

УДК 581.9

История флор Земного шара по данным современного состава: проблемы изучения и перспективы

Р. В. Камелин

Ключевые слова: ботаника, филогенез, филоценогенез, флорогенез, древние флоры (палеофлоры), автохтонные флоры, миграция растений, эволюция растений.

Аннотация. А. Энглер в своем филогенетическом анализе соединил воедино усилия и достижения и палеобиологов, и монографов-систематиков современных таксонов, и биогеографов. Более того, он в какой-то мере пытался обсуждать и былые изменения суши, и периоды орогенеза на Земле, т. е. фактически работал так, как современные биогеографы. Но важнее всего то, что Энглер показал, что этим методом можно изучать и историю флоры Земли в целом, и флоры отдельных континентов и стран.

За полтора века флорогенетические подходы привели к созданию ряда доктрин, постоянно обсуждаемых и весьма сходно развивающихся в разных школах познания истории флор. Дальнейшее развитие теории флорогенетики, прежде всего, связано с пониманием различной значимости процессов реальной эволюции на разных уровнях организации живого: филогенеза, филоценогенеза, флорогенеза.

Обсуждение охватывает широкий круг проблем, связанных с историей флор Земли, в том числе в авторской интерпретации.

History of Earth flora on data of modern structure: problems of study and prospects

R. V. Kamelin

Key words: botany, phylogenesis, phylocoenogenesis, florogenesis ancient flora (paleoflora), autochthonous flora, plant migration, plant evolution.

Summary. In his phylogenetic analysis A. Engler united the efforts and achievements of paleobiologists and monographs-taxonomists of modern taxa, and biogeographers. Moreover, he is in some way trying to discuss the past land changes and periods of orogeny in the world, ie, actually he worked as modern biogeographers. But most important thing was, that the Engler showed this method could be used to study history of the Earth's flora in general and the flora of individual continents and countries.

For a half of century the florogenetic approach led to the creation of a number of doctrines, which are constantly discussed and developed very similar in the different knowledge schools of the history of floras. Further development of the theory of florogenetics, primarily is due to the understanding of the different importance of the process of real evolution at different levels of organization of living: phylogeny, phylocoenogenesis, florogenesis.

The discussion covers a wide range of problems related to the history of the Earth floras, including the author's interpretation.

I. Мысли о том, что данные палеобиологии могут представить нам историю современных живых организмов, появились задолго до работ А. Энглера. Так думали и Ж. Кювье и Ф. Унгер и др. Более того, с самого начала палеобиологи считали, что именно они призваны дать теорию эволюции и что именно они могут восстановить

историю биот (фаун и флор) с достаточной полнотой. Так они в большинстве своем считают и поныне.

Представление о том, что по данным современного распространения живых организмов мы также можем судить об истории видов, родов и даже флор и фаун в целом, также зародилось до

работ А. Энглера. Э. Форбс, Э. Грей и др. уже примерно полтора века назад думали так же.

А. Энглер в своем филогенетическом анализе соединил воедино усилия и достижения и палеоботаников, и монографов-систематиков современных таксонов, и биогеографов. Более того, он в какой-то мере пытался обсуждать и былые изменения суши, и периоды орогенеза на Земле, т.е. фактически работал так, как современные биогеографы. Но важнее всего то, что Энглер показал, что этим методом можно изучать и историю флоры Земли в целом, и флоры отдельных континентов и стран. Своеобразие флоры разных регионов Земли он считал следствием различной истории их, выделяя на этой основе ряд первичных элементов флоры Земли. Основой для их выделения были представления о филогенезе и цветковых растений в целом, и отдельных их групп (филумов). Эта филогенетическая основа метода Энглера неизбежно вела к признанию в качестве основных механизмов развития флор – миграции видов (но и элементов).

Достижением русских ботаников, развивавших идеи Энглера, стал подход к истории флор во времени как развитию интегрированных полных совокупностей видов растений, живущих на той или иной территории. Отсюда и главенство автохтонных механизмов развития флор (и биот), даже у, казалось бы, последовательных «миграционистов» (таких, как А. Н. Краснов, Н. И. Кузнецов, М. Г. Попов и др.).

На деле мы понимаем, что автохтонное развитие флор на всех этапах всегда включает и миграции. Важно лишь понимать их роль в совокупном развитии флор в тот или иной промежуток времени.

II. За полтора века флорогенетические подходы привели к созданию ряда доктрин, постоянно обсуждаемых и весьма сходно развивающихся в разных школах познания истории флор. Эти доктрины ниже приводятся с некоторыми комментариями.

1. Представление о древности тропических флор появилось еще с середины прошлого века. Оно основано на большом богатстве тропических флор, объясняемом большей устойчивостью типов климата в тропиках (и, следовательно, большим временем их бесконфликтного развития). В утрированном виде это даже представление и первичности тропических флор (или флоры влажных тропических лесов). А. Энглер придерживался мнения о древности тро-

пических флор (но, пожалуй, не о первичности их). А. Н. Краснов развил это представление в гипотезу автохтонных преобразований тропических флор в субтропические и горно-тропические (для Восточной и Юго-Восточной Азии). Строгих палеоботанических доказательств этому представлению нет.

