от тропиков до тепло-умеренных юга Дальнего Востока России и Северной Кореи. Судя по эндемичным семействам и родам — это особые области.

Сино-Гималайский регион состоит не менее чем из четырёх провинций (*Западно-Гималайская*, *Гималайско-Южно-Тибетская*, включая Кхаси и Ассам, *Юньнаньская* и *Сикан-Сычуаньская*), а Сино-Японский регион — не менее чем из девяти провинций: *Дауро-Монголо-Маньчжурской*, *Амурской*, *Сахалино-Хоккайдской*, *Северо-Китайской*, *Корее-Японской*, *Рюкю*, *Тайваньской*, *Фуцзяньской* и *Центрально-Китайской*. Все они хорошо обособлены по составу эндемичных родов (а некоторые — и семейств).

Большую часть южных территорий Голарктики, пограничных с Палеотрописом, а на протяжении более чем 3 000 км и с Восточно-Азиатским подцарством, занимает **Древнесредиземноморское подцарство** Голарктики. Число видов во флоре Древнего Средиземья вполне сравнимо с Восточной Азией, а может быть, даже несколько больше, во всяком случае — не менее 25 000 (возможно, что при узком понимании видов даже около 30 000). Из них — не менее 60% эндемиков. Число эндемичных родов даже большее — около 550. Но число эндемичных семейств здесь несравненно меньше, причём ни одно из этих семейств не охватывает всю территорию Древнего Средиземья. Строго эндемичны всего два семейства — *Synoptigiaceae* (паразитные растения, 2 вида, положение в системе неясно) и *Arphyllanthaceae* (1 вид, Западное Средиземноморье). Семейство *Punicaceae* — почти эндемично для Древнего Средиземья, но один вид — эндемик острова Сокотра (южнее Аравии). Три семейства, по большей части развитые в пределах Древнего Средиземья, представлены отдельными видами и в Восточной Азии или в некоторых районах Бореального подцарства — *Huracoaceae*, *Theligonaceae*, *Viebersteiniaceae*. В Бореальное подцарство отчасти выходит и единственный вид семейства *Tetradiclidaceae*.

Флора Древнесредиземноморского подцарства — пример вторичной контактной флоры, возникшей при взаимодействии на большом пространстве двух (или трёх) предшествующих резко различных флор: мезофитной, главным образом, флоры предковой, для Вос-

точной Азии и Бореалиса и ксерофитной субтропико-тропической (а может быть, также и влажно-субтропической), исходно развивавшейся в Палеотрописе. Однако эти флоры при их контакте резко изменились, дали множество новых оригинальных типов (в том числе гибридогенным путём). При этом основа флоры в целом ксерофильная или гемиксерофильная. Здесь сконцентрирована бóльшая часть видов многих крупных, по преимуществу голарктических, родов — *Astragalus* (~1 800 видов из 2 400), *Oxytropis* (более 250 из 320) из бобовых, *Allium* (около 400 видов из 660), *Hypericum*, *Silene*, *Scutellaria* (примерно 150 из 300), *Cirsium*, *Carduus*, *Cousinia* (бóльшая часть из 600 видов!), *Jurinea*, *Centaurea*, *Anthemis* и др.

В целом ряде семейств есть мощные многовидовые группы родов, связанные в развитии, главным образом, с Древним Средиземьем. Это *Galegeae*, *Genisteeae*, *Trifolieae*, *Cicereae* — из бобовых, *Anchuseae* — из бурачниковых, *Campanuleae* — из колокольчиковых, *Anthemideae*, *Calenduleae*, *Cynareae* — из сложноцветных. Особенно резко выделяется богатство типов в семействе Umbelliferae (более 130 эндемичных родов, целый ряд триб; например, *Coriandreae*) и в семействе Cruciferae (более 100 эндемичных родов).

Отдельные регионы Древнего Средиземья очень резко отличаются друг от друга. Я выделяю сейчас на этой территории 3 области — **Макаронезийско-Средиземноморскую, Переднеазиатскую и Сахаро-Гобийскую**, но многие авторы выделяют ещё отдельно Макаронезийскую область (~ 40 эндемичных родов) и Центрально-Азиатскую (около 10 эндемичных родов), а Переднеазиатскую область называют по-иному (у Тахтаджяна — это бóльшая часть Ирано-Туранской области). В составе областей выделяют немало подобластей. Я выделяю 2 подобласти в Макаронезийско-Средиземноморской (Макаронезийская и Средиземноморская), 2 подобласти в Переднеазиатской (Анатолийско-Иранская и Туркестано-Пригималайская) и 2 подобласти (Сахарскую и Турано-Гобийскую) в Сахаро-Гобийской области. Все они очень хорошо различимы по составу эндемичных родов. Богатейшие же — Средиземноморская, Анатолийско-Иранская и Туркестано-Пригималайская подобласти — характеризуются каждая более чем 100 эндемичными родами. Ещё более сложную картину мы видим при разделении на провинции, причём в этом случае — для всех провинций мы знаем целые наборы эндемичных родов.

Аналогом Древнего Средиземья на территории Северной Америки является **Мадреанское** (или **Сонорское**) **подцарство**, охватывающее юго-западную часть Северной Америки в пределах США и части Мексики. Основа флоры этой территории — древнексерофитная, при этом на юге подцарства мы видим постепенный переход тропических и субтропических ксерофильных и гемиксерофильных типов в теплоумеренные. Однако этот переход идёт здесь на своеобразных горных пространствах, где сочетаются многочисленные пустынные территории, то обширные, то небольшие, и мощные горные хребты, где развиты богатые хвойные леса (но совершенно нет широколиственных лесов), а также прекрасно развиты прерии, различные кустарниковые сообщества, а выше — и высокогорная растительность. Кроме того, на значительных пространствах здесь господствует столь своеобразный тип растительности, как чаппараль.

Флора Мадреанского подцарства — очень оригинальна и богата. В целом, в её составе, видимо, около 10 000 видов, в том числе представители не менее чем 150 эндемичных родов и примерно 5 эндемичных семейств. Это резко обособленные аридные типы Fouquieriaceae (2 рода и 14 видов), видимо, параллельные Ericaceae, Simmondsiaceae (1 род и 1 вид), родства, возможно, Euphorbiaceae, Koeberliniaceae (1 род и 1 вид), родства Carragaceae, а также своеобразные тропические типы Crossosomataceae (3 рода, 10 видов), родства Dilleniaceae—Theaceae и Pterostemonaceae (1 род, 2 вида), родства Hydrangeaceae. Но здесь же развиты многие группы Papaveraceae — эндемичные роды *Hunnemannia*, *Meconella*, *Arctomecon*, *Canbya*, *Parrya*, *Platystemon*, *Romneya*, *Stylomecon*, *Dendromecon* (2 вида, вечнозелёные кустарники), а также *Bocconia* (заходит с юга, в том числе *B. frutescens* L., до 9 м выс.), *Eschscholzia* (субэндемик), *Argemone*. Целый ряд оригинальнейших типов Rosaceae [*Adenostoma*, 2 вида (особая триба), *Coleogyne*, 1 вид (особая триба), *Cercocarpus*, *Fallugia*, *Cowania*, *Chamaebatia*, *Chamaebatiaria*, *Purshia* и др.]. Особые группы Zygophyllaceae (*Larrea*, *Viscainoa* — из родства *Chitonioidae*).

В этом подцарстве — центр многообразия Hydrophyllaceae, а также Polemoniaceae. Очень богато и оригинально представлены сложноцветные (примерно 60 эндемичных родов!), исключительно своеобразные типы родства лилейных. Это драценовидные Nolinaceae (*Nolina*, 30 видов; *Dasylyrion*, 18 видов; *Calibanus* — 1 вид),

агавовидные (*Yucca*, *Agave* и эндемичный *Beschorneria*, 10 видов), большая часть видов *Calochortus* (сейчас рассматривается как особое семейство, 60 видов от Западной Канады до Гватемалы), также выделяемый в отдельное семейство *Hesperocallis* (1 вид), род *Leucocrinum* (сближается с азиатским *Hemerocallis*), особые группы луков (!). Наконец, здесь очень многообразны Сactaceae (эндемичный род *Carnegiea* — «Сагуаро»), имеются также и Bromeliaceae (*Navia*, *Hechtia*), есть особые Saururaceae (*Anemopsis*), Loasaceae (*Sympetaleia* — эндемичный род, *Loasa*), Tecophilaeaceae (*Odontostomum*), Palmae (*Washingtonia*), Lauraceae (*Umbellularia*), Bignoniaceae (*Chilopsis*). Сонора очень отличается от других аридных регионов по набору Chenopodiaceae: *Sarcobatus* (особая триба!), *Aphanisma* (1 вид, эндемик, родство — в Сино-Гималайском регионе), *Nitrophila* (8 видов, Сонора — Патагония, родство — в Австралии). Наконец, здесь замечательные реликтовые хвойные (*Sequoia*, *Sequoiadendron*).

Вообще, здесь немало и общеголарктических (но, как правило, с тропическими связями) групп: многообразны виды *Quercus* и *Pinus*, свои виды *Pistacia*, *Rhus*, *Arbutus*, *Platanus*, *Populus*. Именно в южной части Соноры, в Мексике, мы видим значительное число видов, близких к восточно-азиатским или атлантико-североамериканским (*Magnolia dealbata*, *M. schiedeana*, *Tilia longipes*, *Carya mexicana*, *Fagus mexicana*, *Myrica pringlei* и др.) или даже общих с флорой Атлантической Северной Америки (*Hamamelis virginiana*, *Fagus grandifolia*, *Carpinus caroliniana*, *Ostrya virginiana*, *Cercis canadensis*, *Nyssa sylvatica* и др.). И это притом, что здесь нет широколиственных лесов.

Многие группы этой флоры хорошо охарактеризованы в третичных «мадреанских» флорах (мадро-третичных), что позволяет говорить о том, что подобный тип флоры (правда, без большинства аридных типов) развивался на западе Северной Америки с палеогена. Но развивался он очень своеобразно, односторонне — в ксерофитном ряду, хотя и с сохранением некоторых голарктических мезофильных и тропических типов. Очень многие группы из состава Сонорских флор сыграли и видную роль в сложении флоры прерий.

Мадреанское (Сонорское) подцарство представлено, видимо, всего одной областью, и, возможно, не более чем двумя подобластями — *Северной* («Скалистых гор») и *Южно-Мадреанской* (Калифорнийско-Мексиканской). Однако из-за недостаточной изученности флоры Мексики, южные границы этого подцарства не вполне ясны.

Всю же северную часть суши — в Евразии севернее территорий Древнего Средиземья и Восточной Азии, а в Северной Америке — севернее и восточнее территории Мадреанского (Сонорского) подцарства, занимает обширное **Бореальное подцарство**. Оно резко разделяется на две области: *Арктобореальную* (на обоих континентах) и *Северо-Американскую*. Области эти резко различаются не только по обширности территории, но и по тому, что Арктобореальная — нигде не имеет контактов даже с субтропиками, а Северо-Американская — включает и субтропические районы, и на небольшом пространстве во Флориде граничит с тропиками. Однако, исключая субтропические районы, на остальной территории Северо-Американской области мы видим аналогичную Европе систему зон, только не широтно, а меридионально простирающихся. Сходны эти территории и в том, что на их значительных пространствах в плейстоцене совершались весьма сходные события, приведшие к резким изменениям флор.

Флора *Северо-Американской области* довольно оригинальна и богата. Здесь растёт не менее 7 000–7 500 видов сосудистых растений и более 100 эндемичных родов. Область делится на 2 подобласти и три хорошо различающихся провинции — *Каролинскую* (или *Юго-Восточную*), *Аппалачскую* и *Прерийную*. Наиболее богата флора её юго-восточной части — Каролинской провинции, где растёт не менее 5 000 видов, причём именно здесь имеется и единственное эндемичное семейство — *Leitneriaceae* (с единственным видом рода *Leitneria*, отдалённо родственным *Hamamelidaceae*). Немало здесь и эндемичных родов, причём многие из них с родственными связями в тропиках. Здесь растут пальмы (виды рода *Sabal*), *Taxodium distichum*, *T. ascendens*, вечнозелёные *Magnolia grandiflora*, *M. virginiana*, много эндемичных и резко обособленных групп сосен, дубов (вечнозелёных).

Расположенная севернее Аппалачская провинция существенно беднее (около 3 500 видов). Здесь нет уже ярко выраженных тропических типов, хотя отдельные виды есть (*Asimina triloba*). Но всё же здесь примерно 30 эндемичных родов. Часть этих родов обща с Каролинской провинцией. Ещё шире распространены общеголарктические роды *Fagus*, *Acer*, *Tilia*, *Ulmus*, *Castanea*, *Alnus*, *Aesculus*, *Betula*, *Populus*, *Allium*, представленные в Аппалачской флоре и эндемичными, и более широко распространёнными видами. Немало здесь и видов дуба, есть сосны и можжевельники, пихты и ели.

Флора Прерийной провинции считается наиболее молодой на континенте. В её составе около 2 500 видов (причём, строго эндемичных родов в этой флоре нет). Особенно много в составе видов, общих с Аппалачской провинцией, а на юге — с Каролинской провинцией и с прилегающими участками Мадреанского подцарства. Но всё же эндемичных видов в прериях немало, и среди них есть очень резко обособленные (и высокоадаптированные) типы, например, *Allium geyeri*.

В Северо-Американской области наиболее оригинальны такие типы растительности, как полидоминантные широколиственные леса, в том числе с вечнозелёным подлеском из субтропических элементов на юго-востоке, прерии — в центральных районах и горные полидоминантные.

В огромной **Арктобореальной** (или **Циркумбореальной**) **области** состав флоры далеко не мал (не менее 18 000 видов). Однако оригинальность этой флоры невелика. Лишь семейство Scheuchzeriaceae (1 вид рода *Scheuchzeria*) — почти эндемично для неё. Число широкораспространённых по всей области эндемичных родов также невелико (не более 40). Среди них много арктических, аркто-монтанных и таёжных типов. Однако значительно большее число родов, эндемичных для какого-либо региона, свойственны той или иной подобласти (или даже провинции), выделяемой на этом огромном пространстве.

Так для Европы в целом эндемичны роды *Lunaria* (Cruciferae, 3 вида, но нет в большей части Атлантической, Северной и Восточной Европы), *Soldanella* (Primulaceae, 10 видов, горы), *Sesleria* (Gramineae, 33 вида, заходит в Малую Азию), *Luronium* (Alismataceae, 1 вид, нет в Северной и Восточной Европе). Для Северной Европы эндемичен род *Chamorchis* (Orchidaceae, 1 вид), для Восточной Европы — горноскальный род *Schivereckia* (Cruciferae, 3 вида) и степной *Cymbochasma* (Scrophulariaceae, 1 вид). Но в отдельных регионах Европы есть и ещё немало эндемичных родов. Из Cruciferae — это *Rhizobotrya* (Альпы), *Hylandra* (Скандинавия), *Pseudovesicaria* (высокогорья Кавказа). Из Caryophyllaceae — *Petrocoptis* (Пиренеи), *Charesia*, *Petrocoma* (Кавказ). Из Umbelliferae — *Dethawia*, *Endressia*, *Thorella* (Пиренеи), *Hacquetia* (Альпы), *Hladnikia* (Балканы), *Agasyllis*, *Symphyloloma* (Кавказ) и др. Есть эндемичные типы Boraginaceae (*Halacsya* на Балканах, *Trigonocaryum* в Дагестане), Scrophulariaceae

(*Erinus* — Пиренеи — Альпы), Primulaceae (*Vitaliana* — Пиренеи — Альпы). Есть здесь и три эндемичных рода Gesneriaceae — *Ramonda* (Пиренеи, Балканы), *Jankaëa*, *Haberlea* (Балканы).

В Сибири немало и более широко распространённых эндемичных родов. Это и *Limnas* (Gramineae, 2 вида), *Macropodium* (2 вида) и *Stevenia* (5 видов) из Cruciferae, *Phlojodicarpus* (3–4 вида, от Урала) из Umbelliferae. Но и здесь преобладают эндемичные для более ограниченных территорий роды — *Pachyneurum* (Алтай, Саяны), *Borodinia* (от Прибайкалья до Джугджура), *Microstigma* (Алтай), *Redowskia*, *Gorodkovia* (Якутия) из Cruciferae, *Ledebouriella*, *Stenocoelium* (Алтай, Джунгария), *Sajania*, *Lithosciadium*, *Magadania* — из Umbelliferae, *Plumbagella* (Plumbaginaceae), *Claytoniella* (Portulacaceae), *Tridactylina* (Прибайкалье) из Compositae и др.

