

УДК 581.9+581.526.5

К познанию ксерофитных флор Земли¹

Р. В. Камелин[†]

г. Санкт-Петербург, Россия

Ключевые слова: ксерофильные группы, ксерофиты, Новый свет, Старый свет, филогенетическая система покрытосеменных растений, флора, центры развития ксерофитных флор, эндемичные семейства.

Аннотация. Обзор обоих классов цветковых растений системы А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1987) показал общую картину распределения ксерофитных филумов и групп во флорах Земли. Ксерофильные линии развития в цветковых растениях являются очень древними, причем их много больше среди двудольных, чем среди однодольных. Ксерофитные группы более разнообразны во флорах Южного (по сравнению с Северным) полушария, где основные центры развития ксерофильных флор находятся в Южной Америке, Южной Африке и Австралии. При этом новосветские ксерофильные флоры отличаются от старосветских наличием большего количества эндемичных семейств. Ксерофитные центры Северного полушария находятся в тропиках и субтропиках и в Старом, и в Новом свете: Африка, Аравия, Индия, Средиземноморье, Северная Америка (Мадреанское подцарство).

To the knowledge of xerophytic floras of the Earth

R. V. Kamelin[†]

St. Petersburg, Russian Federation

Keywords: centers of development of xerophytic floras, endemic families, flora, New World, Old World, phylogenetic system of angiosperms, xerophilic groups, xerophytes.

Summary. A review of both classes of flowering plants in the system of A. L. Takhtajan (1987) showed a general picture of the distribution of xerophytic phyla and groups in the Earth floras. The xerophilic lines of development in flowering plants are very ancient, and there are more of them among dicots than monocots. Xerophytic groups are more diverse in the floras of the Southern (compared to the Northern) Hemisphere, where the main centers of development of xerophilic floras are in South America, South Africa, and Australia. At the same time, New World xerophilic floras differ from Old World ones in the presence of a larger number of endemic families. The xerophytic centers of the Northern Hemisphere are in the tropics and subtropics, both in the Old and New Worlds: Africa, Arabia, India, the Mediterranean, North America (Madrean sub-kingdom).

¹ Статья написана в 1989 г., публикуется в рамках «Научного наследия». Подготовлена к печати О. П. Камелиной.

Становление и развитие ксерофитных флор Земли – процесс, несомненно, весьма длительный и далеко ещё неясный. Крупных специальных исследований в этом направлении было в общем немного, а основная сумма фактов была представлена ещё в трудах А. Энглера и М. Г. Попова (Engler, 1914, Popov, 1923, 1927). В дальнейшем М. М. Ильин (Ijin, 1937, 1946, 1947, 1958), А. Н. Криштофович (Krishtofovich, 1954), Е. М. Лавренко (Lavrenko, 1962) дополнили эти представления рядом новых фактических материалов флористического характера, а также привязали флористические данные к более современной палеогеографической основе.

Начиная с А. Энглера, использовавшего очень большой материал из состава ксерофитных флор Земли, древность ксерофитов и ксерофитных формаций принималась всеми серьезными исследователями. «Число ксерофитов, которые должны считаться древними и ареалы которых сформировались в древние периоды истории Земли – столь велико, что следует утверждать начало существования ксерофитных формаций, сложенных покрытосеменными, ещё в меловом периоде. Голосеменные же ксерофитной природы существовали ещё в юре» (Engler, 1914).

Энглер и Попов показали, что современные ксерофитные флоры, разбросанные по всем континентам Земли, связаны друг с другом в различной мере общими таксонами, т. е. имеют сложные составы как таксонов, так и экологических типов (экобиоморф). Происхождение всех этих флор, по Энглеру и Попову, немыслимо без признания исходной общности древнеаридной флоры, сформировавшейся ещё в недрах первичных тропических флор. Как это ни странно, но многие факты, которыми оперировали классики, ныне основательно подзабыты, и их объясняют явно упрощенно, а нередко и открывают заново (но в значительно менее полном объеме) в различных регионах распространения ксерофитных флор (Stebbins, Major, 1965; Burt, 1971).

К сожалению, познание ксерофитных флор имеет особые объективные трудности. В связи с особенностями фоссилизации в аридных условиях и особой неполнотой геологической летописи здесь нам практически не может помочь палеоботаника. А в связи с явно различными темпами эволюции (прежде всего в её морфологическом выражении) в ксерофитных и мезофитных филумах покрытосеменных мы не можем получить сколько-нибудь надежных масштабов для оценки степени обособленности таксонов. Лишь при

значительных выборках совпадающих, независимых друг от друга фактов мы можем получить необходимые общие представления о характере эволюции ксерофитов и ксерофитных флор. Именно поэтому следует проверить прежде всего общую картину распределения ксерофитных типов по Земле. Возможность эту (в какой-то мере) даёт нам лучшая из современных филогенетических систем покрытосеменных А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1966, 1987). Поскольку в настоящее время практически все имеющиеся современные филогенетические системы покрытосеменных принципиально сходны, система А. Л. Тахтаджяна как приоритетная и постоянно обновляющаяся, доведенная почти до родов и строго иерархически упорядоченная, безусловно, особенно пригодна для наших целей. Распределение собственно ксерофитных филумов и групп в рамках этой системы может дать представление более полное о возрасте отдельных ксерофильных групп развития, о распределении их по центрам развития ксерофитных флор и в какой-то мере и о темпах эволюции ксерофильных групп.