2. Представление о древних связях флор Восточной Азии и Атлантической Северной Америки было выдвинуто еще первыми исследователями флоры Восточной Азии, но особенно ярко развито Э. Греем. Грей развил его в гипотезу единой, исходной для этих регионов, флоры – аркто-третичной, развивавшейся севернее. Палеоботанические данные подтверждают эту гипотезу, но (по времени) свидетельствуют о большей древности (с мела). Л. Дильс показал, что флора Восточной Азии (Центрального и Юго-Западного Китая) значительно богаче и оригинальнее флоры Северной Америки, что также свидетельствует о большей древности исходной флоры (и возможной первичности ее именно в Азии).

3. Представление о древнеафриканской флоре как нетропической было выдвинуто Х. Христом. Отчасти это подтверждается и более детальным анализом флор Африки, причем, вполне возможно, как это полагал и А. Энглер, что эта флора была образована древнексерофильными элементами (но вряд ли – только ими). Несомненно, что и тропическая лесная флора Экваториальной Африки очень своеобразна и оригинальна (хотя и беднее тропических флор Америки и Азии). Франкоязычные флористы выдвинули ряд гипотез в развитие этих идей (например, гипотезу о резком сдвиге зональных типов растительности Африки в кайнофите, развивавшуюся А. Обревилем). Строго говоря, это допускал и А. Энглер. Палеоботанических данных для обоснования этих представлений почти нет.

4. Представление об основных элементах флоры Земного шара: аркто-третичном, палеотропическом, неотропическом, океаническом, южном (антарктическом), а далее и древнексерофильном – заслуга А. Энглера. Оно хорошо обосновано по данным современного распространения растений (фактически оно лежит в основе разделения суши Земли на флористические царства и подцарства). Однако, по существу, никаких палеоботанических доказательств этого и ожидать невозможно.

Важно при этом, что сам А. Энглер различал еще ряд вторичных элементов флоры Земли (бо-

рео-третичный для Средиземья, австралийский и др.).

5. Представление об особом типе флорогенеза флоры Древнего Средиземья как области стыка двух разнотипных экологически флор – флоры Гинкго (= аркто-«третичной») и флоры Вельвичии (= древнексерофильной), в процессе гибридогенного взаимодействия разных элементов которых и возникло автохтонное ядро флоры Древнего Средиземья, было выдвинуто (и обосновано) М. Г. Поповым. Палеоботанические свидетельства подобного хода флорогенеза в палеогене есть, но их трактовка может быть различной.

6. Представление многих европейских ботаников о флоре Макаронезии, как отражающей ранние этапы развития флоры Средиземноморья. Были развиты Х. Кнохе в форме гипотезы развития древне-средиземноморской (и даже Древнесредиземной) флоры на Атлантиде, причем солидно обоснованы анализом элементов флоры. Однако флорогенетических данных пока недостаточно для однозначного объяснения всех особенностей флор Макаронезии и Западного Средиземноморья. Палеоботанические данные также недостаточны.

7. Представления русских ботаников о преимущественно автохтонном преобразовании флор при нарастающей аридности стран (систем ландшафтов). Восходят к работам И. Г. Борщова, оригинально развиты в учении о типах флор А. Н. Краснова, возрождены в трудах П. Н. Овчинникова, Ан. А. Федорова, А. И. Толмачева, В. Н. Васильева и в отношении процессов ксерофитной и криофильной эволюции во флорах. Палеоботанические свидетельства есть, но их можно трактовать неоднозначно.

Не следует смешивать эти воззрения с представлениями о ксероморфогенезе в процессах видообразования, обсуждавшимися С. А. Шостаковским, а затем А. А. Гроссгеймом, пытавшимся доказать, что возможны и ряды мезоморфозов (в том числе и ксероморфных типов). Эти представления к флорогенезу относятся лишь косвенно.

8. Система представлений о криогенных преобразованиях флоры Северной Голарктики в плейстоцене и голоцене, развивавшихся скандинавскими, американскими и русскими биогеографами. В дальнейшем она была обогащена представлениями о развитии автохтонного ядра Арктической флоры, об особой роли Берингии в сохранении реликтовых элементов и ядра Арктической флоры, о различных типах генези-

са аркто-монтанных элементов. Палеонтологические свидетельства разнообразны, но допускают различные толкования. В этой системе представлений особенно велика роль А. И. Толмачева и его учеников.

9. Представления европейских ботаников о составе и генезисе флоры Альп. Доказательства наличия реликтовых типов, переживших плейстоцен, автохтонных элементов, аркто-монтанных мигрантов, мигрантов азиатского родства и т. д. Палеоботанические свидетельства есть лишь в отношении миграционных элементов.

10. Представления русских ботаников о четвертичных флорах бореальной Палеарктики: рефугиумах неморальной флоры (третичных и реликтовых лесов С. И. Коржинского), черневой тайге и рефугиумах неморальных элементов в южной Сибири, плейстоценовой лесостепи И. М. Крашенинникова (включая спорную гипотезу о двухтактном развитии лесостепи в Восточной Европе). Палеоботанические (в т. ч. палеопалинологические) свидетельства недостаточны.