Крупный центр эндемизма свойственен горам от Южной Аляски до Каскадных гор и северной части Скалистых гор. Здесь особенно развиты эндемичные роды из Saxifragaceae (*Bolandra*, *Elmera*, *Tellima*, *Tolmiea*, *Suksdorfia*) и Monotropaceae (*Allotropa*, *Hemitomes*, *Pityopsis*, *Pleuricospora*), но также из Portulacaceae (*Lewisia*), Polemoniaceae (*Leptodactylon*, *Linanthastrum*), Hydrophyllaceae (*Romanzoffia*). Почти эндемичен для севера Америки род *Gymnadeniopsis* (Orchidaceae).

В разных регионах Бореального подцарства представлены многие роды, имеющие и восточноазиатские и, реже, североамериканские (атлантико-североамериканские и мадреанские) связи, например, *Chosenia* (Salicaceae), *Mitella* (Saxifragaceae), *Schephedia* (Elaeagnaceae), *Symphoricarpos* (Caprifoliaceae), *Cortusa* (Primulaceae), *Ledum* (Ericaceae) и др.

В связи со сложным распределением эндемиков ясно, что территорию Арктобореальной (или Циркумбореальной) области мы можем расчленять на многие более мелкие выделы. Только подобластей здесь не менее пяти. Это *Арктическая*, *Евросибирская*, *Восточно-Сибирская*, *Канадская* и *Степная*. В свою очередь, все подобласти разделяются на провинции, число которых в каждой подобласти различно и границы их могут проводиться по-разному. Богатство флоры здесь растёт к югу, а также — в горных системах, поэтому по числу видов подобласти заметно отличаются. В Арктической подобласти — около 2 000 видов, в Канадской и Восточно-Сибирской подобластях — примерно по 3 500–4 000 видов, в Евросибирской — не

менее 7 500 видов, и даже на небольшой территории Степной подобласти — до 4 000 видов.

Растительность Арктобореальной области очень своеобразна. Здесь развиты такие холодно-умеренные и умеренные типы растительности как настоящие тундры, пустоши (верещатники), торфяные болота, темнохвойные леса (тайга), боры, мелколистные леса, луга и наиболее богатые умеренные широколиственные (неморальные) леса, лугостепи и степи.

Как уже упоминалось выше, **районирование обширных территорий** (особенно субглобальных) по составу флоры сосудистых растений резко отличается от районирования территорий относительно небольших по площади (в том числе таких, как район, округ, провинция). Даже очень богатые по составу флор провинции в тропиках и субтропиках всё же возможно сравнивать друг с другом по составу видов — реальных природных объектов. Во-первых, во флористических округах одной провинции всегда не менее половины состава видов флоры будут общими (если степень изученности флоры примерно одинакова, и достаточно полна в отношении аборигенной части флоры). В соседних провинциях флоры тоже имеют в составе значительное число общих видов. Но, во-вторых, виды, составляющие флору, в этом случае мы характеризуем не только по таксономической принадлежности к тому или иному роду, а далее — к семейству. Мы можем охарактеризовать большую часть видов типологически по особенностям их экологии, по приуроченности к тем или иным фитоценозам, по особенностям их ареала, а также способам разноса диаспор, типам опыления, симбиоза с грибами или с азотфиксирующими бактериями и рядом других важных особенностей биологии видов.

На больших территориях (начиная с выделов, соответствующих флористической области, а тем более — подцарства и царства) даже в бедных флорах число общих видов с соседними областями (при правильном их ограничении) невелико, преобладают же виды, свойственные только этой области.

Ясно также, что и высшие единицы флористического районирования не совпадают с выделами климатического или географического

районирования, хотя сами виды растений значительно более точно и во всей совокупности факторов отражают именно биоклиматические возможности территорий, населяемых ими.

Ещё важнее тот несомненный факт, что границы высших подразделений флористического районирования суши — царств флоры — не определяются границами континентов суши. Так, крупнейший континент Евразия — это Голарктис и на юго-востоке Палеотропис. Северная Америка почти целиком Голарктис, но всё же часть Флориды — это Неотропис, а на западе субтропические Сонорские пустыни тоже очень незаметно переходят в неотропические. В Южной Америке проходят границы Неотрописа и Голантарктики. На территории Африки представлены Древнесредиземье Голарктиса, Палеотропис и Южноафриканское царство. И на самом маленьком континенте Австралии собственно Австралийское царство граничит на северо-востоке с территорией Древнеокеанического подцарства Палеотрописа. Что это значит? Конечно, это свидетельство длительного развития флор на континентах, причём практически на всех континентах это подтверждается и сохранением, а кое-где и значительным вторичным (кенозойским) разнообразием исходно мезозойских элементов флоры, а также ещё более разнообразными собственно кенозойскими элементами (разного возраста), нередко эндемичными для данного царства, а значит, по большей части, входившими в ядро флоры с момента её обособления. Но это также свидетельство того, что связи между континентами во время формирования флор царств были более тесными, что, в общем, допустимо при любом глобальном сценарии развития суши.

Глава 5. УЧЕНИЕ О ФЛОРОГЕНЕЗИСЕ (или флорогенетика)

По определению М.Г. Попова (1963) флорогенетика — та часть географии растений, которая изучает историю флор Земли, их зарождение, миграции и трансформации в связи с геологическими процессами, происходившими на Земле (иначе говоря — в связи с геоисторическими условиями).

Я определяю **флорогенетику** как науку о составе и происхождении флор в связи с эволюцией слагающих их растений в конкретных геоисторических условиях (Камелин, 1973).

Суть одна, но мой подход отличается тем, что я считаю флорогенетику наукой синтезирующей, обобщающей представления о реальной эволюции растений, которая идёт на разных уровнях организации живого (на популяционно-видовом, ценотическом и биотическом). Следовательно, это, в первую очередь, биологическая наука, а не только часть географии. На деле так понимал флорогенетический подход и сам М.Г. Попов. Он не раз писал, что реальная эволюция растений на Земле — процесс более сложный, чем те его части, которые изучают и генетики, и эволюционисты-морфологи, и собственно систематики, и даже палеобиологи. В своих работах я подчёркиваю, что в едином, по сути, процессе эволюции растений мы лишь условно выделяем филогенез (эволюцию видов), филоценогенез (эволюцию ценозов и ценотических структур) и флорогенез (эволюцию флор).

Эволюция — неотъемлемое свойство живой формы материи, основной процесс, который и определяет существование подобной формы организации материи. Развитие живых систем на любом уровне — это всегда трансформация и дифференциация. Живые системы — самовоспроизводящиеся на любом уровне организации. Поэтому трансформация и дифференциация их тормозится в самовоспроизводстве (копировании подобного себе). Смысл эволюции в замедлении энтропии (рассеивании) энергии в живых системах, а значит, — в наиболее полном освоении энергии, внешней по отношению к биосфере (и фитостроне), энергии солнечных лучей (космической), которая и удерживается на Земле всем разнообразием постоянно изменяющихся систем живой материи.

На разных уровнях организации живого можно выделить некоторые важнейшие явления, которые и определяют возможность познания эволюции.

На популяционно-видовом уровне для нас особенно важно следующее.

Филогенез — это генетически регулируемый процесс видообразования. Большая часть живого на Земле, в природе, дифференцирована на виды (генетически обособленные природные эволюционные единицы). Но у растений, однако, есть и другие формы структурной организации, обеспечивающее генетическое единство (клоны, изолированные популяции, комплексы агамных рас, например, у манжеток, комплексы различных форм сосуществования гибридных форм, рас, видов, вплоть до сингамеонов на уровне секций крупных родов или даже целиком — родов, состоящих из многих видов).

Возможность познания филогенеза основана на допущении, которое можно сформулировать так: чем резче различия видов (или иных эволюционных единиц), тем они дальше друг от друга, но — и от общих предков, причём, дальше и во времени, и по характеристикам занимаемого ими пространства.

На ценотическом уровне можно руководствоваться следующим: **филоценогенез** — это схоластически (вероятностно) и ценотически (в системе связей, определяемых в конкретных ценозах) регулируемый процесс саморазвития ценотических структур (индивидуальных ценозов, связанных на небольших отрезках времени на каком-то пространстве в сукцессионные системы — ряды, циклы). На больших отрезках времени познаваемы лишь срезы ценофилумов (стволов развития — генетических типов растительности). Чем более сходны эти ценофилумы, тем более вероятно, что они отражают сходное развитие.

На биотическом уровне мы руководствуемся следующим: **развитие биот** (биотогенез), т.е. развитие флор, фаун, микобиоты и микробиоты на тех или иных территориях — это **функция пространства, изменяющегося во времени**.

И процессы филогенеза и филоценогенеза на любом пространстве канализованы (направленно ограничены) параметрами среды, которые во времени изменяются с разной скоростью (часть быстрее, а часть медленнее, чем биологические объекты — виды, ценотические структуры и биота в целом). Биота в целом наиболее устойчива,

но в то же время различные элементы, её слагающие, постоянно (и с разной скоростью) изменяются.

Реально и ценотические, и биотические структуры — это множество видов. Значит ведущим процессом в любом случае должен быть филогенез. Но филогенез (видообразование) в большинстве случаев — процесс крупных отрезков времени (миллионов лет). И только потому, что в любой биоте есть виды разного возраста мы и получаем возможность сравнения их по временной (условно) шкале.

Вот почему **флорогенетика** — **наука синтезирующая**. Естественно, что факты, поставляемые ей систематикой растений, самые важные, но основной её объект — **флоры** (исторически закономерно развитые на той или иной территории в определённом отрезке времени).

Познаваемость явлений на разных уровнях организации различна. Наиболее трудно оперировать с явлениями ценотического уровня организации, к тому же теория филоценогенеза — наименее разработанная.

Флорогенетический метод познания эволюции живого М.Г. Попов в разных работах описывал по-разному. В книге «Основы флорогенетики» (1963) он выделял следующие положения:

- флорогенетика изучает флоры, флористические комплексы, состоящие из реальных видов (но и родов, семейств). Она изучает где, как и когда (почему!) образовалась любая из реальных систематических единиц, входящих в данный комплекс;
- для флорогенетики совершенно необходимо понятие об однородном природном районе и флористическом комплексе, связанном с таким районом;
- флорогенетика — до известной степени антагонист палеоботаники (которая редко имеет дело с историей видов!);
- задача установления филогении отдельных видов облегчается, если мы устанавливаем природный район и находим его характерный флористический комплекс. Тогда о происхождении видов мы можем судить по аналогии, и такие заключения являются вполне законными.

В работе «Опыт восстановления филогенетической истории семейства бурачниковых (*Boraginaceae s. str.*) на основе теоретических построений» (1983, на деле — ~50-е годы) Попов пишет так:

«Этот метод исходит из мысли, что реальная эволюция отдельных органических групп протекала в некоторых условиях внешней

среды, для наземных — в некоторых определённых частях суши... Границами распространения семейств, триб или родов являются, во-первых, зональные границы, во-вторых, внутри зон — границы между аридными (сухими) и гумидными (влажными) областями. Палеонтология показывает, а она это может доказать безупречно, что как зоны, так и гидротермические области в век покрытосеменных смещались на поверхности суши, мигрировали...

Комбинирование палеонтологического, географического и морфологического методов приводит к заключению, что развитие покрытосеменных флор шло от влажнотропической (меловой) к субтропическим (палеогеновым и неогеновым) и к холодным (неоген-плейстоценовым) [областям и флорам].

Вместе с миграциями зон и перемещениями аридных и гумидных областей мигрировали и соответствующие флоры...

Метод ... исходит из того, что областная флора (например, субтропическая гумидная флора северного полушария), раз образовавшись, уже сохраняла в дальнейшем свой характер. Эта флора мигрировала по лицу Земли, до некоторой степени изменялась, образовывала новые флоры, выделяла другие, но в целом сохранилась в богатом реликтовом состоянии, например, в Китае, юго-востоке Северной Америки. Определения возраста флор основаны на палеоботанических и палеогеографических фактах, не относящихся к бурачниковым, но мы переносим с некоторым основанием эти возрастные определения и на бурачниковые роды, если они являются характерными для этих флор. Это — метод суждения по аналогии...».

Оба эти объяснения — классический флорогенетический метод А. Энглера — М.Г. Попова. Он, прежде всего, филогенетический (систематический), но с оценкой таксонов по территориям, развивавшимся во времени (что и является заслугой Попова).

В работе 1973 г. я определял филогенетический метод несколько по-иному.

«Флорогенетика, как любая самостоятельная наука, имеет свой специфический метод познания изучаемых объектов. Этот метод заключается в том, что предполагаемый (и достаточно обоснованный всей совокупностью фактов) ход эволюции видов, слагающих флору данной территории, накладывается на предполагаемый ход изменений физико-географических условий территории обитания данной флоры, причём, наложение это происходит с взаимной проверкой

данных, как представляемых в отношении эволюции отдельных видов филогенетической систематикой, так и полученных от палеогеографии и других частных географических дисциплин данных по истории природы данной территории. Наиболее достоверными фактами при этом флорогенетика считает данные по вероятным путям эволюции специально изучаемых для этой цели групп родственных рас, одна или несколько из которых входят в изучаемую флору. Данные эти поставляются флорогенетике филогенетической систематикой растений. Но достоверность эти данные приобретают только тогда, когда они подтверждаются сравнением с данными по эволюции многих иных рас этой же флоры и соответствуют предполагаемым условиям географической обстановки в тот или иной отрезок времени для данной территории развития флоры. Флорогенетический метод, следовательно, предполагает двойную проверку тех или иных данных по отдельным расам — данных систематики и палеогеографии».

В более поздних работах я определял суть флорогенетического метода уже в тройном синтезе данных: по филогенезу групп (рас, видов), т.е. данных филогенетической систематики; по развитию территорий (и среды обитания) — данных палеобиологии и палеогеографии; по составу флор на однородных территориях — данных биогеографии-флористики. Повторение путей филогенеза в разных группах на одних и тех же территориях в какие-то отрезки времени — вот главное достоинство флорогенетического метода. А главный его недостаток — ограниченность применения на больших отрезках геологического времени (по рубежи палеогена и неогена, т.е. не более 20 млн. лет). На больших периодах времени мы теряем важнейшее — не можем оперировать составом флор на однородных территориях.

Разница между пониманием методов у меня и классиков, конечно, есть. Она объясняется тем, что я по-иному оцениваю автохтонное (на территории развития) развитие флор (считая, что это основной тип их развития, более весомый, чем миграции). Кроме того, я вооружён ещё и теорией филоценогенеза, которой классики не знали.

Рассмотрим в связи со сказанным выше некоторые источники информации флорогенетики. Сначала мы обратимся к наиболее прямым свидетельствам биологической, по- существу, науки — палеоботаники. Здесь для нас важно отметить развитие некоторых узловых разделов теории этой науки.

В 1946 г. наш крупнейший палеоботаник А.Н. Криштофович опубликовал важнейшую работу «Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и её основные факторы». Суть работы — оценить палеоботанические факты с точки зрения ботаника, знающего основные закономерности растительного покрова в современный период, флору и растительность в их отношении к среде обитания в современный период (а Криштофович, в отличие от современных палеоботаников, имел на то право, так как он поработал и как геоботаник, и как систематик современных растений). В этой работе он впервые выдвинул очень важное обобщение — представление о **полихронных флорах**.

Предпосылками к нему были следующие положения:

1) Геологи трактуют флоры прошлого в согласии со своей стратиграфией (стратос — слой), как особые, почти независимые комплексы, сменявшие друг друга. Филогения растений отрывается от природной среды (это влияние работ М.Г. Попова).

2) При изображении смен растительного покрова не различаются смены флор от смен растительности, процессы изменения состава растительных формаций («типов растительности»! — *Р.К.*) от эволюции растений, хотя эти процессы могут идти совершенно независимо. Четвертичные геологи и палеобиологи пытаются работать так, но увлекаются миграциями.

3) Смены растительности в истории играют преобладающую роль, показатели же морфологической эволюции занимают подчинённое положение, хотя, продолжаясь неуклонно миллионы лет, именно эта сторона эволюции является основной причиной дифференциации и изменения растительного мира Земного шара в целом.

Поэтому важнейшие этапы определяются морфологической эволюцией и последовательной сменой определённых флор.