В подклассе Magnoliidae системы Тахтаджяна, в сущности, нет настоящих ксерофильных групп. Этот подкласс, признаваемый за наиболее близкий к предковым типам покрытосеменных, объединяет ряд очень различных, мало родственных современных групп. В Magnolianaе признаки ксерофилизации можно заметить лишь в Monimiaceae (*Peumus boldus*) и, возможно, в Lactoridaceae и Chloranthaceae. В паразитных Rafflesianaе сем. Hydnoraceae (2 рода с разрывом ареала между Восточной Африкой и Мадагаскаром и Гран-Чако), Cytinaceae (3 рода с разрывом ареала между Средиземноморьем и Африкой и Центральной Америкой) могут считаться значительно ксерофитизованными, но всё же это очень специализированные паразиты. В Nephthanae, Nymphaeanae и Nelumbonanae ксерофитных типов, естественно, нет.

В подклассе Ranunculidae черты ксерофитизации заметны в Lardizabalaceae, особенно в наиболее древних группах – *Decaisnea* (саванновый тип с сино-гималайским ареалом), *Lardizabala* (Чили) и во вторично ксерофилизированных и ксерофильных группах Ranunculaceae, Berberidaceae, Papaveraceae, Fumariaceae и, конечно, Nupharaceae (небольшое семейство с примерно 10–11 видами с типичным древнесредиземноморским и отчасти восточноазиатским ареалом).

Подкласс Caryophyllidae, значительно более обильный видами и сильно обособленный в системе, следует признать в огромном большинстве своём значительно ксерофилизированным и, может быть, даже первично ксерофильным. В самом деле, из 19 семейств подкласса 14 семейств содержат многочисленные ксерофитные линии развития, а 9 семейств почти исключительно сложены ксерофитами. Это преимущественно южносубтропическое сем. Aizoaceae, преимущественно аридное новосветское сем. Scaevolaaceae (с немногими африканскими, мадагаскарскими и южноазиатскими видами), панэремейское галофитнолиторальное и экстремоаридное сем. Chenopodiaceae (с немногими субаридными и субгумидными лесными типами), субкосмополитные сем. Portulacaceae, Caryophyllaceae и Plumbaginaceae, довольно обособленное в системе и экологически очень разнообразное сем. Polygonaceae. Из более узкоареальных первично-аридных семейств подкласса следует отметить мадагаскарское сем. Didiereaceae, эндемичное для аргентинской пампы Halophytaceae, сонорско-восточноиндийское Stegnospermataceae, преимущественно южноматериковое, но с видами до африканского Средиземноморья, Океании и Южно-Восточной Азии сем. Tetragoniaceae, а также литорально-галофитное американско-североавстралийское сем. Bataceae и очень гетероморфное австралийское сем. Gyrostemonaceae (два последних семейства в новейшем варианте системы Тахтаджяна перенесены в подкласс Dilleniidae, следуя главным образом Дальгрёну, что вряд ли окончательно решает вопрос об их положении, несмотря на наличие в тканях мирозинсодержащих клеток). Значительное число ксерофитных типов содержат и Amaranthaceae, Basellaceae, Molluginaceae, Nyctaginaceae. В целом следует отметить, что разные линии развития подкласса то хорошо представлены во всех или в большинстве современных центрах развития ксерофитных флор, то более локализованы, и тогда чаще либо ограничены Южным полушарием, либо имеют здесь большее число современных видов.

В подклассе Hamamelididae (безразлично, включаем ли мы в него Urticales и Barbeyales или исключаем их, как это, следуя г. о. Торну и Дальгрёну, делает Тахтаджян) ксерофилизация проявляется в лучшем случае на самых последних стадиях развития, фактически только в современных видах. Это не касается очень обособленного сем. Casuarinaceae (с общим ав-

страло-океанически-южноазиатским ареалом и многими ксерофильными видами в Австралии), сем. Myrothamnaceae (афро-мадагаскарское первично-ксерофильное семейство невыясненного родства) и сем. Simmondsiaceae (сонорское первично-ксерофильное семейство также невыясненного родства). Оба последних семейства, вероятно, не должны включаться в Hamamelididae.