11. Представления об этапах развития бореальных и степных флор Палеарктики М. Г. Попова. Охватывают весь период с палеогена по современность (аркто-третичный этап, прабореальный этап, параллельный борео-третичным флорам Средиземноморья, бореальный этап). Подтверждаются некоторыми палеоботаническими свидетельствами, допускающими различное толкование. Детальный анализ всех палеоботанических фактов не окончен, к сожалению, палеоботаники часто отвлекались в чисто терминологические споры. Флорогенетические построения, в свою очередь, почти не охватывали флоры отдельных территорий целиком, недостаточно и сравнительно-флористического материала.

12. Представления о мадро-третичной флоре как исходной для развития оригинальных флор Тихоокеанской Северной Америки, разработанное Д. Аксельродом и П. Рейвенем. Обосновано главным образом палеоботаническими фактами. Детального анализа флор и их сравнения не проводилось (а между тем, ряд данных не вполне отвечает основной гипотезе, например, нахождение реликтовых типов широколиственных лесов в Мексике).

Все выше перечисленные доктрины существенны для истории флор Северного Полушария.

Для голантарктических стран также есть ряд доктрин, важнейшей из которых является

доктрина о древней связи флор южных оконечностей материков Южной Америки и Африки, а также Австралии и Новой Зеландии через Антарктиду (чему есть палеоботанические свидетельства). Тропические же флоры анализировались главным образом с позиций их длительного непрерывного развития на тех же территориях, что явно противоречит и многим палеоботаническим данным, и системе представлений о развитии флор Северного Полушария в целом.

III. Сказанное выше свидетельствует о высокой значимости флорогенетических построений. Но несомненны и вполне объективные трудности для сведения всех уже накопленных данных в единую систему.

Из них – объективная неполнота палеоботанической летописи, а также слабость обоснований собственными средствами палеогеографических построений (для палеогена и мела – особенно – от развития флористики не зависят).

В малой степени флористы могут способствовать и прогрессу в наших знаниях о предковых типах представленных ныне сосудистых растений, времени и месте их появления, а также, следовательно, о ритмах и темпах эволюции сосудистых растений во все время их развития. Но более того, флористы не могут похвалиться и достаточной полнотой знаний о составе флор Земли (особенно тропических флор).

Поэтому все флорогенетические доктрины пока еще представляют достаточно автономные построения (блоки) нулевого цикла здания флорогенетики, не объединенные в сколько-нибудь прочном фундаменте собственной теории.

Немногими **важными идеями**, выдвинутыми флорогенетиками в этом направлении, можно считать:

1) Представление о процессе реальной эволюции растений как процессе, идущем на ряде уровней организации живого (популяционно-видовом, ценолитическом и биотическом), причем процессы, которые мы вычленим, как флорогенез, лишь часть процессов, проходивших на тех или иных территориях во взаимодействии развития и флоры, и микро- и микобиоты и фауны.

2) Представление о канализованности эволюции на всех уровнях организации живого.

3) Представление о филоценогенезе как существенной составляющей процесса реальной эволюции. При этом важно то, что познание эволюции ценолитических объектов дает нам независимое и параллельное знание, равноценное

представлениям о филогенезе (поставляемых систематикой растений).

Флорогенетики могут также использовать (а частично – уже давно используют) ряд важных гипотез, выдвинутых развитием геонимии. Прежде всего, это возможность использования представлений геологов (и палеогеографов) о некоторых критических периодах развития Земли в целом. Давно используется, как подобный отсчетный период развития – субглобальный кризис плейстоцена. Возможно, что глобальный кризис олигоцена – столь же важен для флорогенетики, особенно в фазах перехода от эоцена к олигоцену и перехода к миоцену, как результирующего все это время «слома системы биот» палеогена. Без излишней точности, но мы можем опираться и на представления об очередности развития отдельных бассейнов Мирового океана, о развитии средиземноморских и субсредиземноморских бассейнов, берингийских соединений и разъединений, окраинных морей и островных дуг Восточной Азии и т. д.

IV. Возможное дальнейшее развитие теории флорогенетики, прежде всего, связано с пониманием различной значимости процессов реальной эволюции на разных уровнях организации живого.

Филогенез с точки зрения флориста – это общая результирующая всех явлений в целях индивидуальных онтогенезов растений (родителей–потомков), часть которых элиминирует в процессах эцезиса, часть – не способна и к формированию генеративных органов, но часть – благополучно размножающихся, расселяющихся (и увеличивающих генетическую неоднородность). Расселение особей индивидуально, результаты расселения всех видов на Земле также индивидуальны (первый постулат общей теории ареала – «Ареалы всех видов неповторимы»). Следовательно и судьба реальных видов (и любых рас) индивидуальна, но, абстрагируясь от времени, одинакова. Сколько бы вид ни существовал, он исчезнет (вопрос лишь в том, когда и что он оставит в генетическом материале следующих видов).

Результаты расселения в процессе филогенеза наиболее доступны для исследования флористов в некоторых типах флор на ограниченных территориях. Это, прежде всего, флоры островов, поликонтрастных горных территорий и флоры территорий, резко ограниченных по возможностям их освоения растениями – в результате комплек-

са факторов косной среды, например, полярных или резко аридных стран. Пока возможности анализа этих флор далеко не использованы флорогенетиками, особенно с точки зрения анализа типов и темпов расообразования (и видообразования). Парадоксально, но сейчас мы наблюдаем взрыв исследований подобных неприродных систем (антропогенно организованных), но не природных, что с точки зрения временных рамок подобных процессов было бы значительно важнее.