Те устойчивые великие флоры прошлого, которые охватывали почти всю земную поверхность, Криштофович назвал «полихронными флорами». Их основные признаки — обширность распространения, однообразие состава, долговременность (в геологическом масштабе) существования, резкая систематическая обособленность (и морфологические определённые типы растительности), и их отчётливая смена в короткие промежутки времени (при отсутствии или бедности флор переходного типа). Кроме того, это преимущественно лесные типы растительности. В них почти не проявляются формации

растительности холодных климатов. И из-за лесного характера в них шли процессы угленакопления.

Но Криштофович предупреждал, что важнейшее следствие развития в полихронных флорах разных типов растительности таково: нельзя считать флоры одинакового состава обязательно синхронными, а разного состава — разновозрастными!

Таким образом, цель Криштофовича была — строго конкретная биотическая стратиграфия, отличающаяся от геологической (по слоям).

В «Курсе палеоботаники» (1957) Криштофович различал 7 полихронных флор:

- фикомикофитная (до девона),
- псилофитная (и археоптериевая) (девон),
- антракофитная (каламиты, лепидодендроны, папоротники) (до ранней перми),
- палеомезофитная (поздняя пермь–триас),
- неомезофитная (юра–ранний мел),
- палеокайнофитная (поздний мел — до неогена),
- неокайнофитная (четвертичная = антропоген).

Далее Криштофович говорит о том, что развитие ценозов с мохообразными и зоны хвойных лесов Северного полушария — события не ранее, чем второй половины миоцена.

Следы травянистой растительности мы находим не ранее конца неогена (~4–5 млн. лет).

Следовательно, бóльшая часть — лесные флоры. И филоценогенез основан, главным образом, на одной системе жизненных форм.

Работа А.Н. Криштофовича очень интересна сама по себе, т.к. там обсуждается много частных вопросов.

Конечно, полихронные флоры А.Н. Криштофовича — это реальность (и тоже бóльшая, чем геологические периоды (!); или уж ни в коем случае не меньшая). Но скажем сразу, точно очертить их рамки во времени (а тем более в пространстве) очень и очень сложно. Так, например, достаточно важная для понимания эволюции растений проблема — где пределы кенофита (кенозооя)? С какого времени флора покрытосеменных господствует на Земле? Криштофович считал, что это граница (период) между нижним (ранним) и верхним (поздним) мелом. Считают так и сейчас, но с оговорками.

Да, поздний мел — период смены, и во многих регионах Земли начинают господствовать покрытосеменные. Но поздний мел —

время минимум в 40 млн. лет. По пыльце во многих регионах в довольно близких периодах верхнего мела преобладают не покрытосеменные! Турон Новой Зеландии: 70% комплексов — споры высших споровых, пыльца цикадовых и хвойных. В сеномане Франции пыльца покрытосеменных единична. Турон Сибири, Канады — очень мало пыльцы цветковых. Лишь в сеноне Сибири, Канады и Новой Зеландии преобладают цветковые. То же — на Дальнем Востоке.

Постепенно и исчезновение мезофитных типов (сначала — высшие споровые, затем — кейтониевые, затем большей частью цикадовые, но лептостробусы в разных флорах идут до сенона). Хвойные лишь в разные периоды позднего мела начинают заменяться современными типами.

Но всё же пыльца покрытосеменных известна минимум с рубежа юры и мела (баррем–неоком), при этом, похоже, что в аридных условиях и, с одной стороны — в Экваториальной Африке, в Англии, а с другой — в Бразилии. Скорее всего, это были аценотические типы, заселяющие вновь открытые пространства. Но раз так, то ясно, что на представления о границах кенозоя должен сильно влиять фактор «проклятой загадки» происхождения покрытосеменных. Мы действительно можем говорить здесь о разбросе времени триас–мел (некоторые называют даже позднюю пермь). Объяснениям нет числа, но нет и подтверждений (были аридными типами, были горными типами, существовали первоначально на ныне не существующих архипелагах в любом из океанов — от Тетиса до Тихого океана).

«Проклятую загадку» пытаются разрешить представлениями о сопряжённой эволюции растений и насекомых (в том числе — цветковых и насекомых). Но, во-первых, насекомые существуют значительно раньше цветковых растений, любые группы пыльцеедов должны были возникнуть очень рано, уже хотя бы в связи с огромным количеством пыльцы хвойнообразных и хвойных, а поедатели мясистых частей цветков — только тогда, когда эти цветки уже долго развивались как мясистые, и т.д.

Есть одно важное правило биотогенеза, отработанное палеоботаникой (закон «эволюционного несогласия», сформулированный Р. Потонье). Развитие новых типов животных (т.е. новых фаун) должно (и может) произойти только если появились новые типы флор. Появление новой полихронной флоры должно опережать появление принципиально новых типов фаун (а не наоборот). И так оно и про-

исходит — мы говорим о кенофите с сеномана (средний мел), а о кенозое — с палеоцена (!), т.е. с разницей минимум в 35–40 млн. лет! О мезофите — с «Красного лежня» в перми (а на деле — и с рубежа карбон–пермь), а о мезозое — с триаса (с разницей от 55 до 25 млн. лет!). Поэтому о сопряжённой эволюции любых типов животных и растений мы можем более обоснованно говорить лишь в том случае, если новая флора уже развилась независимо от новых, с ней сопряжённых типов животных (возникших как раз в результате приспособлений к ней или её продуктам, перерабатываемым микобиотой и микробиотой!).

Именно поэтому для нас столь бесценны свидетельства ранней эволюции цветковых, а их (свидетельств) надёжных — мало. Но то, что сейчас есть, очень сильно отличается, скажем, от того, что знал А.Н. Криштофович. Есть у нас и одна загадка верхнего мела по существу. В верхнем мелу, который известен по богатейшим флорам Евразии, Гренландии и Африки (где флоры содержат до 300–500 видов (!) и большая часть их, видимо, покрытосеменные), есть также и в то же время (сеноман) флора Сьерра Гидо в Патагонии (50–53° ю.ш., описана ещё в начале века). Она победнее. Но в ней те же *Asplenium dicksonianum*, «*Sequoia*» *brevifolia*, а также типы, близкие к «*Populus*» (? *Trochodendroides*), «*Salix*», *Cinnamomum*, *Liriodendron*, *Platanus*, *Liquidambar*, возможно *Nothofagus* (*Betuliphyllum*, *Quercophyllum*).

Между тем, между Голарктикой и Голантарктикой в это время несомненные тропики (они, правда, известны значительно позднее, с более поздних этапов, главным образом, с эоцена Неотрописа). Эту загадку постоянно приводил А.Н. Криштофович и, напротив, сейчас выпускают нынешние исследователи! Между тем, в палеоцене Антарктиды палинокомплексы дают интересную картину — сочетание разных *Nothofagus* с южными хвойными *Araucaria*, *Podocarpus*, *Phyllocladus*, но и с *Dacrydium*, *Microcachrys*. В комплексе Myrtaceae — Proteaceae (минимум 3 типа), Winteraceae, древовидные папоротники (это есть и в Голарктике в это время).

В палеогене Новой Зеландии (в т.ч. палеоцене) тоже есть *Agathis*, *Araucaria*, *Podocarpus*, *Dacrydium* + *Nothofagus*, Proteaceae, Myrtaceae, Araliaceae, Winteraceae, Rubiaceae.

Эти данные показывают нам, что предыстория цветковых, видимо, должна быть отнесена на значительно более раннее, чем средний

мел время! О том же говорят и ареалы большей части семейств мировой флоры.

Предлагаемое же обычно местопроисхождение цветковых предковых типов в районах Юго-Восточной Азии — Океании (запад) ничем пока не обосновано.

Основными факторами дифференциации биот на Земле как ныне, так и в прошлые эпохи является зональность, секторность и вертикальная поясность.

Зональность, как следствие неравномерного распределения по поверхности геоида суммарного количества солнечной радиации на ту или иную единицу площади поверхности (а вернее на той или иной объём и поверхности, и приземного слоя атмосферы) выражается по-разному. Во-первых, в зависимости от того, с каким типом поверхности геоида мы имеем дело — сушей или океаном, а во-вторых, какую часть радиации мы оцениваем — суммарную (неизменную) или доступную живому радиацию. Есть в связи с этим два принципиально различных способа оценки (и характеристики) явления зональности. Один — более климатический, выражается в системе солярных зон (их 5), другой — более биоклиматический — в системе почвенно-растительных зон (их больше).

Разумеется, зональность, как система солярных зон, проявлялась на Земле всегда. Части Земли, прилегающие к полюсам геоида и приэкваториальные территории при любых условиях всегда различались по количеству радиации. Различия в эффектах, вызванных разным количеством радиации на разных широтах, всегда различались ещё и в зависимости от распределения по земной поверхности суши и океана. К тому же, океан в связи с различиями в солевом режиме, как система, взаимодействующая с солнечной радиацией — также различался. Огромную роль в радиационном режиме Земли играют и играли в прошлом также: состав, глубина и строение атмосферы. И, тем не менее, солярная зональность, по крайней мере, океана в целом и крупных массивов суши, проявлялась, видимо, по меньшей мере, с архея.

Почвенно-растительные зоны, однако, могли проявляться лишь с периодов достаточно приличного развития растительности (со времени накопления некоторой суммы жизни и, прежде всего, достаточной суммы жизни на суше). Следовательно, эта сторона проявлений зональности могла возникнуть позднее и, видимо, не ранее силура.

С верхов же девона мы можем говорить о некотором различии обширных фитохорий на территории Земли, а с раннего карбона — о различии, видимо, трёх областей на территории суши, возможно, отражающих уже и первичную почвенно-растительную зональность. Подлинная почвенно-растительная зональность, возможно, проявляется только с перми (и на южных материках). В мезофите и кенофите её развитие происходит очень неравномерно, с большими перерывами, но всё же Земля в это время явно трёх-(а может быть и четырёх-) зональная система (уже почвенно-растительная).

Секторность могла начать развиваться только в том случае, если мы имеем достаточно резкое разделение крупных массивов суши и общего Мирового океана (и в условиях уже явной широтной зональности). Видимо, это явление — только кенофита (в мезофите мы, скорее, имеем дело с перевёрнутой зональностью).

Вертикальная поясность — явление, вероятно, ещё более позднее. Несмотря на то, что горообразование на Земле было всегда, условия для формирования определённой (климатически обусловленной) вертикальной поясности, также двухпоясной (не говоря уже о состоящей из трёх и более поясов), появляются лишь в условиях хорошо сформированной системы зон. Первые доказательства поясности мы получаем в эоцене Северной Америки (но эти доказательства неоднозначно интерпретируются). С олигоцена, вероятно, поясные системы реально существуют в Америках и в Евразии, однако, постоянство их невелико.

Даже исходя из того, что сказано выше, ясно, что необходимо уже с перми считаться с тем, что различные территории суши (а, видимо, и океана) в рамках одной полихронной флоры различаются по составу. Это различие (и значит одновременное существование на разных территориях различных флор) вызвало необходимость в термине, который бы строго определял эти флоры отдельных территорий в рамках одного времени.

Первоначально эти различные суммарные флоры реально были в понимании палеоботаников просто **фитохориями** высокого ранга (обычно они обозначались как области). Но при неполноте геологической летописи крайне трудно ожидать, что любой палеорегион, где представлены флоры, содержащие примерно один набор некоторых ископаемых таксонов, действительно обладал в полной мере совпадающей (единой по важнейшим признакам) флорой. Поэтому

Р. Чени ввёл для обозначения флор обширных территорий, характеризующихся некоторым общим набором (иногда и значительным) таксонов, термин «**геофлора**». Этот термин хорошо отличает определённые флористические наборы разных территорий одного (и иногда значительного) возраста от не менее важного для палеоботаники понятия флора одного «слоя» (яруса, системы ярусов), который обозначается как «**стратофлора**».

А.Н. Криштофович первоначально разделял единицы, ныне обозначаемые как «стратофлоры», так и называл их — флора яруса (такого-то), а единицы, ныне обычно называемые «геофлорами», он назвал просто областями (или палеообластями). Таковы его «гелинденская», «гренландская» и «вестфальская» флоры, «полтавская» и «тургайская» флоры. Они вполне соответствуют такому понятию для Северной Америки, как «Мадротретичная геофлора» американских палеоботаников (и существовали они длительное время, причём, меняя границы).

Необходимо всегда помнить, что любые флористические наборы, изучаемые палеоботаниками, это не объекты, изучаемые биологами, работающими с современным материалом — биоты, фауны, флоры. Это всегда лишь небольшие части (выборки) этих биот, причём, в разных случаях, в зависимости от особенностей фоссилизации, это разные по содержанию выборки. И даже если на одних и тех же территориях мы имеем сравнительно однородные по возрасту материалы, полученные палеоботаниками, использующими разные методы исследования (тоже имеющими дело с разными выборками!) — мы никогда не можем рассчитывать на полноту охвата флор.

Неполнота геологической летописи объективна и с этим всегда надо считаться. Именно поэтому столь неубедительны пока попытки создания палеоэкологии (особенно без надёжной и независимой, полученной без применения биологических объектов, характеристики палеогеографических особенностей изучаемых территорий).

Познакомимся бегло с некоторыми событиями в развитии флоры кенофита, которое имеет особое значение для понимания истории современных флор.

Флоры эоцена

Период эоцена — исключительно важен для познания истории флор земного шара. Несмотря на то, что ископаемые флоры эоцена изобилуют типами растений, которые трудно связать с современными родами (отчасти по неполноте материалов и трудности привязки материалов по цветкам, и, особенно — по «фруктификациям» и листовым отпечаткам), в них всё же есть и материал, достаточно близкий к современным растениям. Вся совокупность данных по эоценовым флорам свидетельствует, что это последний в истории Земли период господства на суше термофильных флор, причём, тропического и субтропического типов флоры занимают большую часть суши, и даже наиболее умеренные флоры развиваются в условиях тёплых зим.

Хорошо различаемая в Голарктике Бореальная область палеогеновых флор сильно редуцирована, смещена к северу. Она тоже тёплая. По-видимому, господствуют в ней хвойно-широколиственные леса с *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Thuja*, *Pseudolarix*, и с такими экзотами, как «*Taiwania*», а среди широколиственных типов, многие из которых характеризуются особым гигантизмом листьев — *Trochodendroides*, *Platanus*, *Alnus*, *Juglans*, *Populus*, «*Viburnum*», «*Betula*», *Acer*, *Magnolia*, а в более континентальных участках (в Сибири) — *Liquidambar*, *Corylus*, *Alangium* и др. Область эта состоит из трёх провинций — Берингской (северо-восток Азии и северо-запад Северной Америки), Восточно-Сибирской (более континентальные регионы, в целом более южные) и Тулеанской (Гренландия, Восточная Канада, Северная Европа и Европейская Арктика). В последней особенно велика роль широколиственных пород. Краевые районы современной Евразии характеризуются высоким подъёмом тропических типов. Британия — практически субтропико-тропическая, на Камчатке (на современном Охотском побережье) и в Южной Аляске — пальмы!

В более южных районах Западной Евразии располагается Тетисовая область (севернее побережья редуцирующегося океана Тетис, а также его аналогов в Америке). В Евразии (и Америке) её характеризуют вечнозелёные типы *Castanopsis*, *Protoacerophyllum*, *Dryophyllum*, только в Евразии — также *Uschia*. Очень много лавровых, но роды, определяемые во флорах как *Cinnamomum*, *Litsea*, *Neolitsea*,

Persea, *Laurus* и т.д. — скорее условны. Кроме каштано- и дубо-подобных типов, есть и собственно южного типа (тропическо-азиатские ныне) *Quercus*, *Lithocarpus*, есть *Mogaseae* (в том числе ряд типов *Ficus*), *Sapindaceae* и др. Повсеместно есть пальмы более северного образца (*Sabal*, *Trachycarpus*) и мангровые пальмы типа *Nipa*. Мангры вообще развиты до Англии, а по северной периферии Тетиса — на юге Украины и в Крыму, в Восточной Азии — до Центральной Японии, на Тихоокеанском побережье Америки — до 60° с.ш. Исключительно богаты и пестры тропические (но с субтропическими типами) флоры южной части Северной Америки и Восточной Азии.

В центральной части современной Евразии, на северном побережье и по архипелагам Тетиса, а также восточнее его выделяется особый регион, флоры которого характеризуются исключительной мелколистностью и склерофилией. Они выделяются как особая Туркменская провинция, но развиты от Туркмении (Бадхыз), видимо, Центрального Казахстана и до Центрального Китая. Условные роды *Palibinia*, *Rhus*, «*Maytenus*», «*Andromeda*», «*Amygdalus*», а также *Ziziphus*, бобовые типа *Sophora*, мелколистные *Rosaceae* и т.д. хорошо выделяют эти флоры, но родство их, в большинстве своём неясно (*Palibinia* считается типом *Proteaceae*). Некоторые их аналоги можно видеть и в эоцене южной части Тихоокеанской Северной Америки.