В подклассе Dilleniidae новейшего варианта системы Тахтаджяна объединены многие вряд ли родственные между собой линии развития покрытосеменных. Поэтому более целесообразно рассмотрение его состава по надпорядкам. В надпорядках Dilleniales, Theanales, Lecythydiales, по-видимому, непосредственно родственных, ксерофитные типы отсутствуют (*Pelluciera* – мангровый тип). В Ericanales и Sarraceniales их тоже нет, хотя есть признаки ксерофитизации (особенно в Sapotaceae, которые вряд ли близкородственны Ericanales). Столь же мало выражена ксерофитизация в Urticales (прежде всего в Moraceae и Cecropiaceae), этот надпорядок вряд ли может сближаться с Dilleniidae.

В надпорядке Malvales (а еще точнее в Malvales, в основном тропическом) вторичная ксерофитизация хорошо проявляется в сем. Tiliaceae, Sterculiaceae и Bombacaceae, Malvaceae, но главным образом в Африке и отчасти в Южной Азии. Малоизвестное сем. Huaceae (Африка), по-видимому, не имеет к этому надпорядку никакого отношения, так же, как и 3 семейства порядка Viciales, из которого в сем. Cistaceae есть вторично ксерофилизированные типы. В сем. Thymelaeaceae с неясными, но всё же намечающимися связями с Malvales и, возможно, с Ericanales ксерофитные типы также очень молоды (*Diarthron*).

В порядке Euphorbiales, представляющем очень древнюю самостоятельную филогенетическую группу, параллельную и Malvales и, по-видимому, Hamamelididae, роль ксерофитных типов очень велика, но все они явно вторичны. Большую роль ксерофитные Euphorbiaceae играют в аридных флорах Старого света.

К Dilleniidae отнесён в данном варианте системы и надпорядок Violales, очень гетерогенный и включающий ряд независимых линий развития, какое-либо сближение которых друг с другом возможно только благодаря тому, что ключевое семейство порядка Violales – Flacourtiaceae – изучено далеко недостаточно (а оно весьма гетерогенно и в объеме, принятом в системе Тахтаджяна 1987 г.). В этом надпорядке

ныне сосредоточен ряд первично-ксерофильных порядков и семейств – афро-азиатское сем. Tamaricaceae и литорально-тропическо-древнесредиземноморское сем. Frankeniaceae, сонорское сем. Fouquieriaceae, а также семейство со значительной долей ксерофитных типов (возможно, даже первично-ксерофитное) Cucurbitaceae, сонорско-восточнесредиземноморское Datisceae s. str. (excl. Tetramelaceae). Даже в сем. Salicaceae в наиболее древнем роде *Populus* есть древнейшая ксерофильная группа. В относящемся сюда же порядке Carrales очень велика доля ксерофильных типов в крупных семействах Carrales и Brassicaceae (хотя в последнем они, возможно, вторичны), а сонорско-макаронезийско-древнесредиземноморское сем. Resedaceae целиком ксерофильно. Первично-ксерофильно и афро-сино-мадагаскарское сем. Moringaceae. Ксерофильные типы есть и в, несомненно, относящемся к этой группе родства сем. Trochilaceae (центрально-южноамериканское, г. о. андийское). Таким образом, в Dilleniidae есть ряд очень древних (возможно, первично-ксерофильных) групп, составляющих, по-видимому, основу особых филумов, независимо развивавшихся во многих ксерофильных флорах, прежде всего в афро-азиатских.

В самом крупном по количеству входящих в него семейств подклассе Rosidae почти во всех филумах есть первично-ксерофильные группы.

Надпорядок Rosanae, в котором объединяются группы с особенно различной экологией (мегатермы и микротермы, гидрофиты, мезофиты и криофиты) содержит, кроме множества вторичных ксерофильных типов, первично-ксерофильные семейства Crassulaceae (почти космополитное), Scrophulariaceae (монотипное югозападно-австралийское), Neuradaceae (древнесредиземноморско-сахаросиндско-южноафриканское), Crossosomataceae (сонорское).

В надпорядке Myrtanae довольно значительна роль ксерофитов в центральных семействах Myrtaceae (особенно в Австралии), Combretaceae, весьма обособлена мангровая ветвь развития (Rhizophoraceae, Anisophyllaceae), а также Sonneratiaceae, Duabangaceae, Punicaceae (восточно-древнесредиземноморско-сокотранское). В очень крупной ветви развития – Fabanae – первично-ксерофильные роды есть во всех трех семействах: Caesalpinjiaceae, Mimosaceae и Fabaceae.

