

Р. В. Камелин

Флористическое районирование Земли. Южные царства

R. V. Kamelin

Floristic regions of the world. South Kingdoms

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

Излагаются некоторые результаты пересмотра границ флористических царств в Южном полушарии Земли. Большая часть материка Австралии и Тасмания даже после отнесения северо-восточных территорий материка в состав Древнеокеанического подцарства Палеотропического царства, согласно с анализом флоры, является самостоятельным Австралийским царством. Смена преобладающих тропических элементов голантарктическими (и южно-андийскими) позволяет по-новому провести границу Голантарктического царства в Южной Америке. Бедные флоры океанических островов на юге Атлантического и Индийского океанов не заслуживают ранга особой области.

Ключевые слова: флора Земли, Австралийское и Голантарктическое флористические царства.

Флористическое районирование — один (и важнейший) из трех подходов к характеристике территорий разной размерности земной суши по ботаническим данным (Камелин, 1990, 2012). В нем используются две группы признаков: состав видов флор, распределенных по типологическим элементам, и таксономически ранжированная оценка эндемиков и дифференциальных видов. Выделы субглобальной размерности могут определяться только по составу флор сосудистых растений. Наиболее глубоко обоснованное районирование Земли А. Л. Тахтаджяна (1978, 1986) обладает многими достоинствами (применение двух высших единиц — царства и подцарства, соединение методов А. Энглера и его последователей, использование обширной литературы и др.). Но возможности синтеза разных подходов к анализу флор дают повод для изменения состава и объема даже царств и подцарств. Я ранее показал желательность выделения Восточно-азиатского подцарства Голарктика и Древнеокеанического подцарства Палеотрописа, а также расширения границ Южно-Африканского («Капского») царства (Камелин, 2008, 2012).

После выделения в Австралии территорий Древнеокеанического подцарства (восточнее Большого Водораздельного хребта в Квинсленде и на северо-востоке Нового Южного Уэльса, а также узкой полосой вдоль залива Карпентария и севера Арнемланда) Австралия уже не может считаться самым изолированным континентом. Напротив, этот континент становится ареной взаимодействия самой оригинальной флоры Палеотрописа с собственно Австралийскими флорами (рис. 1 на 3-й стр. обложки). К тому же более трети территории

Австралийской древней платформы — это настоящие тропики, а крайний юго-запад и юго-восток вместе с Тасманией — уже тепломеренные страны.

Однако и в новых границах Австралия — особое царство. Здесь не менее 10 000 видов, до 400 эндемичных родов и 19 узко понимаемых семейств цветковых растений, часто с трудом находящих временное место в разных системах, да еще и в совершенно разных филумах (*Gyrostemonaceae*, *Emblingiaceae*, *Akaniaceae* или *Tetracarpaceae*, *Eremosynaceae*, *Cephalotaceae* или *Dasypogonaceae*, *Xanthorrhoeaceae*, *Calestasiaceae*, *Baxteriaceae*). Есть и целый ряд очень обособленных родов (*Stylobasium*, *Streptothamnus*, *Gymnostachys*). В крупнейших семействах флоры проявляются как древние тропические, так и древнеаридные связи, и в то же время замечательные свидетельства автохтонных преобразований.

Из более чем 1200 видов бобовых здесь почти нет *Cesalpinioideae* (немногие — общи с Древнеокеанией), из мимозовых — и с Древнеокеанией связей нет, но более половины видов *Acacia* (около 500 из 950) — именно здесь, и большая их часть — особые. Из собственно мотыльковых — две многовидовые трибы *Mirbelieae* и *Bossieae* лишь с немногими видами в Квинсленде и Новой Гвинее. Но зато — замечательные связи галегоидных родов *Swainsona* и *Clianthus* (оба рода имеют по 1 виду в Новой Зеландии) с Южной Африкой (*Lersertia*) и Средней и Центральной Азией (*Sphaerophysa*, *Smirnovia*).

Миртовые с 750 видами — это преимущественно подсемейство *Leptospermoideae*, с его связями в Палеотрописе, но 13 родов — эндемики только Западной Австралии, а *Eucalyptus*, тоже со связями в Древней Океании (до 50 видов) и более 400 видами — в остальной Австралии.