В тропиках на севере Африки — богатого состава влажные тропические леса, к концу эоцена отступающие к югу и сменяющиеся лавролистными лесами (возможно, более близкими к макаронезийским) и саванновыми лесами. На востоке Африки (в Эфиопии и области Сомалийского рога) — влажные леса более субтропического типа (это область южных побережий Тетиса). Тропические леса значительно далее распространялись к югу на юго-западе Африки (Калахари, Намиб). Очень богаты палеотропические флоры Южной Азии, а также в Южной Америке (близ Анд). В Австралии также много своеобразных тропических типов (многочисленные саговники, вымирающие к концу эоцена, очень разнообразные *Proteaceae*, *Myrtaeae*, *Casuarina*), но немало здесь и субтропико-тропических и субтропических типов хвойных, голантарктических *Nothofagus*. Смешанные флоры с голантарктическими и тропическими элементами в южной части Южной Америки (до Огненной Земли) и в Новой Зеландии. Север Австралии в это время — возможно, аридные

территории. До самого юга Австралии, Новой Зеландии, до более северных районов Патагонии известны мангры. В Антарктиде идёт редукция хвойных (и может быть, с широколиственными типами) лесов.

К концу эоцена в Европе и Западной Азии с редукцией Тетиса развиваются флоры «Полтавского экологического типа» («Полтавская область» А.Н. Криштофовича) — тропико-субтропические, с обилием вечнозелёных деревьев и кустарников. С конца эоцена начинается и подъём Гималайских сооружений, где формируются (по периферии) и более умеренные комплексы.

Таким образом, это действительно последний глобально-тёплый период истории. Ксерофильные области развиты в Азии (в зоне северной и восточной частей Тетиса), видимо, на севере Австралии, а возможно, и в более южных районах запада Северной Америки. К сожалению, не вполне ясна картина развития флор по периферии Ларамийских горных сооружений в Северной Америке (предшественников Кордильер), особенно восточнее их. Многое зависит здесь от того, была ли там область горной или равнинной суши с «дождевой тенью», или — заливы или проливы древних океанов. Не знаем мы и условий на западной периферии Анд Южной Америки и в прилегающих участках Тихого океана. А, между тем, это исключительно важно для расшифровки связей древнеаридных флор и древних систем высотной поясности в среднегорных массивах гор эоцена.

Флоры олигоцена

На рубеже эоцена и олигоцена наступает эпоха существенного похолодания, предвещающая в значительной мере и общий характер развития среды в этот очень важный период развития Земли. Флоры олигоцена во многих районах Земли значительно отличаются по составу от эоценовых, в них преобладают более близкие к современным типы (и различаются современные роды).

В Евразии на базе эоценовых флор Бореальной области начинают формироваться бореальные флоры нового типа. Возможно, что они начали формироваться в Восточносибирской (наиболее континентальной) провинции, причём, вплоть до районов, пограничных в условиях невысоких гор с Тетисовой областью. Это так называемые «флоры тургайского типа» (Тургайская флора и область А.Н. Криш-

тофовича). Из хвойных в составе этих флор участвуют *Sequoia*, *Meta-sequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, и появившиеся виды Pinaceae (*Abies*, *Picea*, *Pinus*). Кроме того, в них обильны виды *Castanea*, *Quercus*, *Fagus*, *Alnus*, *Pterocarya*, *Carya*, возможно и *Juglans*, обильны *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Platanus*, *Populus*, *Betula*, *Cercidiphyllum*, *Liquidambar*, *Viburnum*, *Tilia* и др. Большая часть их — листопадные деревья.

Подобные флоры заняли Западную и Южную Сибирь, Северный Казахстан (откуда они и были впервые описаны), затем Притихоокеанскую Азию и умеренную Европу (кроме запада), Аляску и Западную Канаду, а возможно, и часть северо-востока Америки. Южнее в восточной части Евразии (от Гималаев до Японии) формируется сестринская к тургайским типам флора, более богатая по составу и субтропико-умеренных элементов (*Liriodendron*, *Gleditschia* и др.) и особенно по составу вечнозелёных элементов (Lauraceae, Theaceae, Palmae и др.). Возможно, что подобная флора была развита и в Средней Азии (но здесь нет достоверных олигоценовых флор) и в Юго-Западной Азии (возможно, до Кавказа). В западной части Евразии, в более южных широтах, но возможно, и до Гималаев, формируется на базе Тетисовых флор — флора Древнесредиземноморской области. Здесь господствуют более южные типы сосен и дубов (в том числе вечнозелёных), много бобовых, долго удерживаются миртовые, лавровые, Anacardiaceae (фисташки, сумахи), виды *Arbutus* и т.д. На западе это, несомненно, преобладающие лавролистные леса, а восточнее — склерофильные леса (и редколесья). По пыльцевым спектрам в ряде районов этой области выявляются также и древнеаридные типы (Zygophyllaceae, Nitrariaceae, Chenopodiaceae, Tamaricaceae и др.). Видимо, подобные же флоры занимали часть Северной Африки.

Таким образом, именно в олигоцене заложены основы различий трёх подцарств Голарктики Старого Света, хотя олигоценовые флоры, разумеется, намного более тёплые. Точки зрения на формирование и расселение флор олигодена в Голарктике Старого Света весьма различны (в частности, А.Н. Криштофович считал, что флоры тургайского типа мигрировали на большие расстояния и в долготном и в широтном направлениях).

В Северной Америке важнейшим процессом олигодена был процесс формирования на территории Притихоокеанской Северной Америки (в Скалистых горах и до Мексики) так называемой Мадротретичной области и флоры. Это очень богатая флора, включавшая

на низких высотах и, видимо, ближе к Тихому океану тропические элементы, на более высоких уровнях — с богатейшими лавролистными и склерофильными (дубовыми) лесами, со всеми компонентами будущих «чаппаралей», и, наконец, на более высоких уровнях гор — хвойно-широколиственные и хвойные леса (из многих видов *Abies*, *Picea*, *Tsuga* и др.). Развитие Мадро-Третичной флоры от эоцена через олигоцен до миоцена хорошо изучено американскими палеоботаниками (особенно Д. Аксельродом). Оно шло автохтонно, но со значительными сдвигами с юга на север и наоборот, а также расселением этой флоры к западу с охватом территорий прираставшей горной страны Притихоокеанских Кордильер.

В тропиках Индо-Малезийской области развиваются и влажные тропические леса, и саванновые леса (влажные тропики есть и в Южном Тибете, но также и в Западном Тибете и в Центральных Гималаях). В тропиках Африки, видимо, расширяется зона саванновых лесов. Мало материалов по олигоцену в Островной Азии и в тропиках Южной Америки (как и вообще на большей части этого материка). Почти нет олигоценовых флор и в Австралии, и в Новой Зеландии. На крайнем же юге Южной Америки существуют ещё очень богатые флоры, где неотропические типы (*Annonaceae*, *Cunoniaceae*, *Bignoniaceae*, *Proteaceae*) смешаны с голантарктическими *Nothofagus*, *Araucaria*, более умеренными типами *Proteaceae*. В Антарктиде олигоцен вначале ещё с бедными лесами, но в конце олигоцена они, видимо, полностью деградируют (здесь развиваются уже и весьма обширные горно-долинные ледники).

Таким образом, олигоцен — действительно длительный глобальный кризисный период, хотя более заметно похолодание в Северном полушарии, где оно достигало до 8° в среднегодовых исчислениях, т.е. разницы в современных размерах до 1 500–2 000 км по широте.

Причины этого кризиса оживлённо обсуждаются, но важнейшими из них, видимо, были: резкое увеличение вулканической деятельности, связанное со становлением Тихоокеанского вулканического кольца (и явными резкими изменениями в Тихом океане), общее усиление горообразования, в том числе — в Азии и Северной Америке, но, видимо, и в Андах, связанные со всеми этими явлениями развитие оледенения Антарктиды и резкое понижение уровня Мирового океана (с редукцией части дериватов Тетиса). Кризис олигоцена — один из важнейших периодов для отсчёта истории флор Голарктики.

Флоры миоцена

Миоцен — первый и наиболее продолжительный период неогена был ещё более прохладным, чем олигоцен, хотя в середине миоцена ещё было хорошо выраженное потепление, особенно в Северном полушарии. Оно хорошо заметно по экспансии мангров, хотя и бедных, до Сардинии и Южной Франции (Бурдигаль), а в Азии — до районов Хиросимы и Осаки в Японии. В Бореальной области в миоцене практически повсеместно развиваются и дифференцируются Тургайские флоры.

При потеплении в Центральной Европе, на Дальнем Востоке, а возможно, и в бассейне р. Или в северо-восточной части Средней Азии более развиты и средиземноморские типы. Во второй половине миоцена в Бореальной области Евразии Тургайская флора уступает место прабореальной флоре (хвойные: *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Pinus*, широко ещё распространена и *Tsuga*, широколиственные листопадные *Quercus*, к концу — уже типы *Q. robur*, *Acer*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Ulmus*, *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Salix*, из кустарников: *Corylus*, *Sorbus*, *Lonicera*, *Spiraea*, *Rosa* и т.д.). В конце миоцена на более северных территориях (а в горах континентальных областей, возможно, и ранее) формируется черневая тайга, обособляются светлохвойная тайга и боры северного типа. Но широколиственные леса всюду ещё есть.

В Северной Америке восточная часть — также широколиственно-лесная, широколиственные леса есть ещё и в западной части Северной Америки, хотя преобладают хвойно-широколиственные и хвойные. Вероятно, развиваются со второй половины миоцена и комплексы с прериями. К сожалению, миоценовых флор практически нет в Китае. Очень богат миоцен Кавказа. В Древнесредиземноморской области миоцена, на большей части западных и южных территорий — лавролиственные (и склерофильные?) леса, но на севере и северо-востоке идёт проникновение «тургайских» элементов.

В Средней и Центральной Азии миоценовых флор почти нет, но по палинофлорам здесь, вероятно, господствуют ксерофитные типы. В Мадреанской области запада Северной Америки в миоцене постепенно редуцируются тропические типы в нижних поясах гор, широколиственные элементы в среднегорьях, а затем и хвойно-широколиственные леса, увеличиваются бореальные хвойные (видимо,

в верхних поясах гор). К сожалению, и здесь нет флор, которые бы демонстрировали развитие Сонорских пустынь.

В миоцене Средиземноморская область расширяется в Северной Африке, хотя число палеотропических элементов здесь ещё велико. По-видимому, в миоцене и в южной части Африки влажные тропические леса сильно отступили к северу.

В тропиках Индостана в миоцене явно наблюдается сильное проникновение элементов малезийских (тропического дождевого леса) к северу, но на крайнем севере до Гималаев развиты древнесредиземноморские типы. Южная Америка, вместе с Карибской областью, развивалась в миоцене отдельно от Северной Америки. Здесь господствуют неотропические флоры, но, например, в Боливии видно также и различие горных флор в связи с поднятием Анд. На более южных участках Южной Америки в миоцене (в конце его) и в плиоцене, видимо, развиваются пампы и «полупустыни». Вторая (северная) волна обогащения Анд связывается обычно с плиоценом.

Антарктида уже в середине миоцена полностью занята ледниковым щитом (но, видимо, с проливами), в середине миоцена здесь на побережьях ещё кое-где развита кустарниково-подушечная растительность, но затем исчезает и она. В Новой Зеландии в середине миоцена на северном острове развиты мангры, но в остальном флора — автохтонно-голантарктическая. В Австралии миоцен — время основной ксерофилизации северных и внутренних территорий. Но в то же время Австралия и Новая Гвинея — практически едины (типы общие и для влажных палеотропических лесов и для саванновых лесов, причём последние в Новой Гвинее, видимо, в горно-поясных структурах с миоцена).

Таким образом, именно в миоцене мы видим уже практически во всех районах, где представлены эти флоры, современные типы растений, то соответствующие и современным царствам и областям, то развитые ныне южнее. Ясно и то, что в целом миоцен продолжает олигоцен в развитии похолодания. Этому способствуют, в первую очередь, мощный орогенез, и, возможно, колебания уровня Мирового океана.

Флоры плиоцена и плейстоцена

В Бореальной области Голарктики плиоцен характеризуется дальнейшим охлаждением. Похолодания в Арктике (связанные с Северо-Американско-Европейским соединением, а периодически и с Берингийскими соединениями) периодически развиваются с середины плиоцена. При похолоданиях тайга отступала к югу (не ясно по каким секторам). Резко росли площади травянистой растительности. В плиоцене начали формироваться и верещатники, и тундры.

На юге Бореальной области на контактах тургайских и древне-средиземноморских комплексов формируются степи. В Средиземноморской области идёт обеднение за счёт теплолюбивых (субтропических) элементов. В континентальных районах (Средняя и Центральная Азия) увеличиваются аридные флоры. Аридность растёт в Сахаре (но и в Калахари-Намибе, Австралии).

Горообразование ведёт к образованию мощных горных систем (за ними — дождевые тени). В Гималаях редуцируется тропическая растительность на севере, а на плато, за Гималаями, развиваются степи. То же — в Средней Азии, но на севере и широколиственные леса (тургайские), а южнее северо-гималайско-среднеазиатские средиземноморские системы. В Андах — мощные подьёмы и образование пустынь Патагонии, Монте.

Плейстоценовый кризис не был всеобщим, хотя масштабы его очень велики. Плейстоцен почти не ощущается в тропиках, хотя здесь кое-где развиты и горные оледенения (Новая Гвинея, Анды, Восточная Африка). Для ряда регионов плейстоцен — очень благоприятное время (Сахара, Месопотамия, Аравия, Средняя Азия). В начале плейстоцена — пик аридизации в Австралии. Древнее оледенение Антарктиды — почти непрерывно, и в какие-то стадии даже больше, чем ныне. Велико горное оледенение в Южных Андах, Новой Зеландии, Тасмании. Здесь складывались самобытные горно-умеренные флоры.

Сейчас наиболее распространены представления о том, что оледенение в Северном полушарии могло начаться при небольшом понижении средних (и минимальных) температур, а далее оно развивалось как автоматический (самопитающийся) процесс. Площади оледенения росли в Европе, в Восточной Европе и Северной Америке, так же было в Берингийском секторе. Затем площади умень-

шались, но похолодание в целом росло с нарастающим эффектом (бóльшая зона вечной и многолетней мерзлоты, резче холода (зима), более континентальная обстановка в предледниковых полосах). Но именно во время фаз наиболее мощных ледовых покровов в высоких широтах могли быть и площади свободные ото льда. Много площади шельфов было занято льдами.

Сами ледниковые эпохи были много короче, чем межледниковые (а они были и очень тёплыми). Основная часть покровных льдов была в Америке, затем — в Северной Европе. Сибирское оледенение было только горно-покровным.

Альпийская схема: гюнц, миндель, ресс, вюрм.

Восточноевропейская схема: ока, днепр, москва, валдай (с межледниковьями: лихвинским, одинцовским и микулинским).

Американская схема: небраска, канзас, иллинойс, висконсин. Последнее межледниковье — айова.

Главная проблема ледниковий — могли ли леса существовать близ мощных ледовых покровов? А если нет, то какова была перигляциальная растительность? Тундры, тундростепи, перигляциальные степи... — таковы различные мнения.

Совершенно несомненно, что в ледниковые эпохи зоны существовали, но — сдвигаясь к югу, и, видимо, не вполне широтно! (Да и не совсем в том чередовании, как ныне.) Близ гор и за ними в Средиземье были различные рефугиумы, сохранявшие очень разнообразные элементы. В то же время в Азии были многочисленные центры и новейшего видообразования.

Некоторые особенности использования палеогеографических данных

Палеогеография — раздел геонимии, объединяющий географические науки с науками собственно геологического цикла (а отчасти через палеобиологию и с биологическими науками). Палеогеография изучает развитие географической среды (или оболочки) в геологическом времени (или географический процесс в прошлые эпохи истории Земли).

Есть одна очень важная особенность этой синтетической (и пограничной) науки. Она возникла ранее чем состоялся подлинный

синтез географических знаний по современным данным, в ещё преимущественно описательный (страноведческий, отчасти ландшафтоведческий) период развития географии, а не географии, обладающей собственным синтезированным знанием. Произошло это, вообще говоря, недавно — на рубеже XX века, практически одновременно с идейным обособлением некоторых частных географических дисциплин, прежде всего, климатологии и геоморфологии (У. Дэвис), в которых и выделились сразу палеоклиматические и палеогеоморфологические разделы. Затем по мере становления ландшафтоведения выделился и раздел (снова, главным образом, геоморфологический), трактующий историю ландшафтов. Биогеография ещё задолго до этого была и исторической, но в рамках, главным образом, биологии (и, отчасти, исторической геологии), а не географии.