Особенно мощными ксерофильными линиями развития характеризуется надпорядок Rutanae, причем две основные группы его, наиболее

близкие к Fabanae – Sapindales (с Connarales) и Rutales (с Coriariales и Leitneriales) – различаются по роли ксерофитов в них. В первой группе ксерофиты в основном сосредоточены в центральном семействе Sapindaceae (особенно в родстве *Dodonaea*). Сем. Emblingiaceae (ЮЗ Австралия), однако, по-видимому, к этой группе родства и вообще к Rosidae не относится (это, видимо, тип Carrales).

Напротив, в Rutales не только центральные группы развития содержат многие первично-ксерофильные группы, причем эти группы не только приурочены к основным центрам развития ксерофильных флор, но и к Восточной Азии (*Zanthoxylon*, *Poncirus*, *Ailanthus*), но, кроме того, развиты многие первично-ксерофильные семейства – близкие к Rutaceae – Tetradiclidaceae (древнесредиземноморское), Reganaceae (древнесредиземноморско-сонорское), а также целый филум семейств, близких к Zygophyllaceae (паннэремейско-пантропическое), таких как Nitragiaceae (древнесредиземноморско-североафриканско-югозападно-австралийское), Balanitaceae (афро-индийское), Speganaceae (вестиндийско-макаронезийско-средиземноморское), Malpigiaceae (тропико-субтропическое, преимущественно южноамериканско-африканское). Этот филум отдаленно связан с Rutales s. str. родством Burseraceae – Anacardiaceae, а также через сем. Erythroxylaceae (пантропическое, но главным образом тропическо-американское и мадагаскарское), с филумом Polygalales – Linales (где ксерофильные типы вторичны). Очень цельная самостоятельная первично-ксерофильная группа представлена семействами Burseraceae (пантропическое), Anacardiaceae (пантропическо-субтропическое), Julianiaceae (центрально-южноамериканское), Coriariaceae (средиземноморско-восточноазиатско-океаническо-центрально-южноамериканское). В ней очень мало первично-ксерофильных тропических видов (как, скажем, в Fabales).

Относящаяся обычно в родство Rutanae ветвь развития Geraniaceae – Oxalidaceae – Balsaminaceae также содержит некоторые важные ксерофитные группы как в сем. Geraniaceae (*Monsonia*, *Sarcocaulon*, *Pelargonium*), так и в мелких семействах Biebersteiniaceae (восточно-древнесредиземноморское), Dirachmaceae (монотипное сокотранское), Vivianiaceae (южно-американское), Rhynchothecaceae (андийское). Не будучи тесно связанным ни с одной группой в Rutanae, этот филум естественно связывается, однако, с более продвинутыми типами Loasales – Boraginales.

Многочисленные ксерофильные типы свойственны обособленным группам Rhamnaceae (субкосмополитное), Elaeagnaceae (ксерофитно-голарктико-палеотропическое), Proteaceae (аустогейное, особенно южноафриканско-австралийское), а также Vitaceae-Leeaceae (но эти семейства первично-мезофитные). В довольно обособленной линии развития Cornaceae – Celastraceae, кроме ряда вторично-ксерофильных типов, в современных системах находится и первично-ксерофильное сем. Salvadoraceae (афро-мадагаскар-азиатское), родственные связи которого не вполне ясны.

Ксерофильные типы есть и в Dipsacales, весьма обособленной группе родства Cornaceae, но здесь они явно вторичны, хотя, судя по ареалам, достаточно древние.

В подклассе Lamiidae, вряд ли вполне естественном (Gentianaceae не связаны прямым родством с остальными Lamiidae), ксерофильные линии развития хорошо прослеживаются в разных надпорядках. В Gentianaceae (в целом мало ксерофилизованном) это ксерофильные типы в Rubiaceae – Rubioideae и сем. Theligonaceae (макаронезийско-древнесредиземноморско-восточноазиатское) и очень мощная ветвь ксерофильного развития в Arosynaceae – Asclepiadaceae (особенно африканская и южно-американская).

Важными ксерофильными линиями развития характеризуются и родство Solanaceae, и сем. Convolvulaceae, но особенно родство Boraginaceae и Loasaceae. Целые древние независимые линии развития (Heliotropioideae, Trichodermeae, Sacciniaceae) в бурачниковых, основная группа родов Ehretiaceae (вряд ли заслуживает выделения в особое семейство), очень резко обособленное южноафриканско-приаравийское сем. Wellstediaceae. По-видимому, к этому кругу родства принадлежит очень обособленное (и резко специализированное) сем. Synomogiaceae (древнесредиземноморское).