Протейные, весьма обособленные в системе цветковых, прекрасно представлены и в Древнеокеаническом подцарстве. В двух крупных филумах, в основном Древнеокеанических и Индо-Малезийских, есть все же не менее 12 эндемичных для Австралийского царства родов, а три многовидовых общих с Индо-Малезией и Океанией рода: *Banksia*, *Hakea*, *Dryandra* — особо богаты именно в Австралии. Один из этих филумов (родство *Grevillea*) представлен и в Южной Америке (в тропиках, но и до Патагонии) и едва представлен в Южной Африке (род *Barbejum*). А в филуме собственно протейных (преимущественно африканском — 422 вида из 14 родов) именно в Австралийском царстве

есть 167 видов из 8 родов, причем ряд этих родов очень резко обособлен.

Сложноцветные в Австралии характеризуются очень неравномерным развитием многих филумов. Очень богат филум *Inuleae* — *Gnaphalieae* (45 родов, в том числе до 14 эндемичных), богат ряд групп *Astereae*: *Olearia*, *Brachycome*, и удивительные связи в трибах *Arctioideae* (монотипный род *Cymbonotus*, все родство в Южной Африке), *Anthemideae* (*Dimorphocoma* — отдаленные связи в Южной Африке), *Mutiseae* (один вид *Trichocline* и 22 вида в Южной Африке).

Очень своеобразно представлены злаки (39 из 80 родов — эндемики, но бамбуковых нет, андропогоновых — много видов, но лишь 1 род эндемичен, довольно много эндемичных родов *Panicaceae*, *Cynodonteae*, *Poeae*). Ядро собственно австралийского филума злаков составляют *Danthonieae* (8 эндемичных родов — *Triodia*, *Sparthochloa*, *Amphipogon* и др.), *Ehrharteae* (*Microlaena*, *Tetrarhena*, два других рода — эндемики Новой Зеландии и Южной Африки) и *Micraireae* (8 видов, эндемичный род и триба). Важно и своеобразие трибы *Stipeae* (до 12 видов *Stipa*, виды древнеокеанического рода *Dichelachne* и монотипный эндемичный род *Streptachne*).

Немало для понимания истории флоры Австралийского царства дает анализ современного состава семейств, преимущественно связанных именно с Австралией. *Epacridaceae* (33 рода, из них 29 — в Австралии, причем 21 — эндемичен) демонстрируют связи с Древнеокеаническим подцарством, но и с Новой Зеландией, а также длительное автохтонное развитие в самой Австралии: 9 родов — эндемики Юго-Западной и Южной Австралии, 7 — эндемики Юго-Восточной Австралии и Тасмании; крупный род *Leucopogon* с ареалом от Малазии до Австралии, где он представлен 143 видами из 150, а большая часть их на юго-западе. Но монотипный род *Prionotes* в Тасмании родствен монотипному роду *Lebetanthus* (крайний юг Южной Америки).

Сем. *Goodeniaceae* (7 родов из 12 — эндемики, в основном Юго-Западной и Южной Австралии, где есть и монотипное эндемичное семейство *Brunoniaceae*), а того же филума сем. *Stylidaceae* (Австралия, менее — в Новой Зеландии, но один вид рода *Phyllachne* из 4 — в Патагонии, а крупный род *Stylidium* хорошо представлен и в Австралии и Новой Зеландии, но и до Малазии и Юго-Восточной Азии). Единственный род с 2 видами сем. *Donatiaceae* есть в Тасмании, Новой Зеландии и на юге Южной Америки. Вся группа дает связи Палеотрописа и Голантарктиса, но при особом развитии в Австралии. Своеобразие связей в таких семействах, как *Pittosporaceae*, *Cunoniaceae* и близкого *Baueraceae*, *Restionaceae* (и его родство с 2 эндемичными семействами на юго-западе Австралии), вновь подчеркивает очень отдаленные связи с Южной Африкой. Интересно, что в Австралии находится центр современного разнообразия сем. *Haloragaceae* (3 эндемичных рода с 17 видами, в том числе дерева рода *Haloragodendron*,

особое разнообразие родов *Gonocarpus*, *Haloragis*, несколько разных видов *Myriophyllum*), но близкое семейство *Gunneraceae* представлено лишь одним видом в Тасмании. Удивительно, что больше всего видов *Drosera* именно в Австралии (36 из 90!).