Палеогеографии, как идеологизированного раздела науки ещё нет. Именно это обстоятельство привело к тому, что возникающая палеогеография развивалась постоянно со сменой ведущих систем идей и представлений (парадигм) различных областей науки. Вначале это были идеи биогеографии и исторической геологии, затем климатологии и особенно геоморфологии, затем ландшафтоведения и тектоники, и т.п. В 30-е и особенно 50-е годы XX столетия в географии произошёл синтез представлений, и возникло понятие (а затем и теория) единого географического процесса (А.А. Григорьев). Но палеогеографией оно было освоено очень поздно (с появлением знаний о процессах в Антарктиде и в Мировом океане; и это заслуга К.К. Маркова). И продолжается это до сих пор, поскольку собственных фактов в этом разделе науки не так много, и их трудно обособить и обобщить независимо от фактов других наук, которые почти не обобщены. Некоторые, уже незыблемые положения географии, которые мы кратко повторим, могут вполне показать нам все трудности создания палеогеографических теорий.

1) Земля — геоид (а не шар, но и не куб). При этом не ясно, связано ли это с тем, что геологические процессы развития Земли привели к дифференциации вещества Земли на слои разного происхождения и возраста (и разных физических свойств) или с тем, в основном, что Земля, как геоид — прежде всего, фигура вращения в планетной системе Солнце — планеты (тоже большей частью форм, близких к шару, но не по тем причинам, что Солнце — равномерно работающий реактор!).

2) Возраст Земли (а он большей частью понимается как возраст её коры — внешних оболочек) не менее 4,5–5 миллиардов лет (но может быть и существенно больший). Разумеется это не возраст первичного газового облака, не возраст планетных сгущений (ещё, главным образом, холодных).

3) Земля — голубая планета (атмосфера и океан играют на её поверхности в географическом процессе роль бóльшую, чем твёрдая поверхность суши). Возраст этого феномена неясен. Кстати, даже поверхность океанов далеко не ровная, одновысотная, но сложно разновысотная в различных регионах, и течения в океане частично связаны с этим, а не только с ветровыми нагонами или разностью температур растворов.

4) Разделение поверхности геоида на океаническую и материковую части — очень глубокое по своей природе явление. Кора материков и кора океанов резко различны по природе (кора материков толще, здесь есть граниты, а их отсутствие в океанической коре необходимо объяснить, но теорий хороших нет). Океаны глобально, пожалуй, более, во всяком случае, не менее разнообразные образования, чем материки. На материках есть более спокойные равнины, рифты (системы раздвигов) и пояса (или зоны) горообразования. На океанах области более спокойного развития (в том числе обширная область части Тихого океана, возможно, наиболее древняя по возрасту), гайотные системы, области раздвигов, а также разрывов с новейшей корой, области горообразования различной природы, новейшие и более древние разломы — желоба, области провальных погружений, а также шельфовые структуры и литорали, т.е. обширные структуры с материковой корой.

Средние высоты суши по сравнению со средними глубинами океана значительно менее велики (средняя высота суши — 840 м, а основная часть глубин — глубже 2 000 м и до 6 000 м). Высочайшие горы существенно ниже, чем предельные глубины в желобах. В океане, видимо, находятся и наиболее высокие горные системы.

Между тем, осадочные породы в океанах намного более молоды, чем на материках (т.е. как, большей частью, бывшее морское дно — материки древнее!).

5) В рельефе Земли возможны объяснения только результатов сочетания (а не отдельно) горизонтальных перемещений разных слоёв и участков коры и вертикальных, как правило, колебательных (взды-

маний и прогибов) движений. Причины последних — возможно, местные аномалии силы тяжести [с чем связано?].

6) Улавливается некоторая направленность в геологическом времени между соотношением (площадей) платформ и геосинклинальных образований на суше, между развитием спокойных равнин и разломов и провальных структур в океане. Только современный период, вероятно, время очень высоких гор и глубокого океана. Возможно, однако, что есть и большой ритм пульсации Земли (может быть это даже ритм расширений и сжатий — но нет доказательств).

7) Материки к югу клиновидно сужаются (причём, в разных широтах!). Большая часть береговых структур материков — обрывы (в том числе обрывы, уходящие ныне под океан). [Почему? — *Р. К.*]

8) Тенденции развития гидросферы Земли, как и роль и распределение ледовых масс на Земле в разное время (минимум с перми до современности), совершенно неясны. Неясна и первичная природа воды на Земле.

9) Возможно, что периоды орогенеза на Земле совпадают с регрессиями океанов, а периоды более спокойного развития после орогенеза — с трансгрессиями. Тенденции развития ледовых куполов близ полюсов в эти периоды неясны.

10) По сумме фактов со временем росла солёность Мирового океана и менялась роль разных катионов. По суммарной солёности Древние океаны, видимо, были менее подсолены, но в них большую роль играли соли натрия. Роль магниевых компонентов, видимо, постоянно росла (за счёт стока с суши). Изменения эти, видимо, однонаправлены (а это значит, что новых внешних источников влаги на Земле или нет, или доля их слабо уловима).

11) Состав атмосферы Земли, определяющий возможность жизни на Земле, сам, в то же время, — результат жизни. [Кислород атмосферы, в основном, биогенный].

12) Состав атмосферы Земли — основной фактор, формирующий биоклиматы Земли. Углекислота, пары воды и пыль атмосферы перекрывают часть радиации Солнца, ничтожный слой озона регулирует ультрафиолетовую часть излучения, а столь же мало значимые по объёму и весу частицы как CO_2 , H_2O и пыль перехватывают большую часть инфракрасной доли излучения (за счёт чего растёт температура приземного слоя). Общий баланс процессов, развивающихся в атмосфере, очень сложен. Активность вулканизма, деятельность

обширных пожаров способны резко изменить целый ряд характеристик климата Земли за счёт прозрачности (и повышенной способности к конденсации влаги при запылении) атмосферы. Расчёт и этих показателей для всей Земли исключительно сложен (модели «атомной зимы»).

13) Наибольшие периоды температурных колебаний ныне связаны, видимо, с изменениями наклона Земной оси, эксцентриситетом Земной орбиты, эффектом волчка и другими подобными характеристиками вращения Земли (это периоды в 80 000 лет (половина — 40 000), 180 000 лет (90 000), 42 000 лет).

Огромное значение для изменений собственно местных климатов имеет перераспределение материковых и океанических масс. Уменьшение площади суши в низких широтах ведёт к понижению средних температур поверхности Земли, но уменьшение площади суши в высоких широтах ведёт к повышению температуры (расчётные показатели: на 10% изменения площади — эффект примерно в $3,5^\circ$ годовых).

Значительное влияние оказывает и общая площадь суши (при размерах суши в двух измерениях более чем в 500 км уже возможно образование местных антициклональных режимов).

Снег и лёд сильно охлаждают поверхности суши (они тратят тепло на отражение и на таяние). Тепло тратит и высокий рельеф (даже если он без снега и льда). [Именно, не случайно совпадение периодов увеличения суши (особенно в высоких широтах), горообразования и обширных оледенений].

14) Как рельеф, как распределение суши и океана, так и климаты Земли — во времени неповторимы.

15) Начиная с архея на Земле была климатическая мезазональность.

16) Климатической зональности способствуют эдафические эффекты, в том числе промывной режим почв (и коры выветривания). В умеренных влажных зонах растёт роль полуторных окислов железа, кремнезёма, в семиаридных — удерживаются карбонаты, в аридных — хлориды, сульфаты, в жарко-влажных зонах растёт роль, как окислов железа, так и алюминия, кремнезёма. Отличаются в связи с этим и фауны речных вод, слои озёрных отложений и т.д.

17) Биосфера, несомненно, обладает очень большим возрастом, и возникла она на границе сред (и сразу на нескольких уровнях организации).

Совершенно ясно, что на развитие палеогеографии (в связи с вышесказанным) должны и продолжают оказывать огромное влияние кардинальные представления геологии. Между тем, многие из них до сих пор не нашли своего решения. Можно, например, упомянуть в связи с этим о таких проблемах, как время и механизмы возникновения океанов или причины горообразования на Земле.

Проблема возникновения океанов это весьма сложная и многогранная проблема. Прежде всего, с одной стороны — это проблема тектоническая (и геофизическая), проблема происхождения двух резко различных типов земной коры, и с другой стороны — это проблема возникновения огромных масс воды, заполняющих столь различные структуры (ведь даже часть океанического дна (например, на севере Атлантики) — это кора материкового типа и, отчасти, переходного типа, недавно бывшая осушенной). [То же — окраины моря Востока Азии, то же — кора в северо-западной части Индийского океана.]

Даже верхняя мантия под материками и океанами заметно различна. Однако величины глубинных тепловых потоков примерно равны (кроме областей срединных океанических хребтов, рифтовых зон и некоторых участков горных систем). Тектонические гипотезы образования океанов характеризуются контрадикцией (противопоставлением) представлений о глубокой древности океанов, и, напротив, о молодости (вплоть до середины мезозоя) океанов.

Гипотезы древности считают океаническую кору более древней, материковую — молодой (история Земли — история разрастания материковой коры, но разрастания неравномерного и во времени, и в пространстве). Механизмы предлагаются различные. При этом, значительная часть сторонников древности океана, естественно, предполагает и древность гидросферы (воды на Земле). Но кислород-то на Земле, главным образом, биогенный.

Гипотезы молодости предполагают наличие в верхней мантии особых видоизменений базальтов-эклогитов, формирующихся при повышенных давлениях. Развитие их видится в процессе сначала гранитизации земной коры (и создания вещества материкового типа), а затем увеличения объёмов более глубоких слоёв мантии, вследствие аккумуляции тепла радиоактивного распада.

Объединить эти представления пытались в построениях, при которых разные океаны делились на первичные и молодые, или в по-

строениях о поэтапных превращениях разных древних океанов в более молодые структуры. И эти гипотезы строились при участии представлений о том, что вода океанов (и атмосфера) — продукт дегазации лав, выплавляемых веществом верхней мантии (и, следовательно, — древняя).

Не менее сложен вопрос — как образуются горы и огромные горные пояса, и горные страны, и океанические хребты, и многое другое (огромные плато, в том числе со ступенчатым рельефом или с обширными поверхностями выравнивания)? Вначале принимали, что горы — результат сжатия коры при сокращении объёма, затем предполагалось, что горы возникли при смятии коры в результате напользания друг на друга отдельных блоков земной коры (а в тектонике плит — и континентов). Возникают постоянно и гипотезы о горообразовании, как о результате увеличения объёмов вещества мантии, неравномерной передаче усилий в коре и связанных с этим неравномерных разгрузок коры. Единого решения, в общем, нет.

Все эти проблемы неоднократно пытались связать и в какой-то общей схеме развития Земной суши. Ещё задолго до кардинальных открытий в строении и лика океанического дна, и различия океанических и материковых кор, было выдвинуто, по меньшей мере, два или три основных сценария. Их принято называть **фиксизм, мобилизм и гипотеза расширяющейся Земли**.

В фиксистских гипотезах основное, пожалуй, неизменность положения основных материков («их ядер или корней»). При этом принимается наличие бывших в разное время соединений между материками (мостов) или изменение положения на Земле океанов и морей (т.е. сочетание мостов и геосинклинальных систем — ядер горообразования). Механизмы, предлагавшиеся в этих построениях, очень различны (от разогрева или остывания Земли до неравномерного гравитационного сжатия, космических причин (возмущений) в системе Земля — Луна, и т.п.). Великий Океан в некоторых построениях принимался за след разрыва единой планеты Земля-Луна или за след мощного удара астероида.

Гипотеза расширяющейся Земли — разновидность фиксистских построений, предлагающая сценарий неравномерного (поэтапного) увеличения диаметра Земли за счёт, главным образом, внутренних преобразований в глубоких слоях Земли, при этом, основные материки также фиксированы. Ряд физиков связывали это с разуплотнением

в связи с уменьшением во времени гравитационной постоянной (т.е. с тем, что ранее сила тяжести была больше).

Различные варианты мобилизма появились, вероятно, задолго до начала нашего века, но именно с этого времени мобилизм развивается как стройная гипотеза. Она была выдвинута в 1910 году американским геологом Ф. Тейлором, а в 1912 году А. Вегенер опубликовал книгу «Происхождение материков и океанов», где эта гипотеза была обоснована представлениями о движении, расхождении материков, ранее составлявших единый материк Пангею, вследствие различия в плотности и связанности земной коры и мантии, подстилающей её.

Гипотеза Вегенера, усиленно обсуждавшаяся в 20–30-х годах, возродилась в 50-е годы в виде «тектоники плит». Этому способствовали события, которые были названы «революцией в геологии». Открытие глобальной системы срединно-океанических хребтов, глубоких различий двух типов коры, данные геофизиков о строении мантии, резко изменили представления геологов о Земле. Отсутствие строгой теории, объясняющей все эти кардинальные факты, вставшая перед геологами проблема гранитизации — всё это и было причиной революции в геологии. «Тектоника плит», объясняющая часть новых фактов, например, данные по палеомагнетизму, дрейф (расхождение) плит по системе срединно-океанических хребтов (спрединг), и тому подобные представления — сначала вызвали настоящую эйфорию (буйный восторг) в геологической среде, похожую на кардинальную смену парадигмы. Лишь немногие трезвые головы, в первую очередь наш выдающийся тектоник В.В. Белоусов, устояли в этой обстановке, справедливо указывая на то, что механизмы даже спрединга, не говоря уже о различиях в материковых корах на разных участках плит, в рамках «тектоники плит» остаются абсолютно неизвестными.

Абсолютно несовместимы с представлениями «тектоники плит» оказались и классические представления о развитии синклиналильных областей, т.е. горообразования в области складчатых отложений, а также представления о явном периодизме тектогенеза в истории Земли. Вначале «тектоника плит» «пыталась найти» объяснения всем этим фактам в представлениях о сложных процессах столкновения отдельных плит. Они, например, могли отражаться в явлениях глубокого погружения океанической коры при дрейфе материков. Возро-

дились и идеи по образованию крупных горных систем на базе старых представлений о наплзании крупных структур друг на друга, а затем сдвига-надвиговых деформациях (это очень старые идеи, истоки которых и у Ч. Лайеля, и, особенно, у Э. Зюсса). Но, в конце концов, стало ясно, что в чистом виде «тектоника плит» объясняет все геологические процессы едва ли не хуже, чем классические фиксистские построения. Именно поэтому, ныне в сильно изменённом виде мы говорим уже не о «тектонике плит», а о «глобальной тектонике» (которая синтезирует представления и тектоники плит — для части явлений в океане и бывших океанах, и гипотезы так называемых «экзотических плит» и «мелких плит», и т.д.).

Очень важно при всех этих построениях учитывать одну особенность Земли. Да, мы знаем, что есть система «срединно»-океанических хребтов с наиболее молодой корой, но мы знаем, что распределение океанов на Земле ранее было иным (Тетис (!); относительно недавнее возникновение Полярного океана и т.д.). Но особенно важно учитывать и такое обстоятельство. Океаническое (по преимуществу) и материковое (также по преимуществу) полушария ограничены наиболее сплошной кольцевидной общеземной материковой структурой, в то время как за этой структурой на материковом полушарии далеко не сплошная и не равномерно распределённая материковая кора (почему это так — не ясно!). В том числе и поэтому мы должны в любых принципиальных положениях учитывать ещё и не одинаковое различие в рамках материкового полушария (за Кольцом) системы, главным образом, северных и, меньших по размеру, южных материков.

Совокупность южных материков со времён Э. Зюсса различают как Гондвану (Зюсс тоже представлял, что Гондвана была цельной) — большой материк, который несёт следы общего крупного оледенения в перми. Противоположную северную общность Зюсс называл Лавразией. При этом и Зюсс допускал существование общего исходного материка Пангеи. Все эти понятия используются в разных построениях и поныне. В рамках этих построений, однако, давно дискутируется положение одной важной области Земли, ныне находящейся в тропиках — Индостана (субконтинента, фактически с очень древним заложением и имеющим следы оледенения в перми).

В гипотезах «тектоники плит» Индостан рассматривается как отдельная плита, но сильно изменившая положение, оторвавшаяся же в самом начале от Антарктиды.