В надпорядке Lamiales ксерофильные типы (как более обособленные и, возможно, первичные, так и многочисленные вторичные) имеются в обоих относительно независимых филумах – с центральными семействами Scrophulariaceae – Vignoniaceae, с одной стороны, и Verbenaceae – Lamiaceae, с другой. Следует обратить внимание на то, что если в Scrophulariaceae (с его производными Orobanchaceae, Plantaginaceae, Gesneriaceae, Lentibulariaceae) ксерофильные линии развития есть в большинстве подразделений семейства и большей частью – вторичные, то в родстве

Vignoniaceae первичные ксерофильные типы в собственно бигнониевых связаны преимущественно с Америкой, а в Старом свете их замещает ксерофильная ветвь Pedaliaceae (афро-азиатское с особым развитием в Южной Америке). В Новом свете его аналогом (преимущественно сонорско-южноамериканском) является сем. Martyniaceae. Близко родственное Scrophulariaceae 2–3 рода сем. Globulariaceae (макаронезийско-евросредиземноморское с приаравийскими эксклавами), по-видимому, могут считаться первично-ксерофильными. Возможно, что первично-ксерофильны и сем. Stilbaceae, и Retziaceae (оба – Южная Африка). Очень большая доля первично-ксерофильных типов и в субтропикотропическом сем. Acanthaceae. В родстве же Verbenaceae – Lamiaceae ксерофильные типы (ныне достаточно обособленные) сосредоточены в немногих филумах. Сем. Chloanthaceae первично-ксерофильно (Австралия). Следует отметить здесь наличие мангрового элемента (Avicenniaceae). Эйри Шоу обращает внимание на признаки общности между Avicenniaceae и Salvadoraceae, что весьма вероятно, равно как и вообще наличие многообразных связей между Rosidae и Lamiidae, которые вряд ли можно выразить в диагнозе подкласса, если в Rosidae будут оставаться Dipsacales, Geraniales, Fabales и Proteales.

Подкласс Asteridae, один из самых многочисленных по числу видов, но слабо дифференцированный на семейства, содержит, во-первых, родство Campanulaceae, где древние ксерофильные типы имеются как в основных семействах Campanulaceae (*Cyananthus*, *Azorina*, *Michauxia*, *Cylindrocarpa*), Lobeliaceae, Goodeniaceae, так и составляют первично-ксерофитные семейства Cyphiaceae (Южная Африка), Nemaclodaceae (сонорское), Cyphocarpaceae (южночилийское), Brunoniaceae (Австралия), Stylidaceae (Австралия – Ю. Азия – участки Голантарктического царства), Calyceraceae (центрально-южноамериканское). Во-вторых, сюда относится гигантское пангейное семейство Asteraceae с многочисленными ксерофильными линиями развития – основная часть Mutiseae, Synareae, Lactuceae, Gundelieae, Arctotideae, Calenduleae, большая часть Heliantheae и многочисленными вторично-ксерофильными группами в остальных трибах.

В целом, в двудольных намечается не менее двух мощных и очень древних линий ксерофитного развития, практически не связанных родством в Caryophyllidae и в Risidae (Fabanae, Rutanae, Rhamnanae), Lamiidae, Asteridae, а также

самостоятельные, по-видимому, остаточные от каких-то более развитых филумов, линии развития *Capparales*, *Proteales* и некоторые другие.

В классе однодольных в двух подклассах *Alismatidae* и *Triurididae* ксерофитов нет. В подклассе *Arecidae* все группы, ныне сохранившиеся (от некогда значительно более разнообразного и богатого филума), либо имеют явные черты ксерофиллизации, либо исключительно мезофильные и гигрофильные (среди последних есть и пресноводные типы, и виды засоленных морских побережий, аналоги мангровых среди двудольных – *Pandanaceae*). Однако наиболее обильная видами группа – *Agasaceae* – вероятно, первично-ксерофильная.

В крупнейшем подклассе *Liliidae* во всех крупных ветвях развития имеются как вторично-ксерофильные, так и первично-ксерофильные группы. Так в *Lilianaе* первично-ксерофильными семействами являются *Dracaenaceae* (включая *Cordyline* и *Sansevieria*), с типичным аустрогейным ареалом, *Nolinaceae* (сонорское), *Heisteriaceae* (южноамериканско-мадагаскарское), *Phormiaceae* (аустрогейное с разрывами ареала), *Agavaceae* (соноро-центрально-южноамериканское), *Doryanthaceae* (австралийское), *Xanthorrhoeaceae* (австралийское), *Dasypogonaceae* s. str. (австралийское), *Asphodelaceae* (субтропико-тропическое пангейное, с отдельными едва ксерофилизированными группами), *Huroxidaceae* (преимущественно аустрогейное, но до Вост. Азии и Сев. Америки), *Alstroemeriaceae* (центрально-южноамериканское), *Ruscaceae* (макаронезийско-средиземноморское), *Asparagaceae* (афроазиатское с небольшими иррадиациями), *Calochortaceae* (сонорское с иррадиациями), *Eriospermaceae* (южноафриканское), *Aphyllanthaceae* (средиземноморское), *Hesperocallidaceae* (сонорское), *Ixioliriaceae* (иранотуранское), а также многие группы в крупных семействах *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Amaryllidaceae*, *Alliaceae* (два последних, возможно, первично-ксерофильны).