Филоценогенез – исключительно многомерный процесс, но во многих частных составляющих этого процесса особую роль играют типы жизненных форм, организующих ценозы. Это позволяет в первом приближении изучать процессы конвергентной упорядоченности ценологических объектов. Конечно, развитие ценологических объектов и систем очень сложно. Асоциальные смеси особей постепенно преобразуются в сингенезе в группировки, формирование ценоцеек в них уже канализовано участием тех или иных биоморф (хотя даже в бедных флорах стохастично). Ценозы канализованы и составом видов, и «типов биоморф» на территориях, но еще более индивидуализированы вследствие конкуренции и «правила первопоселенца». Сукцессионные ряды совершенно индивидуально определяются и набором видов и типов биоморф, и ограниченным разнообразием ценозов и типов местообитаний в любой системе ландшафтов (последнее сравнимо с числом типов биоморф). Важно при этом, что медленный процесс эцезиса особей отдельных видов в ценозах может и замедляться, и убыстряться. Но особенно важным обстоятельством, определяющим флорогенез и филоценогенез на любых территориях Земли, является ограниченное число типов климата (при ограниченном же числе типов биоморф и экобиоморф). Именно поэтому число типов растительности (даже при их узком понимании) также весьма ограничено (и для всей Земли вполне обозримо). Фактически же это свидетельство сложной (но ограниченной, упорядоченной) канализованности процессов филоценогенеза, что давало повод ряду геоботаников говорить и о конвергенции филогенезов разных таксонов в филоценогенезе. Конечно, конвергенция функций и форм в филогенезе – это следствие генетических механизмов наследования. Конвергенция в филоценогенезе – это следствие упорядоченности и ограниченности и ресурсов внешней среды, и типов биоморф, и типов растительности. Можно, пожалуй, определить этот механизм, как **гиперконвергенцию**.

Но в том и любом случае, при различии процессов – это следствие одних и тех же, внешних по отношению к растениям, причин – ограниченности энергетических ресурсов при их внешней по отношению к жизни на Земле природе.

Флорогенез – процесс еще в большей степени гиперконвергентный, поскольку на любых участках Земли мы имеем дело лишь с частью флоры Земли в целом. Более того, элементарные естественные флоры Земли на ограниченных территориях в течение длительного времени поддерживают на этих участках (в среднем до 1000 км²) довольно стабильные наборы видов, ограниченные лишь 0,03–1 % флоры цветковых растений Земли. В этих условиях неизбежно поддерживается и одна сукцессионная система. В подобных системах уровень гиперконвергенции также увеличивается. Общее же разнообразие флоры Земли обеспечивается лишь значительным (но вполне обозримым) числом элементарных естественных флор. Реально мы это и наблюдаем. Правда, зная, насколько близкими они могут быть на огромных пространствах (в тундровой, таежной зонах, в аридных странах) и насколько легко отличаются они на небольших пространствах – в горах (по оригинальным чертам эндемизма в том числе).

В подобных гиперконвергентных системах вполне возможно ожидать и эффектов как убыстрения естественного отбора, так и замедления его в процессах филоценогенеза (и флорогенеза). Такой подход к реальной эволюции вполне независим от подходов к ее оценке как сумме представлений о филумах таксонов. И хорошо мог бы дополнять этот традиционный подход.

Правда, флорогенетический подход к реальной эволюции сильно осложнен тем, что флорогенетика не имеет собственной системы оценки темпов эволюции.

Темпы эволюции и при классическом подходе к ее познанию (прежде всего палеозоологами) далеко не ясны. Ясно лишь, пожалуй, то, что они различны в разных группах организмов, но, по-видимому, упорядочены в иерархии принимаемых биологами таксонов. Эволюция видов, родов, семейств, классов идет, видимо, разными темпами, что подтверждает эту иерархию. Средняя продолжительность существования видов – около 11,5 миллионов лет, средняя продолжительность существования родов – возможно, около 25 миллионов лет (для цветковых растений), средняя продолжительность существования семейств цветковых (что касается современных

семейств) – не менее 80–100 миллионов лет. Видов цветковых растений на Земле не менее 270 000, родов современных цветковых – около 14 000, семейств, даже при узком их понимании – не более 550–600. По отношению к цветковым растениям, в отличие от других филумов живого, мы не имеем права утверждать, что число вымерших форм за все периоды их существования было больше, чем число ныне существующих видов и родов, а по-видимому, и семейств. Как бы мы ни экстраполировали скудные палеоботанические свидетельства, число вымерших семейств невозможно предполагать большим, чем 100, родов – большим, чем 5000, а видов – большим, чем 100 000.