Необходимо знать также, что и ещё целый ряд понятий, возникших задолго до «тектоники плит», используется ныне и в изменённом облики, сменив название. Так, например, бытующее ныне понятие «Ангарида» — континентальная суша внутритропической Азии, существовало и до «революции в геологии», но, более того, это всё лишь видоизменённое и несколько сдвинутое по положению представление о древнем «темени Азии» Э. Зюсса, причём, даже в деталях. Однако для нас значительно более важно, что в этом случае одни авторы трактуют этот участок суши в Азии в неогене (и даже в позднем палеогене) — как более крио-континентальные (холодные и сухие) районы Азии, а другие — как ксеро-континентальные («древне-аридные», сухие и тёплые, или жаркие) районы Азии, при этом, и те и другие, оперируя одними и теми же палеозоологическими данными, восстанавливают по ним палеоклиматические условия.

Зададимся, однако, наиболее важным для нас вопросом, а могут ли построения геологов (мобилистов или фиксистов, сторонников «глобальной тектоники» или сторонников «тектоники плит» в строгом смысле слова или сторонников относительной стабильности ядер континентов) в какой-то мере решительно повлиять на наши собственные биогеографические факты и объяснения их?

Есть один замечательный парадокс, который я давно называю «парадоксом Дарлингтона», хотя сам выдающийся зоогеограф Ф. Дарлингтон его строго не формулировал. А сформулировать этот парадокс можно так: *«Для объяснения биогеографических фактов — построения в пространстве и времени равноценны»*. Это значит, что расселение любых живых существ мы можем в равной мере и объяснять изменениями тех или иных участков суши (или даже расхождением крупных блоков суши в отдалённом времени), но и без каких-либо изменений суши, также возможностями проникновения тех или иных групп, даже случайно, но за счёт огромного времени, которое и необходимо, чтобы этот случай представился. Ведь и представления о распространении их по «мостам суши» основаны на идее, что и растения, и животные распространяются медленнее, чем изменяются очертания суши и океанов.

Между тем, это совершенно не так. Эуезис всё же, при всей его медлительности — процесс на ряд порядков более быстрый, чем дрейф континентов. Но ведь к тому же, при любых процессах изменений очертаний суши, распространение может идти для мел-

ких видов и по совершенно не занятым пространствам. И, главное, эти скорости (скажем дрейфа Индии от Антарктиды) предполагают столь большое время всего дрейфа (минимум несколько миллионов лет), которого с лихвой хватит на то, что за время продвижения, скажем, на 500 км (со скоростью 1,5–2 см в год), на эту территорию, несомненно, смогут проникнуть (даже в результате дальних заносов и совершенно естественным способом: с ветром, водой на «плотах», и т.д.) тысячи видов (1 вид на 250 лет!). Парадокс работает.

Вообще когда мы исследуем растения и растительность в живой природе, кажется несомненным, что территория, на которой обитают они — древнее, консервативней, чем растительный покров; формы рельефа представляются чуть ли не вечными, существовавшими всегда (во всяком случае, равнины), да и низкие горы, которые долго так и называли, в отличие от резко оформленных горных хребтов типа Альп, — «старыми», древними. Во всяком случае, так было до появления теоретической геоморфологии и особенно её независимых от геологии идей.

Едва ли не важнейшей из них стала идея американского геолога и географа У. Дейвиса о «географическом цикле» (вернее это целая серия представлений о разных путях развития различных структур рельефа, объединяющая их всегда циклическими изменениями). Наиболее полно он развил представления об эрозионном цикле, но также и о циклах: ледниковом, аридном, цикле развития морских берегов. Для разработки этих идей особую роль сыграло хорошее знакомство Дейвиса, как геолога, со многими почти равнинными или холмисто-равнинными поверхностями, которые он назвал «пенеплены» («почти равнины»). Детальное чисто геологическое изучение подобных образований вскрывает их замечательное складчатое строение, причём, головы складок обычно срезаны, нивелированы. Дейвис впервые обратил внимание на них в 80-х годах XIX века, причём, в сочетании с участками равнин, сложенных с поверхности рыхлыми наносами, а также с горными системами (с частично выровненным рельефом, с поверхностями «денудации» — выравнивания). Дейвис представил, разумеется, что пенеплен — явно продукт каких-то древних изменений; рельеф, явно не молодой. Но что может произойти с ним при неравномерном блоковом подъёме даже с небольшим относительно диапазоном высот подъёма? Совершенно ясно, что здесь начнут работать эрозионные процессы, передвижения бо-

лее рыхлых осадков по стокам, и явно будут оставаться некоторые более прочные породы (образуя первичные ложи стока).

Неравномерный врез потоков при дальнейшем неравномерном даже медленном подъёме должен привести к формированию террас в ложе потоков, а дальнейшие подъёмы — к формированию более расчленённого рельефа, вплоть до резких форм с ущельями и крутыми склонами, которые будут и глубже взрезать пенеппен и нивелировать часть равнин на базисе стока, но одновременно (даже если горы не достигли больших высот) и нивелировать уровни водоразделов, снижая общую их высоту до тех пор, пока перенос продуктов размыва не превратит и эту новую горную систему и прилегающие к ней равнины и участки пенеппенов с разной высотой вновь в пенеппен на одном (или нескольких уровнях денудации), и не доведёт молодые резко эрозионные формы до зрелости или даже старости. Но и долины крупных рек с террасами не останутся неизменными: часть террас может быть также нивелирована на тех или иных уровнях новейшими наносами.

С изменением базиса эрозии изменится направление стока. Старая же речная долина будет выравниваться за счёт местных склоновых размывов до пологосклонных балок или до волнистой равнины. И так далее (вплоть до образования нового пенеппена). Таким образом, кажущиеся устойчивыми формы рельефа фактически постоянно находятся в движении, более того, они развиваются не индивидуально (не обособленно), а в системе (в циклах развития сложных систем с разными элементами). При этом следует подчеркнуть, что У. Дейвис специально отвлекался от тектоники (принимая её как заданное). Его даже упрекали в этом. Но именно Дейвис показал роль в создании рельефа таких мощных факторов, как рыхлые наносы; коры выветривания; движения ледниковых масс или срез поверхностей ледниками. Причём, именно в их системном циклическом развитии.

Именно в это время, когда Дейвис начал разрабатывать свои представления о географических циклах, у его друга и постоянного оппонента Альбрехта Пенка (тогда профессора в Вене) родился сын — Вальтер Пенк, проживший всего 35 лет (Дейвис же прожил более 80 и пережил Вальтера на 10 лет). Этот молодой учёный подошёл к развитию рельефа совершенно с иной стороны.

В. Пенк был, прежде всего, геологом-тектоником, причём, несмотря на молодость (и благодаря отцу), много видевшим (в том числе,

интенсивно поработавшим в Андах). Он не мог не уйти от чисто внешне-морфологических проявлений переноса масс на поверхности земной коры. Во-первых, он ввёл в перенос понятие гравитационных потоков (уже не чисто физическое, а геофизическое), во-вторых, он показал важнейшую формообразующую роль тектонических процессов, наиболее ярко выражающуюся в формировании «больших складок». Несмотря на то, что основы тектогенеза (в виде геофизической теории) во время работ В. Пенка не было (были общие представления о разогретых массах магмы и их возможных связях не только с вертикальными поднятиями, но и с боковым сжатием и опусканиями), Пенк ввёл в общую формулу развития рельефа тектоническую составляющую [тектонические (эндогенные) движения + экзогенные процессы (перенос) = рельеф + и коррелятивные отложения!]. Исследуя более точно (в том числе математически) три последних члена этого уравнения, а они доступны измерениям, можно подойти и к оценке тектогенеза. Благодаря этому, геоморфология приближалась к точным наукам и дифференциально оценивала процессы, ведущие к тем или иным формам.

Основная, изданная после его смерти, работа В. Пенка — «Морфологический анализ» (1924) была лишь введением в его метод, причём, он объявил, что в заключительном разделе работы он даст общую теорию причин движений Земной коры, но мгновенное развитие страшной болезни оборвало жизнь Пенка. В «Морфологическом анализе» Пенк показал различия в развитии склонов разной формы — пологих и крутых, выпуклых и вогнутых, сочетание развития склоновых форм с разными типами коррелятивных отложений, связь форм выветривания с процессами сноса; но главное, показал различие в развитии рельефа в разных геотектонических областях, в главных поднятиях, растущих с разными скоростями, в протяжённых горных системах с простым зонированным строением и т.д. Причём, не разделил циклы на более частные и более общие, связывая это с постоянным тектогенезом, а пенеплены в одних и тех же горных системах разделял на проявления разновозрастной пенепленизации (предгорная лестница). И всё это было сделано с применением измерений, просчётов, построением не блок-схем, а графиков, т.е. с элементами моделирования и дифференциального анализа.

Надо сказать, что и Дейвис говорил о разном возрасте пенепленов, как и русские учёные (это были такие геологи, как И.Д. Черский

и А.П. Павлов, практически независимо от Дейвиса в конце 70-х и в конце 90-х годов XIX века изучавшие циклы развития в древних горах и на равнинах). В 1878 г. В.В. Докучаев создал типологию развития долин рек в работе «Способы образования долин Европейской России». Поэтому идеи Дейвиса легко воспринимались русскими географами. Недаром уже в начале века они преподавались и в Московском университете, и в Санкт-Петербургском Горном Институте. Но почвоведы и ботаники в России активно осваивали идеи геоморфологии (и для объяснения развития почв и растительности). Недаром тогда же появилась гипотеза, что развитие степей связано с равнинностью рельефа, с того же времени начали обсуждаться проблемы «кальцефильности» степей и т.д. (А. Краснов, Г. Танфильев).

Совершенно особую роль в развитии представлений о связи почвообразования, истории растительного покрова и геоморфологических циклов в России сыграли наш выдающийся геоботаник (но и геоморфолог по образованию) И.М. Крашенинников, а также часто работавшие с ним выдающиеся почвоведы С.С. Неуструев и Б.Б. Польшов.

И.М. Крашенинников при работах в Даурии в 1910–1913 гг. трактовал рельеф северо-восточной части Даурии, как созданный в циклах поднимавшегося зрелого пенеplена и формирования на этом массивном поднятии бесчисленных (и довольно однообразных) долин рек, замкнутых в своём развитии поднимающимся педиментом (подгорными образованиями). Соответственно двум тактам этого цикла он трактовал и развитие растительного покрова. С.С. Неуструев те же идеи использовал в Заволжье и в Средней Азии (одна из его работ — «Почвы и циклы эрозии»). Б.Б. Польшов — один из основателей учения о геохимии ландшафтов (вначале — именно форм рельефа и соответствующего им почвообразования) — показал в процессах сноса важную составляющую их часть — миграцию химических соединений и элементов. В более поздних работах 20-х годов на Южном Урале и в Зауралье (на Зауральском пенеplене) И.М. Крашенинников ещё более точно связал развитие растительного покрова и почв с этапами эрозионного цикла на пенеplене и специально — в развитии речных пойм и долин.

Однако, к сожалению, эти работы мало отразились на развитии геоботаники. Они, в основном, повлияли на неё косвенно, через созданную, в том числе и Крашенинниковым (но также и Л.С. Бергом и

др.), новую отрасль географии — ландшафтоведение. Причём, именно Крашенинникову принадлежит в этом учении представление и о единстве развития всех элементов ландшафта, и о роли почвенно-растительного покрова в ландшафтах, и об элементарных ландшафтах.

[Мои непосредственные учителя в университете А.Н. Пономарёв, а затем А.А. Фёдоров также хорошо знали и пытались использовать идеи Крашенинникова (и Дейвиса) в своих работах.]

Работы Пенка поздно стали известными негеоморфологам (русский перевод «Морфологического анализа» появился в 1961 г.). Сейчас геоморфология (и особенно геоморфология горных областей) — очень сложная экспериментальная (и даже расчётная) наука.

В последнее время идеи ряда наших геологов и геоморфологов (особенно Г.И. Худякова), развивающие идеи В. Пенка (в отношении индивидуальности развития на очень больших территориях мегаморфоструктур, т.е. очень крупных морфоструктур с некоторыми общими чертами морфогенеза) сейчас осваиваются ботаниками Дальнего Востока (В.М. Урусов и др.), и осваиваются именно во флорогенетических построениях.

Таким образом, мы видим, что общий базис палеогеографии ещё далеко не полон для того, чтобы она идейно стала одним из оснований учения о генезисе флор, но некоторые важные палеогеографические истины мы можем получать в геоморфологических, гляциологических (ледниковых) и некоторых других исследованиях (к сожалению, не на столь длинные отрезки времени, как этого бы хотелось)...

Флорогенетический анализ А. Энглера

Книга А. Энглера — сочинение гениальное, опередившее своё время настолько, что прочитали её в полном объёме, видимо, тогда очень немногие. В ней — и новый метод, и многие рассуждения по разным проблемам, и, конечно, богатейший материал. Быстрее всего устарела в ней палеоботаника, затем — общие представления об эволюции в их деталях. Никогда не устареют большая часть фактов, и метод познания флорогенеза.

Иногда я представляю себе, с каким благоговением эту книгу впервые прочитали наши энглеряницы (Н.И. Кузнецов, А.Н. Крас-

нов, М.Г. Попов). Поскольку сейчас, главным образом, люди англоязычны, читать Энглера не заставишь. Придётся мне пойти на некоторое изложение его (типа конспекта с минимумом комментариев).

В 1944 г. вышла книга ещё одного нашего англичанина Е.В. Вульфа (уникальная пост-англеровская сводка, но идейно, конечно, совершенно иного значения).

A. Engler, 1879. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt

Leitende Ideen (руководящие идеи, основные идеи, «положения», основания, которыми мы руководствуемся).

1. Современное распространение растений определяется не только господствующими ныне на Земле климатическими условиями и почвенными связями (отношениями).

2. Истинное понимание распространения растений возможно лишь тогда, когда мы будем стремиться познать его в постепенном развитии [в истории].

3. Прежде всего, для этого необходимо понимать родственные отношения, в которых состоят друг к другу формы [Formen ~ Rasse] одной области или многих областей. Голая статистика растений не может прояснить историю развития. [Contra A. de Candolle, а отчасти и против Л.И. Малышева! — *Р.К.*]

4. Далее необходимо, чтобы были оценены те черты распространения, которые господствовали в прошлые геологические периоды и приняты во внимание родственные отношения вымерших форм с ныне ещё существующими.

5. Для истории развития флористических областей большое значение имеют изменения в распределении вод и суши, т.е. именно которые совершались на протяжении третичного периода.

6. Особенно важно то, что способствовало путём ли отступления вод или ледников, или путём подъёма суши освобождению (открытию) новых пространств, которые могли заселяться формами соседних областей, или где могли найти поле для развития их вновь образующиеся разновидности.

[Erde (Земля) — Land (страна) — Terrain («Террен» в западнославянских языках, = «Природный район»; от terra — *лат.*) — Ort (место, фактически — «поле», надел). — *Р.К.*]

7. Наблюдение учит, что родственные формы одной группы видов возникают совместно [именно! — *Р.К.*]. У Энглера — *collocal*, на близких территориях, местностях.

8. Формы одного круга родства [*Formenkreise*] распространяются постепенно, поскольку это позволяют почвенные и климатические условия и конкуренция других растений. [Это 120 лет назад, сейчас в учебниках пишут, что экология возникла в 20–30-х годах. — *Р.К.*]

9. Но близкородственные формы могут также и распространиться на отдалённую часть большой области и далее существовать самостоятельно.

10. До тех пор, пока в более обширной области продолжает существовать древняя (старая) общность пространства, можно более или менее легко познать и общую принадлежность форм (круг родства, связи).

11. Но если геологические события вызывают изоляцию ранее связанных друг с другом частей, тогда это более благоприятно для самостоятельного развития близких форм.

12. Так возникают корреспондирующие или викарирующие разновидности, виды, группы, роды, группы родов. Для рас (видов) — «*Echte und false Vicarismus*» (в немецкоязычной литературе), затем у М.Г. Попова — виды-компенсаторы, что ещё более широко. [Но у Энглера всё равно более широко. — *Р.К.*]

13. Хотя и вполне возможно, что один вид на двух одинаковых, но разобшённых местах одной области выработал одинаковые или лишь немного различающиеся разновидности, однако, это ещё не значит, что на обоих местах в течение длительного времени на эту разновидность влияли те же условия (*Verhältnisse* ~ черты, условия, признаки) и те же причины (*Ursachen*), и с течением времени на обоих местах возникла вполне однообразно общность потомков каких-то ранее развившихся разновидностей.