В *Bromelianaе*, кроме многих ксерофитных *Bromeliaceae*, это сем. *Velloziaceae* (южноамерикано-афро-аравийско-мадагаскарское первично-ксерофильное).

В *Zingiberanaе* – это сем. *Strilitzaceae* (южноамерикано-афро-мадагаскарское), но и многие *Zingiberaceae*, *Cannaceae*, *Marantaceae* отличаются явной ксероморфностью признаков в разных органах. В *Juncanaе* ксероморфизация вторична (даже у настоящих ксерофитов, например, *Cyperus conglomeratus*).

В *Commelinanaе* – в огромном семействе *Roaceae* исключительно много ксерофитных типов и даже целых филумов, однако первично-ксерофитным это семейство считать не приходится.

Таким образом, и в *Liliopsida* есть не менее двух мало связанных друг с другом крупных ксерофильных филумов, вероятно, первичных – *Agasaceae* и примитивных *Lilianaе*.

Проведенный обзор ксерофитных типов по системе цветковых позволяет сделать некоторые определенные выводы.

1. Ксерофильные линии развития в цветковых растениях, несомненно, являются очень древними, ведь и среди двудольных, и среди однодольных современной флоры они представлены не только более молодыми группами – вершинами морфологической эволюции в семействах и порядках, но фрагментами крупных филумов с непрерывным ксероморфозом. Более того, целый ряд этих филумов независим от параллельных мезофильных филумов, или, что мало принимается во внимание, исходит для мезофитных линий развития.

2. Если принимать ксерофитные линии развития – филумы цветковых – достаточно широко (т. е. прежде всего как особые линии развития в среде, характерной особенностью которой является дефицит влаги при достаточных суммах (или даже избытке) тепла, но не как узкоспециализированные эремофитные или пустынные филумы), то следует сказать, что их в современной флоре Земли не меньше, чем собственно мезофитно-лесных, мегатермно-мезофитных лесных, а также различных гигрофильных филумов, не говоря уже о криофитных или паразитных филумах. Но и узкоспециализированных к экстремально-аридным (пустынным) условиям линий развития во флоре Земли не столь уж мало. К преимущественно экстремально-аридным семействам можно отнести с известными оговорками *Aizoaceae*, *Cactaceae*, *Chenopodiaceae*, *Plumbaginaceae*, *Didieraceae* (эндемик), *Myrothamnaceae* (эндемик), *Tamaricaceae*, *Frankeniaceae*, *Fouquieriaceae* (эндемик), *Resedaceae*, *Moringaceae* (эндемик), *Neuradaceae* (эндемик), *Tetradiclidaceae* (эндемик), *Peganaceae* (эндемик), *Zygophyllaceae*, *Nitrariaceae* (эндемик), *Balanitaceae* (эндемик), *Salvadoraceae*, *Asclepiadaceae*, *Wellstediaceae* (эндемик), *Synoporiaceae* (эндемик), *Chloanthaceae* (эндемик), *Cyphiaceae* (эндемик), а к семействам, имеющим в экстремально-аридных флорах многочисленные таксоны – *Polygonaceae*, *Caryophyl-*

laceae, Euphorbiaceae, Cucurbitaceae, Capparaceae, Brassicaceae, Crassulaceae, Caesalpinaceae, Mimosaceae, Fabaceae, Rutaceae, Malpigiaceae, Burseraceae, Geraniaceae, Rhamnaceae, Elaeagnaceae, Proteaceae, Asclepiadaceae, Boraginaceae, Acanthaceae, Orobanchaceae, Asteraceae, Asphodelaceae, Asparagaceae, Alliaceae, Amaryllidaceae, Poaceae. Замечательно то, что узкоспециализированных групп в аридных филумах много больше среди двудольных, чем среди однодольных.

3. Что касается распределения ксерофитных филумов цветковых растений по центрам развития современных ксерофитных флор, то следует со всей определенностью сказать, что специфически ксерофитные группы более разнообразны в Южном полушарии. И это несмотря на то, что площадь суши в Южном полушарии меньше, даже если мы учтем существенную разницу в площади суши, на которой проявляется воздействие суровых зим в Северном и Южном полушарии.