Но Австралия и центр разнообразия ряда ксерофитных семейств. Это и понятно! Подобно Южной Африке, здесь соединяются воедино три резко различные флоры, причем огромная территория аридной Эремеи разделяет две другие, более мезофильные области. Она беднее их, но все же, видимо, не менее 2 500 видов в ней живут. Очень значителен и эндемизм (не менее 40 % видов, более 100 эндемичных родов, семейств эндемичных нет, так как род *Dysphania* ныне — особая триба в составе *Chenopodiaceae*). В крупнейших семействах много эндемичных родов: в *Compositae* — 21, в *Chenopodiaceae* — 18, в *Gramineae* — 8. В сем. *Leguminosae* — 4 рода, но богатейше представлен род *Acacia*, в *Myrtaceae* — очень много видов *Eucalyptus*, *Callistemon*, *Leptospermum*, *Melaleuca*, *Micromyrtus* и др., но эндемичных родов лишь 2, в *Proteaceae* — тоже 2, но общее число родов — до 20; в роде *Eremophila* (*Myoporaceae*) — более 100 из 150 видов. Только в Эремее представлены *Zygophyllaceae*, *Tribulaceae*, *Nitrariaceae*, *Frankeniaceae*, большая часть родов *Cruciferae*.

Западно-Австралийская область чаще всего понимается как небольшая территория крайнего юго-запада континента (где известны до 3 000 видов и более 75 % их — эндемики, есть не менее 110 эндемичных родов и несколько семейств). Но надо сказать, что обедненные флоры северо-запада, плато Кимберли, а на юге до границ равнины Нуллабор связаны именно с юго-западом. С ними флора содержит уже не менее 4 300 видов, возрастает и число эндемичных родов.

Восточно-Австралийская область с Тасманией тоже очень богата, возможно, более 4 000 видов, и своеобразна. Здесь сочетаются древнеокеанические и собственно австралийские и голантарктические элементы. Это и хвойные Тасмании, и виды *Nothofagus*, и вообще — большое число разных групп, связанных с горами.

Все территории Австралийского царства связаны друг с другом многими элементами, но особенно видами родов семейств *Myrtaceae*, *Proteaceae*, *Goodeniaceae*, *Epacridaceae*, *Pittosporaceae*, *Restionaceae* и ряда других, в том числе с древнеокеаническими связями.

Особо следует сказать о флоре Тасмании. Этот остров, находящийся недалеко от континента, флористически довольно богат (около 1400 видов сосудистых растений, из них примерно 250 видов — эндемики). Здесь есть и 13 эндемичных родов, и даже эндемичное семейство *Tetracarpaeaceae*. Он отличается от других территорий Австралии большим числом голантарктических видов. Но флора Тасмании все же типично австралийская, близкая к флоре гор юга Австралии. Здесь есть и эвкалиптовые леса, здесь много протейных (в том числе 3 эндемичных рода), очень

хорошо представлены эпакрисовые, гудениевые, да и большая часть хвойных родственны австралийским. Это особая провинция Юго-Восточной Австралийской области.

В целом, Австралийское флористическое царство никоим образом не должно относиться к южным царствам (в едином ли союзе или самостоятельно).

Голантарктическое флористическое царство — единственное царство на земной суше, в котором объединяются территории, не имеющие сплошной связи друг с другом, разделенные огромными пространствами Мирового океана: юг Южной Америки, Новая Зеландия и архипелаги и острова южных районов Атлантики и Индийского океана (рис. 2 на 3-й стр. обложки). Флора их преимущественно умеренная и объединяется относительно небольшим числом общих таксонов сосудистых растений разного ранга. Ботаники по-разному проводят границы этого царства, а в связи с этим и число таксонов в нем различно у разных авторов. Немецкоязычные ботаники, начиная с Л. Дильса (Diels, 1908) в Южной Америке относят к этому царству только лесные районы Южных Анд и Огненной Земли, а в Новой Зеландии — лишь юг Южного острова и южные архипелаги небольших островов. Р. Гуд (1947) понимал его примерно так же. В. Шафер (Szafer, 1952) включал в Союз голантарктических царств и Капское царство, и Австралию, но в Южной Америке — лишь юг Чили и Патагонию. А. И. Толмачев (1974) тоже включал в Южное царство всю Австралию (но не Южную Африку), в Южной Америке лишь территории в Чили южнее 40° ю. ш., а в Аргентине — южнее 46°. А. Л. Тахтаджян (1978, 1986) включил в это царство все субтропические и тропические территории от 25° ю. ш. в Южной Америке и ряд тропических островов вблизи Австралии и Новой Зеландии (но Австралия и Тасмания у него — особое царство).