14. Резко ограниченные в рамках отдельной области [но при этом совершенно идентичные] виды, вследствие этого, не могут и не должны жить соответственно сумме их особенностей на двух или более отдельных областях одновременно.

15. Геологические события очень часто вызывают изоляцию ранее связанных областей и населяющих их растений. С погружением части области под воды или по иным причинам очень часто исчезает одна часть форм, которая в качестве связующего звена между раз-

личными формами более широкой [частной] общности форм могла бы прояснить нам принадлежность какой-то их совокупности к тому же кругу родства. [Чем и пользуются в «системах» — «филемах»! — *Р.К.*]

16. На этом основывается и наличие родственных [форм] видов или групп в отдалённых областях, даже если мы не находим других родственных форм на лежащей между ними изменённой в другом направлении области.

17. Именно подобным образом и изменение дна морей (морских котловин), берега которых ранее были облесены, в сухие степи или пустыни влечёт за собою исчезновение многих форм, которые ранее связывали и ныне разделённые местообитания и отдельные (обособившиеся) формы.

[Тезисы 15–17, несомненно, влияние работ А.А. Бунге, его монографий, которые, в свою очередь, идут от И.Г. Борщова, а далее их развивал через идеи А. Энглера уже и А.Н. Краснов! — *Р.К.*]

18. Когда в отдельных горных системах первоначально близкородственные формы образовывали разновидности, которые вполне отвечали господствующим в высоких регионах условиям, то эти разновидности, позднее ставшие видами, далее могли распространяться на высотах при продолжающемся снижении температур, в то время как формы, оставшиеся в тёплых регионах равнин, могли мигрировать или перемещаться по тёплым поясам. [Это освоение идей А. Кернера. — *Р.К.*]

19. Из пунктов 17 и 18 ясно следует, что в странах с большим возрастом именно в горных окраинах, краях («Gegenden»), растительность которых в течение длительного времени не была полностью уничтожена геологическими событиями, должен господствовать богатый эндемизм.

20. Но и в относительно молодых странах могут быть богато представлены эндемичные формы, и именно в таких областях, как азиатские степи, американские прерии или южноамериканские пампы, и именно в связи с тем, что в их составе лишь ограниченное число растительных форм находят необходимые условия существования.

21. Различие между старыми и новыми флористическими областями с богатым эндемизмом состоит обычно в том, что в более старых областях число видов в родах невелико (меньшее), а в бо-

лее новых — число видов в отдельных родах обычно очень большое. [Очень важно! Это Энглера потрясли *Astragalus*, *Cousinia*, *Acantholimon* в обработках А.А. Бунге. Он даже забыл о тропиках! А ведь он монограф *Agaceae*!!! — *Р.К.*]

22. В некоторых семействах мы находим, что их естественные группы ограничены отдельными географическими областями и это связано порой с тем, что отдельные из этих групп объединяет физиологическая оригинальность, которая бывает особенно полезна в одной климатически узко характеризуемой области. Но столь же часто это основано на том, что из одного центра происхождения по разным направлениям распространяются различные формы, которые только в обособленных областях становятся основателями естественных групп. Таким образом, по большей части имеет место то же, что мы замечаем в меньших кругах форм. [К макросистематике! Энглер понимал, что и формирование, и образование типов — на одних законах! — *Р.К.*]

23. Такие группы родов могут, пожалуй, сохраняться в больших областях, которые в течение геологических эпох лишь мало изучены; оттого мы находим это явление лишь в тропических и субтропических областях, в то время как в областях, многократно изменявшихся во время третичного периода, мы чаще видим близкие явления внутри одного рода.

24. [То] что и в тропической области лишь немногие семейства показывают ограниченность их групп в определённой географической области основано, с одной стороны, на различном возрасте отдельных семейств, а с другой стороны, — на различной продолжительности способности к прорастанию семян. Более способны для (длинных, далёких) перемещений семена, длительно способные к прорастанию, чем такие, которые для того, чтобы дойти до развития должны быстро прорасти.

25. Большое число тропических семейств, а также семейств, для которых можно более точно предполагать большой возраст или для которых большой возраст точно установлен, показывают нам очень неправильное (не упорядоченное) разделение, часто имеют близкородственные роды в Восточном и Западном полушариях. [Нечётко выраженное, но очень важное явление! — *Р.К.*]

26. Исследование черт распространения ископаемых растений показывает нам, что многие роды, которые ныне ограничены одним ви-

дом или одной узкой областью, ещё в раннетретичном периоде имели много видов или большую область распространения.

27. Из этого следует заключить, что мы не всегда можем найти родину растения или группы растений там, где они существуют теперь или развиты богаче ныне.

28. Далее из этого ясно, что бедные видами или монотипные роды в большинстве случаев — это остатки ранее более богато развитых типов.

29. Сохранение монотипных родов в одной области — большей частью нечто случайное, и имеет для этой области значение постольку, поскольку оно показывает, что в ней более ранние условия существуют более продолжительное время; монотипные роды поэтому годятся лишь для характеристики более крупных областей, в которых они распространены повсеместно, а не для характеристики более узких областей. [Вообще — и да, и нет! См. мои примеры для Сырдарьинского Каратау. — *Р.К.*]

30. Для установления более узких флористических областей внутри более крупной области более пригодны роды, которые в ней находят пик своего развития и в других областях лишь редко или почти совсем не встречаются.

31. [Резкие] границы между отдельными флористическими областями не существуют, но всегда элементы одной внедряются в другую, а именно — в различные эпохи истории Земли в разной мере.

32. История растений показывает, что отдельные типы могут и до современности находиться в богатом формах развитии, в то время как другие — в сокращении, а ещё другие могут показывать и особенное приращение их круга форм; но и тут недостаточно фитостатистических и ботанико-географических отношений (черт), чтобы установить относительные соотношения возраста отдельных семейств друг к другу.

33. Напротив, вполне возможно внутри одного узкого круга форм, даже внутри одного семейства, при обстоятельном рассмотрении морфологических признаков и географического распространения родственных форм, увязать их в относительное определение возраста, которое может претендовать и на научное значение. [Реальны — природные расы! — *Р.К.*]

34. Из того, что развитие многочисленных ныне существующих форм ясно прослеживается вглубь третичного периода, не следует, что позднее не возникали ещё новые виды.

35. Также по неизменному сохранению некоторых третичных форм не следует заключать, что виды вообще неизменны.

36. При образовании разновидностей действуют внутренние причины! Если мы в отдельных географических областях, которые характеризуются особым климатом, находим большое богатство форм, которые представляются нам приспособленными к этому климату, то основано это на том, что климат, вторично влияя, способствует дальнейшему развитию определённых, ранее уже произошедших, форм («преадаптированных»), но вступает ещё и как препятствие, тормозя развитие и распространение других форм.

[Leitende Ideen очень важны, хотя, казалось бы, мы знаем теперь много больше. Вы видите в них богатство мысли этого великого ботаника, и справедливость их, как и степень нашего понимания, до сих пор. — *Р.К.*]

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ БОГАТСТВО ЗЕМНОГО ШАРА

Мировой спектр ведущих семейств (при общем количестве их 480–500)

№№	Семейство	Количество родов	Количество видов	% от общего числа видов
1	Asteraceae	~1 350	~28 000	~8,5
2	Orchidaceae	~850	~20 000	> 5
3	Rubiaceae	~640	11 800	
4	Fabaceae s. str.	440	11 300	
5	Poaceae	~800	~10 000	
6	Euphorbiaceae	325	~8 000	
7	Lamiaceae	240	6 150	> 2
8	Melastomaceae	202	5 050	
9	Scrophulariaceae	240	5 000	
10	Liliaceae s. l.	290	4 600	
11	Cyperaceae	~85	4 300	
12	Acanthaceae	~300	4 300	> 1,5
13	Myrtaceae	~100	3 900	
14	Rosaceae	120	3 800	
15	Ericaceae	110	3 550	

Крупнейшие семейства флоры СССР

№№	Семейство	Количество видов
1	Asteraceae	3 511
2	Fabaceae	1 813
3	Poaceae	986
4	Lamiaceae	983
5	Brassicaceae	741
6	Apiaceae	741
7	Rosaceae	703
8	Liliaceae s. l.	639
9	Caryophyllaceae	620
10	Scrophulariaceae	603
11	Cyperaceae	533
12	Ranunculaceae	513
13	Boraginaceae	354
14	Chenopodiaceae	348
15	Polygonaceae	296

Крупнейшие семейства флоры России

№№	Семейство	Количество видов	% от общего числа видов
1	Asteraceae	1 928	17,38
2	Рoaceae	981	8,84
3	Fabaceae	732	6,60
4	Rosaceae	614	5,53
5	Ranunculaceae	511	4,61
6	Brassicaceae	464	4,18
7	Сyperaceae	441	3,97
8	Lamiaceae	403	3,63
9	Caryophyllaceae	391	3,52
10	Scrophulariaceae	375	3,38
11	Apiaceae	267	2,41
12	Chenopodiaceae	223	2,01
13	Polygonaceae	196	1,77
14	Boraginaceae	187	1,69
15	Saxifragaceae	151	1,36

56 семейств содержат 20 и более видов, 77 семейств — 5 и менее.

Крупнейшие семейства флоры северо-востока Северной Америки

№№	Семейство	Количество родов	Количество видов
1	Asteraceae	80	469
2	Сyperaceae	18	361
3	Rosaceae	35	356
4	Рoaceae	73	339
5	Fabaceae	35	138
6	Scrophulariaceae	35	110
7	Lamiaceae	23	95
8	Ranunculaceae	22	88
9	Liliaceae s. l.	28	84
10	Ericaceae	24	76
11	Brassicaceae	18	71
12	Orchidaceae	29	68
13	Apiaceae	30	63
14	Onagraceae	7	55
15	Juncaceae	2	52

Крупнейшие роды мировой флоры

№№	Род	Количество видов	Семейство	Ареал
1	<i>Astragalus</i> (incl. <i>Oxytropis</i> , <i>Astracantha</i>)	~2 800	Fabaceae	Голарктика, Южная Америка, Африка
2	<i>Senecio</i> s. l. (incl. <i>Dendrosenecio</i> , <i>Cineraria</i> , <i>Tephrosieris</i> , <i>Ligularia</i>)	~2 100	Asteraceae	Пангейный
3	<i>Piper</i>	~2 100	Piperaceae	Пантропический
4	<i>Hieracium</i> (incl. <i>Pilosella</i>)	~2 000	Asteraceae	Голарктический
5	<i>Euphorbia</i> s. l.	~2 000	Euphorbiaceae	Пангейный
6	<i>Solanum</i>	~1 700	Solanaceae	Пангейный
7	<i>Carex</i>	~1 700	Cyperaceae	Пангейный (дизъюнктивный)
8	<i>Pleurothallis</i>	1 500	Orchidaceae	Неотропический
9	<i>Bulbophyllum</i>	1 500	Orchidaceae	Пантропический
10	<i>Psychotria</i>	1 400	Rubiaceae	Пантропический
11	<i>Dendrobium</i>	1 200	Orchidaceae	Пантропический
12	<i>Acacia</i>	1 200	Mimosaceae	Пантропический, Южное полушарие
13	<i>Taraxacum</i>	~1 100	Asteraceae	Голарктический
14	<i>Peperomia</i>	~1 000	Piperaceae s. l.	Пантропический
15	<i>Eugenia</i>	1 000	Myrtaceae	Пантропический
16	<i>Miconia</i>	1 000	Melastomaceae	Неотропический + 1 вид в Западной Африке
17	<i>Eupatorium</i>	1 000	Asteraceae	Пантропический
18	<i>Vernonia</i>	1 000	Asteraceae	Пантропический
19	<i>Begonia</i>	~920	Begoniaceae	Пантропический
20	<i>Impatiens</i>	~900	Balsaminaceae	Тропический + Северное полушарие
21	<i>Ficus</i>	850	Moraceae	Пантропический
22	<i>Rhododendron</i>	850	Ericaceae	Голарктика + Палеотропический
23	<i>Salvia</i>	~850	Lamiaceae	Пангейный
24	<i>Croton</i>	~800	Euphorbiaceae	Пантропический
25	<i>Epidendrum</i>	~800	Orchidaceae	Неотропический
26	<i>Phyllanthus</i>	750	Euphorbiaceae	Пантропический
27	<i>Anthurium</i>	700	Araceae	Неотропический
28	<i>Indigofera</i>	700	Fabaceae	Пантропический
29	<i>Erica</i>	700	Ericaceae	Европа, Передняя Азия, Африка
30	<i>Rubus</i>	700	Rosaceae	Пангейный

Крупнейшие роды флоры СССР

№№	Род	Количество видов
1	<i>Astragalus</i>	849
2	<i>Hieracium</i>	785
3	<i>Carex</i>	392
4	<i>Oxytropis</i>	276
5	<i>Cousinia</i>	272
6	<i>Allium</i>	228
7	<i>Taraxacum</i>	202
8	<i>Centaurea</i>	178
9	<i>Artemisia</i>	174
10	<i>Salix</i>	163
11	<i>Euphorbia</i>	159
12	<i>Silene</i>	153
13	<i>Alchemilla</i>	151
14	<i>Campanula</i>	150
15	<i>Jurinea</i>	150
16	<i>Potentilla</i>	148
17	<i>Scutellaria</i>	148
18	<i>Ranunculus</i>	145
19	<i>Veronica</i>	142
20	<i>Thymus</i>	136
21	<i>Polygonum</i>	121
22	<i>Saussurea</i>	115
23	<i>Cirsium</i>	111
24	<i>Poa</i>	107
25	<i>Viola</i>	106
26	<i>Pedicularis</i>	105
27	<i>Senecio</i>	102
28	<i>Ferula</i>	96
29	<i>Galium</i>	93
30	<i>Gentiana</i>	93

Ведущие роды флоры России

№№	Род	Количество видов	% от общего числа видов
1	<i>Hieracium</i>	414	3,73
2	<i>Carex</i>	312	2,81
3	<i>Taraxacum</i>	230	2,07
4	<i>Alchemilla</i>	166	1,50
5	<i>Oxytropis</i>	165	1,49
6	<i>Ranunculus</i>	161	1,45
7	<i>Potentilla</i>	154	1,39
8	<i>Astragalus</i>	142	1,28

9	<i>Artemisia</i>	131	1,18
10	<i>Salix</i>	126	1,14
11	<i>Saxifraga</i>	118	1,06
12	<i>Allium</i>	108	0,97
13	<i>Pilosella</i>	102	0,92
14	<i>Euphorbia</i>	93	0,84
15	<i>Viola</i>	93	0,84

39 родов содержат более 50 видов, 1 095 родов — 5 и менее видов, 609 родов — 1 вид.

Крупнейшие роды флоры Китая

№№	Род	Количество видов
1	<i>Rhododendron</i>	650
2	<i>Carex</i>	400
3	<i>Primula</i>	380
4	<i>Pedicularis</i>	329
5	<i>Rubus</i>	280
6	<i>Saussurea</i>	240
7	<i>Gentiana</i>	272
8	<i>Saxifraga</i>	203
9	<i>Berberis</i>	200
10	<i>Corydalis</i>	200
11	<i>Salix</i>	200
12	<i>Impatiens</i>	190
13	<i>Camellia</i>	190
14	<i>Artemisia</i>	173
15	<i>Aconitum</i>	165
16	<i>Senecio</i>	160
17	<i>Acer</i>	150
18	<i>Prunus</i>	140
19	<i>Astragalus</i>	130
20	<i>Aster s. str.</i>	130
21	<i>Symplocos</i>	125
22	<i>Sedum</i>	124
23	<i>Ficus</i>	120
24	<i>Lysimachia</i>	120
25	<i>Viola</i>	120
26	<i>Ilex</i>	118
27	<i>Allium</i>	110
28	<i>Clematis</i>	110
29	<i>Delphinium</i>	110
30	<i>Quercus</i>	110

Богатство флор континентов (сосудистые растения)

Территория	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов	Удельное богатство (на 1 000 км ²)
Азия	44 440	120 000	~ 3
Южная Америка	17 800	~ 70 000	3,9
Африка (без островов)	29 600	~ 48 000	1,6
Австралия	7 700	12 500	1,6
Европа	10 500	13 000	1,25
Северная Америка (без Мексики и Центральной Америки)	21 600	~ 24 000	1,1

Мир в целом (суша — 148 840 км²) по моей оценке — 320 000 видов: высших споровых ~15 000, голосеменных — 870, цветковых — более 300 000 видов.