В Южном полушарии основные центры развития ксерофильных флор в Южной Америке, Африке и Австралии довольно значительно отличаются друг от друга по составу семейств. Новосветские ксерофильные флоры отличаются от старосветских, прежде всего, такими эндемичными семействами, как Vivianiaceae, Calyceraceae, Agavaceae, Alstroemeriaceae, а также Julianiaceae, Cochlospermaceae и мощным развитием в ксерофильных флорах Cactaceae, Bromeliaceae. Достаточно велики и различия двух основных ксерофильных флор Южной Америки, разделяемых в основном Андами и принадлежащих к разным царствам – Неотропису (ксерофитная флора Бразильской области, включая флоры Каатинги, Серрадос и Гран-Чако) и к Голантарктису (ксерофитная флора Чилийско-Патагонской области). Естественно, что во флоре Бразильской области более высока роль пантропических и неотропических семейств (упомянем хотя бы общие для неё и Африки с Мадагаскаром сем.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ЦАРСТВА И ПОДЦАРСТВА ЗЕМЛИ



Карта «Флористические царства и подцарства Земли» (цит. по: Kamelin, 2017).

Hydnoraceae, Velloziaceae, Herreriaceae, а также мощно развитые здесь Bromeliaceae). В то же время, в Чилийско-Патагонской области участвуют в сложении ксерофильной флоры такие эндемичные и субэндемичные семейства, как Aехtoxicaceae, Rhynchothecaceae, Nolanaceae, а также семейства, общие с Голарктикой – Ranunculaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae, Valerianaceae, Alliaceae (почти все они представлены здесь эндемичными родами). Переходная между областями территория Пампы не лишена своеобразия, ей свойственно, в частности, эндемичное семейство Haloragaceae.

В Южном полушарии на территории Старого света весьма самостоятельными центрами развития ксерофитов являются Южная и Юго-Западная Африка, Мадагаскар (особенно его юго-западные районы) и Австралия (в первую очередь, Юго-Западная и территория Эремеи). Все они содержат эндемичные семейства. В Африке это Stilbaceae, Retziaceae, Cyphiaceae, Eriospermataceae, на Мадагаскаре – Didieraceae. Для Южной Африки и Мадагаскара эндемично семейство Myrothamnaceae. В Австралии это Gyrostemonaceae, Cephalotaceae, Emblingiaceae, Chloanthaceae, Doryanthaceae, Xanthorrhoeaceae, Dasypogonaceae. Все эти эндемичные таксоны, наряду с мощным развитием Aizoaceae, Crassulaceae, Burseraceae, Proteaceae, Pedaliaceae, Asphodelaceae и почти полным отсутствием Sactaceae, Bromeliaceae, хорошо отличают старосветские аустрогейные флоры от южноамериканских.

Расположенные севернее ксерофитные центры как в Старом, так и в Новом свете частично находятся в тропиках, а частью – в субтропической и даже в умеренной обстановке, причем переход между ними достаточно постепенный. Поэтому здесь более часто семейства эндемичны для двух-нескольких центров развития ксерофитов.

Для своеобразной ксерофильной флоры острова Сокотра (части древней территории, объединявшей южную Аравию и страны прилегающей части Африки) эндемично сем. Digachmaceae, здесь представлены также общие с Южной Африкой сем. Wellstediaceae и с Восточным Средиземноморьем сем. Punicaceae (более широким, охватывающим и южную Европу, ареалом подобного типа обладает и сем. Globulariaceae).

Для ксерофитных флор Африки, Аравии и Индии эндемичны сем. Neuradaceae, Balanitaceae, а также свойственны этим территориям и Мадагаскару сем. Moringaceae и Salvadoraceae. Для Африки, Средиземноморья и обширных ксерофитных территорий Азии – сем. Tamaricaceae. Для Древнего Средиземья в целом эндемичны Tetradiclidaceae, Biebersteiniaceae, Cynomoriaceae, Ixioliriaceae, Ruscaceae, Aphyllanthaceae (западная часть), в районы Восточной Азии заходит преимущественно древнесредиземноморское сем. Theligonaceae. Широко в средиземноморской и сахельской зоне Африки, в Азии и (очень важно!) в юго-западной Австралии распространено сем. Nitrariaceae.

Ряд семейств связывают флоры Древнего Средиземья и Мадреанского подцарства (а иногда более широко Соноры и Центральной Америки). Это Cytinaceae, Sнеogaceae, Resedaceae (довольно широко распространенное в Африке), а также Peganaceae (более широко распространенное в Азии).