В связи с этим, я хотел бы повторить уже сказанное мною ранее предположение, что современные данные цитологии (в отношении объемно-весовых характеристик нуклеиновых кислот в хромосомах и чисел хромосом), пожалуй, свидетельствуют о том, что в настоящее время мы в целом наблюдаем этап филогенеза цветковых, соответствующий старым гипотезам У. Бэтсона, – этап развертывания исходно-сложных генотипов по обеднению их. Частично он перекрыт вторичными явлениями полимеризации (цитополиплоидизации), гибридизации (и аллоплоидии, и, возможно, редукционной анеуплоидии, связанных с нею), а также установления многих агамных форм существования растений. Число последних очень велико (роды *Hieracium*, *Taraxacum*, *Rubus*, *Rosa*, *Potentilla*, *Alchemilla*, *Crataegus*, *Oenothera*, *Ranunculus*, *Adenophora* и др. дают тому многие примеры). Но возможно, что этому современному этапу предшествовал у цветковых иной. Этот этап мог быть именно этапом усложнения генотипов (скажем, закончившимся в основном в олигоцене). Следовательно, при таком предположении мы могли бы говорить не только о разных темпах эволюции в группах, но и о разных этапах смены темпов эволюции у цветковых.

Обычно прямо связывают темпы видообразования с развитием (дифференциацией) внешней, косной среды. Но дифференциация среды в ценотических структурах растительного покрова в большей мере связана с дифференциацией именно биосреды. Быстрые темпы эволюции цветковых – это, прежде всего, следствие их мощной эволюции в ценозах. Для теории флорогенеза (и филоценогенеза) это очень важно, поскольку эпохи, в течение которых мы можем продуктивно работать, – это эпохи, несомненно, убыстрее-

ния эволюции в ценозах. Даже в таких группах, как магнолиевые, в родах *Magnolia* и *Talauma*, мы наблюдаем новейшее видообразование в ценозах. Еще более ясно это во многих других группах тропических и субтропических растений (*Rubiaceae*, *Melastomataceae*, *Euphorbiaceae*).

Но для теории флорогенеза особенно важно в этой связи понимание того, какие группы быстрее развивались в третичном периоде или даже только в неогене – тропические, или голарктические, или голантарктические? Точного ответа на этот вопрос у нас нет, но по многим фактам мы можем судить, что тропические группы развивались едва ли не интенсивнее (и именно по дифференциации на мелкие близкие расы), чем даже голарктические. Во всяком случае, такова дифференциация *Anthurium* или *Phyllodendron* (*Araceae*), *Piper*, *Peperomia*, *Ficus*, *Acacia*, *Mimosa*, *Dioscorea*, многих типов *Compositae*: *Vernonia*, *Eupatorium* s. l., и т. д. Очень много групп, в равной мере быстро дифференцировавшихся в тропиках и в северном полушарии за пределами тропиков (*Euphorbia*, *Rubus*, *Quercus*, *Lithocarpus*, *Vaccinium*, *Viola*, *Salvia* и т. д.). Но все же крупнейший род мировой флоры – *Astragalus*–*Oxytropis* – тропиков почти избегает. Возможность независимого объяснения подобных фактов флористами почти не используется, они почти не пытаются обсуждать на своих материалах темпы эволюции. Значительные усилия флористов, к сожалению, уже давно направлены на схоластические упражнения со статистикой безликих цифр. Между тем, параметры реальной эволюции флор могут быть получены лишь в результате исследований множеств реальных эволюционирующих видов, участвующих в гиперконвергентных рядах ценотических структур на конкретных территориях.

V. Некоторые проблемы восстановления истории флор

Почти наверняка в течение ближайшего полувека нам не удастся ни обосновать первичность тропических или более умеренных флор цветковых растений, ни узнать точнее время появления первых цветковых. Более того, вряд ли география или геология мезозоя Земли даст нам достаточно материала для расшифровки загадок распределения суши и океана, а значит и понимания несомненной (наблюдаемой) для разных периодов мезозоя (да и раннего кайнозоя) системы зональности и секторности Земли. В этих условиях гипотеза о сохранении одних и тех же пара-

метров среды в тропических участках суши (или вообще – в экваториальной зоне), а значит, и о развитии в этих участках в течение длительного времени однородных флор – будет по-прежнему не доказательной. И поныне (и, по-видимому, еще в течение не менее полувека) основной загадкой палеогеографии будет оставаться загадка происхождения и развития Тихого океана. Для разных вариантов теории «тектоники плит» это и вообще «загадка Мирового океана». В последнем случае мы бесконечно далеко удаляем себя от ее решения, ибо происхождение и пресной воды на Земле, и огромных пространств соленой воды (физические показатели и химизм которой так близки к растворам, работающим в теле всех многоклеточных организмов) отстоит от нас, возможно, на период до миллиарда лет. Флорогенетический анализ же достаточно объективно работает только в пределах до 30–35 миллионов лет назад (и лишь некоторые его обобщения могут быть распространены до 50 миллионов лет). Но, все же, пытаться выяснить детальнее различия флор, связанные с разделением суши разными океанами (и разными секторами Тихого Океана: Северным Пацификом, двумя участками Центральной части – Микронезийским и Гавайским, и Южным Пацификом) крайне необходимо. До настоящего времени этого не сделано.

Нет, разумеется, и сравнительного (детально-го) анализа флор Голарктики, Тропиков и Голантарктики.

А между тем, мы имеем исключительной важности факт по развитию флор континентов Земли. Ни для одного континента Земли мы не знаем случая, чтобы на нем развивался лишь один основной элемент флоры Земли в смысле А. Энглера (или преимущественно только один). Различные части любого континента (в том числе и Австралии) – это территории, где развиваются разные флоры. Частью это связано с зональной и секторальной упорядоченностью, частью – с вертикальной поясностью и полосной предгорной структурой, частью – еще более сложно зависимо.