Почему эти построения столь различны? В первую очередь, потому что наиболее крупные массивы суши в царстве непосредственно контактируют с территориями более богатых и резко различных тропических царств — Неотрописа и Древнеокеанического подцарства Палеотрописа, причем в Америке это контакт с разными областями — горной Андийской, Амазонской (юго-восток Боливии и север провинций Жужуй и Сальта в Аргентине) и Бразильской (а точнее — с подобластью Парана). Более того, растительность этого региона на юге Южной Америки организована субмеридионально, здесь резко отличаются аридные и субгумидные сектора, и поэтому роль собственно голантарктических и в широком смысле тропических элементов очень различна. Именно тропические элементы наиболее резко разделяют Америку и Новую Зеландию, а сближают их как раз общие голантарктические элементы, которых не так и много. Это около полусотни видов или пар викарных видов (*Ranunculus acaulis*, *R. biternatus*, *Tillaea moschata*, *Oncostylus parviflorum*, *Azorella selago*, *Hebe elliptica*, *Cotula plumosa* и т. д., вплоть до *Deschampsia antarctica*, *Agrostis*

magellanica) или более обособленные группы в родах хвойных (*Lepidothamnus*, *Podocarpus*) и цветковых (*Colobanthus*, *Acaena*, *Pseudopanax*, *Azorella*, *Jovellana* и *Ourisia*, а также *Hebe*, *Coprosma* и др.). Есть также связи и в очень обособленных группах (семейства *Tetrarachondraceae*, *Donatiaceae*, в обоих по 2 вида и т. д.). Все эти связи объясняются преимущественно разновозрастными контактами через еще не полностью покрытую оледенением Антарктиду или субантарктические архипелаги островов, ранее имевшие другие размеры и располагавшиеся на иных широтах. Но эти контакты хорошо доказуемы лишь для палеогена, причем тогда палеофлоры этого региона были значительно более теплоумеренные (или даже субтропические) и лесные. Каких-либо аридных палеофлор для палеогена — раннего неогена здесь ожидать невозможно, а между тем, даже в Новой Зеландии есть некоторые связи с аридной частью Австралии, а в Южной Америке — растительность аридных территорий очень разнообразна, и здесь далеко не просто определить границы собственно жарко- и теплоумеренных флор, в отличие от тропико-субтропических.

Северное Чили — преимущественно аридные территории. Севернее тропика Козерога — это пустыни туманов, аналогичные Намибу в Африке, но с очень специфической растительностью «лома», где живут только виды *Tillandsia* (*Bromeliaceae*), адсорбирующие влагу тумана всем телом, и кактусы *Copiapoa*, а в глубоких ущельях к ним прибавляются немногие деревца (*Croton chilense*) и кустарники. Южнее 25° ю. ш., по которому примерно и проводит здесь северную границу Голантарктика А. Л. Тахтаджян, тропические пустыни (Атакама) продолжают примерно до 29°, хотя сообщества их становятся существенно богаче. Из деревьев к кротону прибавляется *Cordia decandra*, кактусы — *Copiapoa*, *Echinopsis*, кустарники — виды *Heliotropium*, *Salvia*, *Adesmia*, колочие виды мутизиевых сложноцветных, а из трибы *Eupatorieae* — *Ophryosporus*. Здесь есть и эндемичные роды *Zygophyllaceae* (*Pintoa*, *Metharme*), виды родов гречишных, общих с Калифорнией (*Erigonella*, *Lastariella*), и значительное число эфемероидов-геофитов (*Alstroemeria*, *Leontochir*, *Leucocoryne*, *Hippeastrum*), гемикриптофитов и терофитов (виды *Nolana*, *Cristaria* и др.). Еще южнее, примерно с 30 по 33°, пустыни представлены кактусовыми и кустарниковыми сообществами (в том числе с *Pouteria splendens* из сапотовых), но с большим участием полукустарников (виды *Haplopappus*, *Loasa*, *Schizanthus* из пасленовых), эфемероидов и терофитов. И ксерофитно-жестколистная матораль Центрального Чили (*Cryptocarya rubra*, *Lithrea caustica*, *Peumus boldus*, *Quillaja saponaria*) — субтропико-тропическое производное, как и пальма *Jubaea chilensis*. Поэтому в Чили переходная полоса к Голарктику идет по лесам Вальдивии (38–40° ю. ш.).

