

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА им. Горького МГУ	4
---	---

УДК 581.9(08+09)

А. П. Хохряков

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ И ИХ РОЛЬ В СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКЕ¹

А. Р. КНОКХРЯКОВ. TAXONOMIC SPECTRA AND THEIR ROLE IN COMPARATIVE FLORISTICS

Рассматриваются потенциальные возможности и перспективы применения метода анализа таксономических (в первую очередь семейственно-видовых) спектров для целей анализа флор различного ранга. Предложена система типизации флор Палеарктики по составу и структуре первых 2 триад ранжированного семейственно-видового спектра. Возможности предложенного метода демонстрируются на материале анализа флор Аджарии, Колымского нагорья, Горного Крыма и Алтая.

Ключевые слова: таксономические спектры, ведущие семейства, ранг семейства, триада семейств, флороценотип, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, Голарктика, Аджария, Колымское нагорье.

Таксономические спектры, т. е. списки ведущих таксонов, ранжированные по числу видов в порядке убывания, являются первым этапом всякого флористического анализа. Но что они дают исследователям, что выражают? Как показал опыт (Толмачев, 1974, 1986; Шмидт, 1980), легче, вероятно, ответить на противоположный вопрос: чего они *не выражают*.

Очевидно, что они не отражают никаких основных особенностей растительности: ни обилия видов, ни их значимости, ни активности. Даже в области господства темнохвойной тайги сем. *Pinaceae* никогда не занимает места ни в ведущей десятке семейств, ни даже в двадцатке, а в области господства широколиственных лесов аналогичное положение складывается для сережкоцветных.

Не отражают эти спектры и взаимоотношений популяций таксонов в реальных ландшафтах, ибо, как правило, в одинаковой мере учитывают как широко распространенные и/или активные, так и узкоэндемичные либо единично встречающиеся виды. Не учитывают они и пространственных ситуаций, взаиморасположения различных формаций друг относительно друга, что имеет особенно большое значение для горных территорий. Что могут нам дать списки семейств или родов для всего Кавказа или всей Средней Азии, если в них «смешаны» флоры равнинных территорий и высокогорий, субтропических низменностей и бореальных поясов?

Встает вопрос: не стоит ли сконцентрировать свои усилия на таксономическом анализе ценофлор, флороценотипов, а также отдельных формаций и других единиц растительности. Всем этим единицам присуща гораздо большая степень флористической целостности, нежели «флорам» в обычном понимании (в пользу чего свидетельствуют и принципы флористической классификации растительности по правилам школы Браун-Бланке), и, казалось бы, таксономический анализ ценофлор и флор формаций имеет больше смысла, чем анализ перечней видов, выявленных для неких избранных территорий (в особенности искусственно ограниченных административными рубежами). Однако именно такие «флоры» публикуются во все большем числе (от «флор» отдельных государств до «флор» окрестностей какого-либо населенного пункта), их анализ (в том числе и таксономический) общепринят, и приходится примириться с тем, что спектры таких «флор» в общем случае отражают лишь число

¹ Рукопись подготовил к печати И. Б. Кучеров (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН).

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства мировой флоры (не менее чем с 700 видами в каждом; Тахтаджян, 1987)