Флора Мадреанского (Сонорского) подцарства, основа которой – древнексерофитная, резко отличается от соседних флор Америки и от флор других ксерофитных центров по набору ксерофитных семейств Stegnospermataceae, Simmondsiaceae, Pterostemonaceae, Fouquieriaceae, Crossosomataceae, Nemacladaceae, Nolinaceae, Calochortaceae, Hesperocallidaceae (часть их свойственна и ксерофитным участкам Центральной Америки). Кроме указанных выше общих со Старым светом ксерофитных семейств, для этой территории характерны и некоторые роды, общие со Старым светом (*Pistacia*, *Datisca*). Совершенно особым ареалом характеризуется род *Thamnosma* (Rutaceae, близкое к *Haplophyllum*) – два вида растут в Мадреанском подцарстве, один вид – в Южной Африке и один – на острове Сокотра. Специфическим древне-ксерофильным родом является род *Sarcobatus*. По-видимому, древне-ксерофильными, параллельными между Древним Средиземьем и Мадреанским подцарством можно считать и развитие здесь ксерофильных видов *Ephedra*, *Juniperus*, *Cupressus*, *Pinus*, *Cercis*, *Rhus*, *Phammus*, *Quercus*, *Salvia*, *Styrax* (а также видов в мезофильных группах *Platanus*, *Arbutus*, *Viburnum*).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Burt B. L.** 1971. From the South: an African view of the floras of western Asia. In: P. H. Davis, P. C. Harper, I. C. Hedge (eds). *Plant life of South-West Asia*. Edinburgh: Royal Botanic Garden. Pp. 135–149.
- Engler A.** 1914. Ueber Herkunft, Alter und Verbreitung extremer xerothermier Pflanzen. *Sitzungsber. Koenig. Preuss. Akad. Wissensch.* 20: 564–621.
- Ийин М. М.** 1937. To the origin of the deserts of Central Asia. *Sovetsk. Bot.* 6: 95–109. [In Russian] (**Ильин М. М.** К происхождению пустынь Средней Азии // Сов. бот., 1937. Т. 6. С. 95–109).
- Ийин М. М.** 1946. Some results of the study of the deserts of Central Asia. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials of history of flora and vegetation of USSR]* 2: 197–253. [In Russian] (**Ильин М. М.** Некоторые итоги изучения пустынь Средней Азии // Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1946. Вып. 2. С. 197–253).
- Ийин М. М.** 1947. Flora of littoral and deserts in their interrelations. *Sovetsk. Bot.* 15, 5: 249–267. [In Russian] (**Ильин М. М.** Флоры литоралей и пустынь в их взаимосвязях // Сов. бот., 1947. Т. 15, № 5. С. 249–267).
- Ийин М. М.** 1958. Flora of the deserts of Central Asia, its origin and stages of development. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials of history of flora and vegetation of USSR]* 3: 129–229. [In Russian] (**Ильин М. М.** Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития // Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1958. Вып. 3. С. 129–229).
- Kamelin R. V.** 2017. *Flora of the Earth: floristic zoning of the land*. Barnaul: LLC “Five plus”. 130 pp. [In Russian] (**Камелин Р. В.** Флора Земли: флористическое районирование суши. Барнаул: ООО «Пять плюс», 2017. 130 с.).
- Krishtofovich A. N.** 1954. The origin of xerophytic plant formations in the light of paleobotany. In: *Pustyni SSSR i ikh osvoeniye [Deserts of the USSR and their development]*. Iss. 2. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR. Pp. 583–596. [In Russian] (**Криштофович А. Н.** Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники // Пустыни СССР и их освоение. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 583–596).
- Lavrenko Ye. M.** 1962. *Osnovnyye cherty botanicheskoy geografii pustyn Yevrazii i Severnoy Afriki [The main features of the botanical geography of the deserts of Eurasia and North Africa]*. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR. 169 pp. [In Russian] (**Лавренко Е. М.** Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л.: изд-во АН СССР, 1962. 169 с.).
- Попов М. Г.** 1923. Flora of gypsaceous layers (red lowlands) of Bukhara (fragment of Turkestan flora history). *Trudy Turkestanskogo nauchnogo obshchestva [Works of Turkestan scientific society]* 1: 27–64. [In Russian] (**Попов М. Г.** Флора пестроцветных толщ (краснопесчаниковых низкогорий) Бухары (фрагмент к истории флоры Туркестана) // Тр. Туркестан. науч. общ-ва, 1923. № 1. С. 27–64).
- Попов М. Г.** 1927. The main features of the history of the flora of Central Asia. *Byulleten Sredne-Aziatskogo gosudarstvennogo universiteta [Bulletin of the Central Asian State University]* 15: 239–292. [In Russian] (**Попов М. Г.** Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеазиатского гос. ун-та, 1927. Т. 15. С. 239–292).
- Stebbins G. L., Major J.** 1965. Endemism and Speciation in California Flora. *Ecological Monographs* 35: 1–35. DOI: 10.2307/1942216
- Takhtajan A. L.** 1966. *Sistema i filogeniya tsvetkovykh rasteniy [System and phylogeny of flowering plants]*. Moscow; Leningrad: Nauka. 611 pp. [In Russian] (**Тахтаджян А. Л.** Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.).
- Takhtajan A. L.** 1987. *Sistema magnoliifitov [The system of magnoliophytes]*. Leningrad: Nauka. 439 pp. [In Russian] (**Тахтаджян А. Л.** Система магнолифитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.).



Картина Р. В. Камелина «Который смотрит тоскливо ...» (масляная пастель, 2004 г).