В Аргентине наиболее сложно отграничить Неотропис и Голантарктику в природных выделах Монте и Эспиналь (рис. 3 на 3-й стр. обложки). Монте, осо-

бенно между 31–33° ю. ш., — резко аридные территории, где господствуют кустарниково-низкодревесные пустыни. Эспиналь — несколько более благоприятна по осадкам, здесь комплексы кустарниковых (часто колючих) сообществ (матораль) и сухих пампасов (*rampa seca*). Здесь границы тропиков и жаркоумеренных территорий определяются примерно так. В жаркоумеренных территориях уже нет пальм (даже наиболее южных видов *Tritrinax*, нет кебрахо бланка — *Aspidosperma*, родов *Annonaceae*, *Sapotaceae*, рода *Eugenia*, нет деревьев из парнолистниковых — видов *Bulnesia*, а также кустарников родов *Plectrocarpa*, *Porlieria*, нет и трав *Kalstroemia*. Из кустарниковых *Zygophyllaceae* остаются лишь виды *Larrea*.

На территории, где господствуют влажные пампы (*rampa humeda*), лишь самый юго-западный участок можно отнести к Голантарктике. Что же касается лесной области южных Анд и Огненной Земли, а также аридных территорий Патагонии, то все ботаники их относят к Голантарктису. Я с этим вполне согласен. Наиболее обедненные дериваты этих флор представлены на Фолклендских островах и о-вах Южная Георгия, Оркнейские и др.

Новая Зеландия — второй участок Голантарктики, территория ее более чем в 10 раз меньше юга Южной Америки. Конечно, флора ее беднее (2 000 видов), но достаточно оригинальна (до 50 эндемичных родов и ряд субэндемичных семейств). Одно семейство — *Ixerbaceae* — эндемично. Анализ флоры выявляет в ней сочетание тропических (особенно древнеокеанических), австралийских (их не так и мало, хотя видов *Casuarina*, *Acacia*, *Eucalyptus* и некоторых других здесь нет) и голантарктических элементов. Я, правда, определенно отношу к Древнеокеаническому подцарству Палеотрописа и острова Кермадек и Три-Кингс, но и на севере Северного острова еще немало тропических видов, особенно связанных с лесами каури *Agatis australis*. Поэтому самый север Новой Зеландии, примерно до 38° ю. ш., я считаю переходной пограничной полосой. Остальная территория Северного и Южного островов и все тяготеющие к Новой Зеландии острова и архипелаги — это Новозеландская область Голантарктического царства. Более подробный анализ ее я уже закончил.

Выделение субантлантических островов в Южной Атлантике и в Индийском океане в особую область, по моему, необосновано. Эти бедные флоры все можно считать переходной провинцией, и западная ее часть (о-ва Тристан-да-Кунья и Гофф), а возможно, и с островами Амстердам и Сен-Поль тяготеют к Южной Африке, но также и к Южной Америке, а Кергелен-Хёрд, Крозе и Принц Эдуард — к Новой Зеландии.

Список литературы

- Камелин П. В. Флора Сырдарьинского Каратау: Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л., 1990. 146 с.
- Камелин П. В. Растительный мир // [Раздел «Земля»] // Большая Российская энциклопедия. Т. 10. М., 2008. С. 415–418.
- Камелин П. В. Флористическое районирование суши: новые решения некоторых проблем // Ботан. журн. 2012. Т. 98, № 12. С. 1481–1488; карта «Ботанико-географические царства (доминионы) и подцарства (субдоминионы)».
- Тухтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Allan H. Flora of New Zealand. Vol. 1. Indigenous *Tracheophyta*. *Psilopsida* — *Dicotyledones*. Wellington, 1961. 1085 p.
- Burbidge N. T. The phytogeography of the Australian region // Austral. J. Bot. 1960. Vol. 8, № 2. P. 75–812.
- Cabrera A. Fitogeografía de la República Argentina // Bol. Soc. Argent. Bot. 1971. Vol. 14, № 1–2. P. 1–42.
- Diels L. Pflanzengeographie. Berlin, 1908. 138 S.
- Flora of Australia. Vol. 1–50. Canberra, 1981–1999.
- Flora de Chile. Vol. 1. Conception, 1995. 351 p.
- O'Good R. The geography of the flowering plants. 3rd ed. London, 1974.
- Moore L. B., Edgar E. Flora of New Zealand. Vol. 2. Monocotyledones (except *Gramineae*). Wellington, 1970. 354 p.
- Szafer W. Zarys ogolnej geografii roslin. Wyd. 2. Warszawa, 1952. 428 S.
- Takhtajan A. Floristic regions of the world. Berkeley etc., 1986. 544 p.
- Zotov V. D. Synopsis of the grass subfamily *Arundinoideae* in New Zealand // New Zealand J. Bot. 1968. Vol. 1, № 1. P. 78–136.