Наиболее изолированные континенты Земли – Южная Америка и Австралия.

Южная Америка – континент, большую часть которого занимает Неотропическая флора (1). Она, конечно, связана с Палеотропической, особенно с Африканской, но очень оригинальна. Три ее части: Карибско-Центрально-Американская, Амазонская и небольшая Гвианская – отличаются эндемичными родами, которых в об-

щей сложности не менее 1500 в каждой из них, но состав семейств здесь практически общий. Чилийско-Патагонская флора Голантарктики (2) замещает Неотропис зонально, но слабо связана с ним. Древнексерофильная флора Атакамы (3) не связана с другими ксерофильными флорами и, видимо, развивалась на базе Неотрописа (но очень бедна и односторонне развита). Древнексерофильная флора юга Бразильского Нагорья, Гран-Чако и Монте (4) имеет и неотропические связи, и обще-древнексерофильные элементы, но и очень тесные сонорские (мадреанские) связи (после большого разрыва!). Андийская флора (5), автохтонно развивавшаяся на базе неотропических (мало), голантарктических, обще-голарктических и ряда других амфи-американских элементов, имеет, однако, и большое число собственно андийских элементов (частью с дальними связями). Есть еще и производная молодая флора Пампы (6), развивавшаяся на базе, главным образом, Южно-Бразильской, но и голантарктической флор. Палеогеография Южной Америки имеет важные свидетельства, что в течение длительного времени Карибско-Центральноамериканские территории были иным континентом, изолированным от остальной Южной Америки (но и от Северной Америки).

Австралия – малый континент, на котором развиты 4 резко отличающиеся флоры. Флора Северо-Восточной Австралии (большой части Квинсленда) – Палеотропическая (1), но очень оригинальная (с большим числом общих папуа-австралийских и древнеокеанических типов). Древнексерофильная в основе Эремейская (2) флора очень географически изолирована от других древнексерофильных флор (в том числе тропической растительностью) и включает большое число также и собственно австралийских групп. Юго-Западно-Австралийская (3) флора – в основе собственно австралийская, но с особыми связями с Южной Африкой, имеет также независимые связи с Палеотрописом и большое число оригинальных типов. Собственно Австралийская (4) в узком смысле флора отличается преобладанием австралийского элемента, но и наибольшими (как ни странно) связями с Новой Зеландией, т.е. с голантарктической флорой, тем более, что горные флоры юго-востока Австралии и Тасмании особо близки к последней. Но и в ней есть связи более далекие (древнеокеанические). Очень вероятно, что Австралия не всегда была единым континентом (что бы ни утверждала в этом случае «тектоника плит»).

Африка – континент, где контрастно различаются Древнесредиземноморская Мегаголарктическая (1), очень своеобразная, хотя и обедненная Гвинеиско-Конголезская Палеотропическая (2) и Древнексерофильная Южно-Африканская s. l. (3) флоры. Они упорядочены зонально, причем в Южной Африке реликтовая Капская (4) флора представляет остаток древней зональности. Но на значительной части Африки развита общая с Азией Афро-Азиатская Палеотропическая флора (5) саванн, саванновых лесов и колючесий, очень бедная и наименее «африканская» по составу элементов. Очень своеобразна Горная Эфиопско-Аравийско-восточноафриканская (6) флора с пестрым составом производных палеотропических, древнексерофильных, капских элементов, но и с явными древнесредиземноморскими и другими голарктическими типами. Более того, явно от нее отличается горная флора Камеруна (в основном производная палеотропической флоры, но с голарктическими типами в верхнем поясе). Наконец, на юго-востоке Африки фрагментарно представлена особая «Мозамбикская» палеотропико-субтропическая (7) флора (с особыми связями с Палеотропичесом, Капом, Мадагаскаром и с рядом очень оригинальных групп). Обычно Африка считается единым устойчивым континентом, но возможно, что это далеко не так (особенно, учитывая бедность не только Сахары, но и Сахеля).

Северная Америка – континент, где господствует Общегооларктическая (1) флора, а на юго-западе – оригинальная Сонорская (Мадреанская) флора (2), теснее связанная с Неотропичесом, но также и с субтропическими флорами Старого Света. Однако здесь представлена также Неотропическая (3) флора (юг Флориды) и особая горная Кордильерская (4) флора – результат автохтонного развития на базе и Общегооларктической и Мадреанской флор. Более молодая производная на той же базе, но частично и на базе неотропических реликтов – флора Прерий (5) развита на равнинах в системе секторного расчленения континента. Еще одна производная – Арктическая и Аркто-монтанная (6) развита и в Северной Америке, и в Евразии. Северная Америка, по-видимому, могла разделяться на отдельные независимые континенты (или субконтиненты).