Богатство флор на территориях субконтинентальной размерности (2,2–22,4 млн. км²)

Территория	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов	Удельное богатство (на 1 000 км ²)
Китай	9 600	~33 000	3,2
Индия	3 300	~21–22 000	6,5–6,7
Индостан (без Гималаев)	2 650	~14 000	~5
«Малезия» (территория «Flora Malesiana»)	3 300	~35 000	10,6
Экваториальная Африка	4 600	~15 000	3,25
Южная Африка	2 500	~12–12 500	5
Бразилия	8 500	~40 000	4,7
Амазония	~5 100	~30 000	6
Аргентина	2 780	~8 500	3
Бывш. СССР	22 400	~21 500	~1
Якутия	3 100	1 750	0,56
«Asa Gray»-флора	3 240	4 425	1,36
«Britton-Braun»-флора	~2 200	~3 914	1,8
Большая Сахара	7 000	1 650	0,23
Аравийские пустыни	2 200	1 270	0,58
Туран — Джунгария	~2 200	2 350	~1
Центральная Америка (Мек- сика — Панама и Карибы)	2 652	~25 000	~9
Западная Евразия	19 000	25 500	1,6

Богатство флор на территориях региональной размерности

Территория	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов	Удельное богатство (на 1 000 км ²)
Европа			
Венгрия	98	2 250	23
Румыния	237,5	3 515	
Украина	604	4 450	7,3
Степная Украина	210	1 844	
Юго-восток Украины	53	1 839	34,7
Австрия	84	2 580	30,7
Швейцария	41	2 590	63
Иберийский полуостров	595	6 150	10,3
Португалия	92	~2 800	30,4
Франция	551	4 700	
Италия	301	5 590	18,5
Балканский полуостров	547	6 690–7 200	12,8–13,5
Греция	129	~5 500	
Скандинавия	800	1 938	2,4
Карелия — Мурман	317	1 502	~ 5
Север Европейской России (Архангельская область, Республика Коми Ма)	1 005	1 480–1 500	1,5
Северо-Запад России	196	1 580	~ 8
Латвия	63	1 648	26
Литва	65	1 498	
Дания	43	1 583	37
Бельгия	30,5	1 350	
Средняя Европа	570	3 150	5,5
Германия	356	2 660	7,4
Польша	312	2 300	
Белоруссия	207	~1 750	
Чехия и Словакия	217	2 450	
Чехия	78	~2 100	
Албания	28,7	2 450	84
Крым	27	2 250	83,3
Центральное Черноземье	195	~2 600	13,3
Урал	570	~2 400	
Удмуртия	42	~1 700	
Турция (европейская часть)	23,5	2 250	

Территория	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов	Удельное богатство (на 1 000 км ²)
Азия			
Кавказ и Закавказье	440	5 800(6 350)	13,6
Дагестан	50	3 550	71
Турция (Анатолия)	757	9 500	
Израиль	20	2 380	11,9
Горы Средней Азии	550	6 900	12,5
Туран	1 600	2 150	
Туркмения	488	2 900	
Джунгарский Алатау	35,5	2 130	
Большой Алтай	~370	~2 600	
Русский Алтай	120	1 900	~16
Тува	170	~1 590	
Монголия	1 565	2 850	
Алтае-Джунгарский район Монголии	~35	1 325	
Хребет Эрен-Даба	5,5	775	
Байкальская Сибирь	1 565	2 420	
Приамурье и Приморье	1 330	2 400	
Камчатка	773	1 168	
Чукотка	737	890	
Корея	225	3 400	
Западная и юго-западная части провинции Сычуань	~200	5 500	27,5
Центральный Китай	660	4 800	7,3
Лёссовое плато Китая	95	2 450	
Гималаи	650	~9 000–9 500	14,6
Таиланд	514	6 600	
Вьетнам	328	7 800(8 500)	
Полуостров Малакка	131	8 900	
Северная Америка			
Северная и Южная Каролина	217	2 995	14
Юго-восток США	1 151	6 800	~6
Юта	200	2 672	13,3
Техас	693	4 196	
Калифорния	411	5 046	12,3
Аляска	1 479	1 400–1 450	~1
Мексика	1 973	16–18 000	~8
Коста-Рика	51	6 300	

Территория	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов	Удельное богатство (на 1 000 км ²)
Южная Америка			
Бразилия	8 512	~40 000	4,7
Аргентина	2 777	~8 500	3
Парагвай	407	~4 900	
Африка			
Марокко	447	3 100	
Алжир	2 382	3 400	
Тунис	164	2 100	
Египет	1 001	2 250	
Юго-Западная Африка	~ 500	3 500	
Эфиопия	1 184	6 700	
Австралия			
Северная территория	1 356	3 411	
Квинсленд	1 730	4 450–4 500	
Юго-Западная Австралия	900	3 600–3 759	
Южная Австралия	984	2 500	

Богатство флор пустынных регионов

Территория	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов	Удельное богатство (на 1 000 км ²)
Пустыни Египта	750	1 367	~1,8
Нубийская пустыня	200	330	~1,6
Сахара: плато Аир	100	410	~4
Сахара: Тассилин-Аджер	80	433	5,4
Сахара: горы Ахаггар (Хоггар)	80	360	4,5
Сахара: Тибести	120	525	~4,9
Плато Эннеди	30	528	17,5
Сирийские «пустыни»	400	2 040	~5
Месопотамия	400	1 189	~3
Синай	35	980	28
Северный Туран	850	1 493	~1,75
Южный Туран	750	1 250	~1,6
Северная Гоби	420	590	1,4
Ордос	130	750	5,8
Бетпак-Дала	110	677	~6
Сонора	350	2 440	~7
Эремея	1 500	2 100	1,4

**Богатство флор территорий небольшой размерности
и «конкретных флор»**

Территория	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов
Приморская низменность Латвии	5,5	1 212
Квадрат «Кандава» (Латвия)	0,63	778
Кемери (Латвия)	0,07	705
Замланд (Калининградская область)	1,0	1 089
Хребет Бернина (Швейцария)	0,4	1 121
Траз-уж-Монтеш (Португалия)	2,5	1 424
Черек Безенгийский (Кабардино-Балкария)	3,8	1 456
Рача-Лечхуми (Грузия)	3,8	1 198
Мегри (Грузия)	0,8	1 467
Варзоб (Таджикистан)	1,3	1 535
Кондара (Таджикистан)	0,084	1 001
Башкызылсай (Узбекистан)	0,11	1 004
Сардамиён (Таджикистан)	1,5	1 260
Нижняя Чуя (Акбом), Алтай	0,45–0,5	850
Сянган (Гонконг)	1,0	1 120
Тайхоку (Тайвань)	1,5	1 810
Сан-Луис-Обиспо (Калифорния, США)	8,5	1 287
Восточный Мохаве (США)	3,3	754(819)
Кабо Верде (Западная Африка)	0,7	715
Капский полуостров	0,47	2 256
Саре Вона Среї (Тунис)	0,2	~1 000
Лагоа-Санта (Бразилия)	~0,4	3 000
Псковские флоры	по 0,5–0,6	647–761
Предуралье	0,04	664
«Лужки»	0,05	904
Пушино (Московская область)	0,08	850
Регенсбург (Германия, Верхний Дунай)	0,06	1 063
Богдо-Ула (Монголия)	0,04	579
Bear Creek (Теннесси, США)	0,032	733(610)
Trinity Alps (Калифорния, США)	0,44	571
Ms. Кенуа	0,5	248
Хребет Сунтар-Хаята (Якутия — Хабаровский край)	0,45	301
Острова		
Мадагаскар	583	10 500
Калимантан	736	~11 000

Территория	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов
Новая Гвинея	829	9 050
Куба	114,5	6 900
Ява и Бали	126	6 300
Филиппины	299,4	9 000(7 620)
Япония	372	3 824
Тайвань	35,7	3 265
Крит	8,4	1 377
Кипр	9,2	1 170
Сахалин	76,4	1 190
Шри-Ланка	65,6	3 250
Острова и архипелаги		
Шпицберген	62,1	162
Новая Земля	82,6	~250
Исландия	103,90	540
Гренландия (суша)	210	496
Врангеля	7,3	410
Алеутские	37,8	477
Командорские	1,8	420
Королевы Шарлотты	10,3	593
Тьерра-дель Фуэго (Огненная Земля)	48	700
Ньюфаундленд	110,7	1 262
Британские	310	~1 750
Ирландия	82	1 210
Аланды	1,47	846
Хийумаа	0,96	968
Сааремаа	2,7	888
Эланд	1,3	1 049
Готланд	2,9	975
Мадейра	0,8	1 158
Канары	7,27	1 860
Макаронезия	14,47	2 700
Корсика	8,75	2 825
Сардиния	24,1	1 950
Сицилия	25,7	2 600
Курилы	15,6	1 350
Итуруп	6,8	650
Острова залива Петра I	0,05	750
Хоккайдо	77,7	1 629

Территория	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов
Сокотра	3,6	828
Маскарены	4,8	1 050
Новая Каледония	16,3	2 750
Тасмания	67,8	1 127
Фиджи	18,5	1 100
Гавайи	16,7	~1 850
Галапагосы	7,8	701
Хуан-Фернандес	0,135	195
Горы		
Горы Святого Креста (Калифорния)	2,6	1 799
Высокогорья Альп	~120	1 049
Западные Альпы	30	805
Высокогорья Украинских Карпат	110	476
Высокогорья Карпат	110	950
Высокогорья Балкан	110	1 193
«Высокие горы» Греции	16	475
Высокогорья Большого Кавказа	~90	1 342
Высокогорья Алтая	120	986
Высокогорья Западного Саяна	~100	601
Высокогорья Восточного Саяна	51	540
Восточный Памир	38	705
Каракорум	~80	810
Высокогорья Восточной Африки	1,2	580
Ореокрифитная ступень Средней Азии (альпо-субнивальная)	50	668
Города		
Сыктывкар		620
Псков		795
Даугавпилс		898
Казань		1 003
Ижевск		1 099
Саратов		892
Душанбе		~1 100
Марсель		1 600
Кейптаун		1 800

Показатели богатства в ряду включённых флор

Регион	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов	Удельное богатство (на 1 000 км ²)
Европа	10 000	~12 500–15 000	1,25–1,5
<i>Скандинавия</i>	800	~1 938	2,4
Финляндия	337	1 288–1 300	3,8
<i>Прибалтика</i>	185	1 850	10
Латвия	63	1 648	26
<i>Средняя Европа</i>	570	3 150	5,5
Германия	356	2 660	7,4
Австрия	84	2 580	30,7
<i>Иберийский полуостров</i>	595	6 150	10,3
Испания	503	~5 800	11,3
Португалия	92	~2 800	30,4
<i>Балканский полуостров</i>	547	6 690	12,8
Болгария	111	3 750	33
Албания	28,7	2 450	84
Черногория	13,8	2 550	167
<i>Украина</i>	604	4 450	7,3
Волынь-Подольский регион	130	1 865	14,3
Юго-восток Украины	53	1 839	34,7
Северная Америка (без Мексики)	21 600	24 000	1,25–1,3
Аляска	1 479	~1 400–1 450	~1
Калифорния	411	5 046	~14
Калифорнийская провинция	324	4 452	12
Сонорские пустыни	350	2 440	~7
Южная Африка	2 500	~12 000–12 500	5
Юго-Западная Африка	~ 500	3 500	7
Капская область	120	~7 000	58
Капский полуостров	0,47	2 256	~4 500
Австралия	7 700	~12 500	1,6
Квинсленд	1 730	~4 450–4 500	~2,6
Юго-Западная Австралия	900	~3 600–3 750	4
Кавказ и Закавказье	440	5 800(6 350)	13,6
Центр Северного Кавказа	40	2 880	72
Абхазия	8,6	2 200	250

Регион	Площадь (в тыс. км ²)	Количество видов	Удельное богатство (на 1 000 км ²)
Серединная Евразия (Средняя Азия)	2 500	8 100	3,2
Афгано-Туркестанская провинция	400	6 900	15,5
Кухистанский округ	35	2 080	60
Сырдарьинский Каратау	25	1 666	67
Кугитанг	6,7	1 435	205
Туран	1 600	2 150	1,4
Северный Туран	850	1 435	1,75
Южный Туран	750	1 250	1,6
Каракалпакия	166	1 000	6

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Алёхин В.В. География растений. М., 1944. 455 с.
- Алёхин В.В., Кудряшов Л.В., Говорухин В.С. География растений с основами ботаники. Изд. 1-е. М., 1957; Изд. 2-е, 1961. 532 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара: эколого-флористическая характеристика. Тт. 1–3. М., 1968–1975.
- Воронов А.Г. Биогеография. М., 1963.
- Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. Изд. 2-е. М.; Л., 1933. 415 с.
- Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.
- Камелин Р.В. Флора Сырдарьинского Каратау. Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л., 1990. 146 с.
- Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: АзБука, 2004. 226 с.
- Камелин Р.В. Флористическое районирование суши: новые решения некоторых проблем. Карта: Ботанико-географические царства (доминионы) и подцарства (субдоминионы) // Бот. журн. 2012. Т. 98, №12. С. 1481–1488.
- Камелин Р.В. Флора Земли: флористическое районирование суши. Барнаул: ООО «Пять плюс», 2017а. 130 с.
- Камелин Р.В. Флора Севера Европейской России (в сравнении с близлежащими территориями): Учебное пособие. СПб.: Изд-во ВВМ, 2017б. 247 с.
- Лавренко Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения XV. М.; Л., 1962. 169 с.
- Наумов Г.В. Краткая история биогеографии. М., 1969. 200 с.
- Павлов Н.В. Ботаническая география СССР. М., 1948. 704 с.
- Попов М.Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 135 с.
- Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 146 с.
- Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.
- Толмачёв А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд. Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
- Шафер В. Основы общей географии растений. М., 1956. 380 с.
- Шмитцюзен И. Общая география растительности. М., 1966. 310 с.
- Шумилова Л.В. Фитогеография. Томск: Изд. Томского ун-та, 1979. 239 с.
- Юрцев Б.А., Р.В. Камелин. Основные понятия и термины флористики: Учебное пособие по спецкурсу. Пермь: Изд. Пермского ун-та, 1991. 80 с.
- Ярошенко Г.В. Общая биогеография. М., 1975. 188 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	4
Предмет, объекты и методы географии растений.....	4
К истории развития географии растений	13
Особенности развития географии растений в России и СССР ...	20
Глава 1. Учение об ареале (ареалогия, хорология, Arealkunde, Phytogeographie)	26
Понятие об ареале. Типы ареала. Методы изучения ареала.....	26
Принципы общей теории ареала.....	31
Правила Декандоля и теория «Age and area» Д. Виллиса	34
Теория толерантности Р. Гуда.....	39
Современные представления о формировании ареалов (понятие об основных проблемах и разделах эпонтологии).....	44
Исторический анализ ареалов	53
Основные типы дизъюнктивных ареалов	58
Вторично-изменённые ареалы	72
Ареалы надвидовых таксонов (групп родственных видов, родов, семейств растений).....	75
Ареалы растительных сообществ (и синтаксонов растительности).....	79
Глава 2. Основы географии растительности	82
Глобальные закономерности распределения растительности.....	82
Основные типы растительности земного шара	96
Глава 3. Учение о флоре (флористика, флористическая география)	150
Анализ флор	158
1. Таксономическая структура флоры	159
2. Типологические элементы флоры и их анализ	164
3. Сравнительный анализ флор	176
4. Богатство и оригинальность флор	181
Глава 4. Учение о флористическом районировании (или флорография)	196
Флористические царства Земли	197
Глава 5. Учение о флорогенезисе (или флорогенетика)	248
Флоры эоцена.....	260

Флоры олигоцена.....	262
Флоры миоцена.....	265
Флоры плиоцена и плейстоцена.....	267
Некоторые особенности использования палеогеографических данных.....	268
Флорогенетический анализ А. Энглера.....	282
Приложение. Флористическое богатство земного шара	289
Список рекомендованной литературы	303

Учебное издание

Рудольф Владимирович Камелин

ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

Публикуется в авторской редакции

Компьютерный набор текста: *С.А. Костюков, О.П. Камелина*

Рукопись подготовлена к печати *О.П. Камелиной*

Компьютерная подготовка оригинал-макета: *Л.И. Крупкина, Т.А. Горлина*

Подписано в печать 20.11.2018. Формат 60 × 84^{1/16}.
Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать цифровая.
Усл. печ. л. 17,79. Тираж 300 экз. Заказ № 776.

Отпечатано в Издательстве ВВМ.
198095, Санкт-Петербург, ул. Швецова, 41.