Евразия – самый крупный континент Земли. Основную часть его занимает Мегаголарктическая флора с более древними ее частями – Восточно-азиатской (1), Древнесредиземноморской (2) и производными – Бореальной (3) и Аркто-

монтанной и Арктической (4). Но значительные территории заняты и Палеотропической (5) флорой (особенно мощно на архипелаге Зондских островов). Очень оригинальна также Нагорно-азиатская флора (6), включающая автохтонные производные древнесредиземноморских, восточно-азиатских и отчасти древнексерофильных и бореальных типов. Древнексерофильная (7) флора Евразии, в значительной мере перекрытая древнесредиземноморскими элементами, обособлена лишь на небольших территориях внутри Древнего Средиземья или по границам с Палеотропической флорой афро-азиатского типа (которая тоже представлена в Юго-Западной Азии) – и это уже фрагменты восьмой флоры!

Субконтинент Европы ничем особо не отличается, напротив, в архипелагах Юго-Восточной Азии растет также число древнеокеанических элементов. Евразия – совершенно очевидно, континент, разные части которого в разные эпохи (в том числе – в третичном периоде) были обособлены друг от друга.

Уже в этом абрисном перечислении очевидно, что флоры континентов связаны развитием разных основных, но и ряда отличных, и даже более молодых элементов флоры Земли. Это и голарктические (преимущественно через ныне лишённую цветковых Антарктиду), и пантропические (вплоть до Северной Америки и Австралии), и голарктические (4 континента!), и древнексерофильные, и древнесредиземноморско-восточноазиатско-мадреанские, мадреанско-древнексерофильные (Северная и Южная Америка) древние связи, и ряд связей более молодых (арктомонтанные и арктические, бореальные). Только Австралия обладает специфическим, не связанным с горообразованием, австралийским элементом, не представленным на других материках, в то время как даже неотропический элемент представлен не только в Северной Америке, но и отчасти в Африке. Особым реликтовым элементом обладает и Капская флора. На других континентах оригинальные элементы развиты только в условиях гор (и обычно вполне автохтонны и вторичны).

В какой-то мере этот анализ связей подтверждает более раннее разделение флор Тихим и Индийским океанами, более позднее – Атлантикой, и наиболее позднее – Полярным океаном.

Это многообразие связей основных элементов можно объяснить двояко. Можно представить, что это следствие развития флор на единой суше Пангеи, а затем на все более дробной системе континентов. Но можно предположить и

то, что система континентов всегда была более или менее дробной, но меняла очертания. Одни и те же факты могут быть истолкованы в рамках того и другого построения. Но наиболее важно для нас то, что *весь состав флор континентов* в равной мере можно объяснить и любыми вариантами соединений или разъединений материков, и признанием их полной фиксации в тех же самых участках геоида. Вопрос лишь в том, что в последнем случае необходимо вводить более значительный возраст для сложения флор (но он и так достаточно велик, не менее 100 миллионов лет для флор с господством цветковых) и представлять с очевидностью также, что расселяются все же сами растения. Огромное время в этом случае – решающий фактор даже для совершенно случайных (уникальных), но повторяющихся фактов расселения. Я называю это положение – парадоксом Ф. Дарлингтона (хотя он его и формулировал, и объяснял по-иному и на других объектах).

Подключив к обсуждению островные флоры, мы можем еще более уточнить наше знание о первичных элементах флор Земли. Мы убедимся в том, что часть элементов оригинально (или даже богаче) развита на островах. Это и древнеголантарктический (Новая Зеландия, Кергулен), и саванново-колючелесный «африканский» (афро-азиатский), лучше развитый на Мадагаскаре и др. Особенно же важно то, что между материковыми и островными участками Юго-Восточной Азии и Австралией – на островных системах Новой Гвинеи, Новой Британии, Соломоновых островов, Фиджи, а также Новой Каледонии, Лорд-Хау, Норфолька и в северо-восточной Австралии мы обнаруживаем все же и древнеокеанический элемент (который в несколько иных границах и таксонах знал еще А. Энгер). Это, вообще, одна из наиболее оригинальных фито-хорий Земли, границы ее не определены. Например, А. Л. Тахтаджян выделял в ней Ново-Каледонское подцарство Палеотрописа и наряду с ним Папуанскую подобласть Индо-Малезийской области Палеотрописа и Квинслендскую провинцию Австралийского царства. По моим представлениям, все это лишь лики единого Древнеокеанического подцарства Палеотрописа – территории очень важной для понимания генезиса флор и Азии и Австралии. Здесь 19 эндемичных семейств, в том числе многие примитивные, бессосудистые типы. Здесь большая часть родов Winteraceae, а в целом здесь – не менее 400 эндемичных родов.

В то же время материалы по островным флорам позволяют нам сделать ряд более общих и не банальных теоретических обобщений.

Во-первых, совершенно ясно, что даже на материалах по так называемым материковым островам – положение об общей бедности флор материковых островов по сравнению с соответствующими по площади участками близлежащих континентов – неверно. И это касается не только такого субконтинента, как Мадагаскар, но и ряда разновозрастных островных групп в Средиземноморье, в Балтике, как и ряда островов Карибского моря.

Во-вторых, значительная часть океанических островов демонстрирует нам, особенно, слабую зависимость оригинальности от расстояния их до континентов, а также от общего числа видов на островах и островных группах. Сокотра и Хуан-Фернандес в составе своих флор имеют (и по одному эндемичному семейству) большее число эндемичных родов, чем Гавайский архипелаг, хотя они по площади меньше, значительно беднее Гавайев по числу видов и намного ближе к соответствующим континентам. Следовательно, и флоры их весьма древние, несмотря на небольшое расстояние от континентов. При этом темпы эволюции (не в смысле морфологической эволюции) во многих группах флоры Гавайев намного выше, чем на Сокотре, хотя число исходных типов и там и тут было примерно одинаковым (во флоре Гавайев больше число многовидовых родов и родов, принадлежащих к одной трибе – в разных группах при большей бедности набора родов).

И в этих примерах мы, пожалуй, видим доказательства того, что *время развития для объяснения черт оригинальности флор – важнее расстояний и положения относительно континентов*. Можно сколько угодно пытаться подогнать эти факты к тем или иным геологическим гипотезам, по-видимому, в любом случае они будут так или иначе соответствовать самым противоположным из них. Объяснение же тому – достаточно высокие темпы эволюции в течение длительного времени (и, конечно, различие в исходном материале для эволюции в островных условиях), т. е. ясен биологический примат эволюции в расселении над факторами косной среды, допускавшими то или иное расселение («фильтровавшими расселение»).

Что же касается возможной гипотезы о дифференциации первичных элементов флоры Земли, то мне кажется, что наилучшим образом она могла бы быть объяснена в схеме, когда Земля

была не столь асимметричной в распределении суши и океана, как ныне, а основными океанами были пра-Пацифик, возможно, без его северной части, и Тетис, по-видимому, включавший часть пра-Индийского океана, но, возможно, продолжавшийся и на современном Северо-Американском материке. Общая схема континентов в этом случае могла бы характеризоваться их большей площадью на юге (включая и обитаемую Антарктику), но при этом и Полярный океан, особенно как часть Мирового, отсутствовал.

В этой схеме следовало бы промоделировать возможное число центров развития ксерофильных элементов и их связи через литорали, а также вариант развития зон тропической растительности. Но препятствует тому плохо развитый анализ тропических флор, да и ископаемых флор тропиков значительно меньше.

Определить же время этой дифференциации еще более трудно, в том числе и потому, что мы, по существу, не сравнивали даже прилично изученные отдельные флоры. В результате, нам не ясна система распределения географических элементов во флорах разных участков континентов, но главное, мы очень мало знаем о развитии на Земле многих филумов современных цветковых растений (родов, групп близких видов). Ранее большинство монографов-систематиков обычно завершали монографию детальным анализом биологии, экологии и географии видов, хотя бы по литературным данным и гербарным этикеткам, а также представлениями о филогенезе группы. Ныне это случается весьма редко, но беда и в том, что большинство флористов отвыкло использовать эти данные. Данные же кладистики у систематиков лишены реальных атрибутов экологии и географии. Ныне начавшееся развитие кладистики в анализе географических элементов флор способно лишь еще более усилить схоластику многих флористических работ (хотя и полезно для районирования).

Подведем некоторые итоги сказанному выше. Несомненна высокая значимость флорогенетических разработок для создания теории реальной эволюции растений. Но, оценивая результаты флорогенетических разработок, мы не можем сказать, что важнейшими проблемами их развития являются увеличение числа разработанных сценариев развития тех или иных флор в поздне-третичное или четвертичное время, более пол-

ный охват в этих сценариях палеоботанических данных или более детальный анализ изучаемых флор (с целью большей точности временных датировок событий). Отнюдь нет! (хотя все эти вещи – важны).

Важнейшей проблемой развития флорогенетического метода становится ныне более глубокая проработка имеющихся общих гипотез и теоретическое осмысление и фактов, и идей, выдвигавшихся уже многими учеными. Несомненными препятствиями тому являются и объективная недостаточность в познании современных флор многих регионов Земли, и слабо развитый сравнительный анализ флор отдаленных территорий в разных частях континентов (и на разных континентах). Но все это усугубляется недостаточной глубиной систематических исследований современных цветковых, и, напротив, углублением теоретических изысканий в сферу географии. Что-то объяснимо и недостаточной смелостью флористов в развитии идейного багажа флорогенетики, связанной с их слабой общей подготовкой именно в систематике.

ЗаклЮчить же свою лекцию я хотел бы одним признанием выдающегося зоогеографа Ф. Дарлингтона, которого я продолжаю читать, несмотря на кажущуюся устарелость его основного труда, вышедшего еще в 1957 году. Касаясь того, надо ли писать о генезисе фаун или тех или иных групп животных, если строго доказать многое из обдуманного невозможно, он говорил так: «...я думаю, что мой вклад в общее дело принесет пользу на каком-то отрезке времени. Я думаю, что предполагаемая история будет содержать много истины. Но, чтобы быть честным, я должен добавить, что домыслы о прошлом и для меня, и для других зоогеографов имеют свою прелесть, и опустить их – значит пожертвовать половиной привлекательности этого предмета. Но делать догадки надо умело. Они должны быть осторожным изложением предположений и вероятностей, а не просто полетом фантазии, и не навязчивыми идеями, отстаиваемыми без надлежащих оснований».

Мне по душе такой подход, и хотелось бы, чтобы и в ботанической географии (и во флористике, как одной из ее частей) именно прелесть домыслов о прошлом, строящихся на хороших фактах, *но всего лишь гипотетических по большому счету*, скрасила нелегкую жизнь в науке способных молодых ботаников.