№	Семейство	Число видов	№	Семейство	Число видов	№	Семейство	Число видов
1	<i>Asteraceae</i>	25000	26	<i>Araceae</i>	2500	51	<i>Polygonaceae</i>	1000
2	<i>Orchidaceae</i>	25000	27	<i>Annonaceae</i>	2300	52	<i>Myrsinaceae</i>	1000
3	<i>Poaceae</i>	11000	28	<i>Cactaceae</i>	2200	53	<i>Primulaceae</i>	1000
4	<i>Fabaceae</i>	9000	29	<i>Bromeliaceae</i>	2100	54	<i>Begoniaceae</i>	1000
5	<i>Euphorbiaceae</i>	7500	30	<i>Aizoaceae</i>	2000	55	<i>Sterculiaceae</i>	1000
6	<i>Rubiaceae</i>	7000	31	<i>Boraginaceae</i>	2000	56	<i>Campanulaceae</i>	950
7	<i>Cyperaceae</i>	5600	32	<i>Ranunculaceae</i>	2000	57	<i>Hypericaceae</i>	950
8	<i>Scrophulariaceae</i>	5000	33	<i>Caryophyllaceae</i>	2000	58	<i>Polygalaceae</i>	900
9	<i>Melastomataceae</i>	4500	34	<i>Sapindaceae</i>	2000	59	<i>Rhamnaceae</i>	900
10	<i>Myrtaceae</i>	4000	35	<i>Iridaceae</i>	1800	60	<i>Fagaceae</i>	900
11	<i>Liliaceae</i> s. l.	3600	36	<i>Convolvulaceae</i>	1700	61	<i>Violaceae</i>	900
12	<i>Lamiaceae</i>	3500	37	<i>Chenopodiaceae</i>	1600	62	<i>Oxalidaceae</i>	900
13	<i>Rosaceae</i>	3350	38	<i>Malvaceae</i>	1600	63	<i>Amaryllidaceae</i>	900
14	<i>Ericaceae</i>	3300	39	<i>Rutaceae</i>	1600	64	<i>Amaranthaceae</i>	900
15	<i>Brassicaceae</i>	3200	40	<i>Crassulaceae</i>	1500	65	<i>Celastraceae</i>	860
16	<i>Piperaceae</i>	3000	41	<i>Apocynaceae</i>	1500	66	<i>Araliaceae</i>	850
17	<i>Asclepiadaceae</i>	3000	42	<i>Moraceae</i>	1400	67	<i>Urticaceae</i>	850
18	<i>Lauraceae</i>	3000	43	<i>Meliaceae</i>	1350	68	<i>Loranthaceae</i>	850
19	<i>Apiaceae</i>	3000	44	<i>Lobeliaceae</i>	1300	69	<i>Capparaceae</i>	850
20	<i>Cesalpiniaceae</i>	3000	45	<i>Zyngiberaceae</i>	1300	70	<i>Pandanaceae</i>	800
21	<i>Mimosaceae</i>	3000	46	<i>Flacourtiaceae</i>	1250	71	<i>Sapotaceae</i>	800
22	<i>Verbenaceae</i>	3000	47	<i>Malpighiaceae</i>	1200	72	<i>Bignoniaceae</i>	800
23	<i>Arecaceae</i>	3000	48	<i>Eriocaulaceae</i>	1200	73	<i>Geranaceae</i>	750
24	<i>Solanaceae</i>	2900	49	<i>Proteaceae</i>	1050	74	<i>Alliaceae</i>	750
25	<i>Acanthaceae</i>	2500	50	<i>Gentianaceae</i>	1050	75	<i>Passifloraceae</i>	700

видов, зарегистрированных в тех или иных таксонах, безотносительно роли этих видов в растительном покрове избранной территории.

Ниже рассмотрим, может ли все же анализ семейственно-видовых спектров тем или иным способом (в том числе искусственно) ограниченных территорий иметь значение для флористики и каково оно.

А. И. Толмачев (1974) призывал нас «сравнивать сравнимое». Но, как отметил В. М. Шмидт (1980), в отношении таксономических спектров это правило действует не так жестко, как в отношении «естественных флор», что признавал и сам Толмачев (1986). На первый взгляд, нет никакого смысла сравнивать спектры, скажем, Австралии и Московской обл., но достаточно интересно сравнить этот последний со спектром Европейской России в целом на предмет типичности (несмотря на разницу в протяженности территории). Вообще сравнение разновеликих, но включающих друг друга флор, как кажется автору, имеет больше смысла, нежели равновеликих, но удаленных.

При сравнении «ниже-» и «вышестоящих» флор вторые подразумеваются как некий идеал (эталон) для первых. Самым высшим же эталоном для всех флор Земли является, конечно, семейственно-видовой спектр флоры всего земного шара. Первые его 75 семейств (из 533; по: Тахтаджян, 1987) приведены в табл. 1. Исключив из этой таблицы американские и «южнополюшарные» семейства и сильно понизив в ранге тропические, получим «эталонный» список семейств для Голарктического царства (табл. 2). Сравнивая с ним семейственно-видовой спектр флоры бывшего СССР (Мальшев, 1972), мы видим, что отличаются они не слишком радикально. Первые 3 семейства в обоих случаях одинаковы, а первые 10 семейств спектра Голарктичес-

ТАБЛИЦА 2
Ведущие семейства Голарктики

№	Семейство	Ранг	№	Семейство	Ранг	№	Семейство	Ранг
1	<i>Asteraceae</i>	1	16	<i>Boraginaceae</i>	13	31	<i>Rhamnaceae</i>	—
2	<i>Poaceae</i>	3	17	<i>Ranunculaceae</i>	12	32	<i>Fagaceae</i>	—
3	<i>Fabaceae</i>	2	18	<i>Caryophyllaceae</i>	9	33	<i>Violaceae</i>	—
4	<i>Cyperaceae</i>	11	19	<i>Chenopodiaceae</i>	14	34	<i>Saxifragaceae</i>	—
5	<i>Scrophulariaceae</i>	10	20	<i>Rutaceae</i>	—	35	<i>Araliaceae</i>	—
6	<i>Lamiaceae</i>	4	21	<i>Lauraceae</i>	—	36	<i>Urticaceae</i>	—
7	<i>Liliaceae</i>	8	22	<i>Asclepiadaceae</i>	—	37	<i>Geraniaceae</i>	—
8	<i>Rosaceae</i>	7	23	<i>Crassulaceae</i>	—	38	<i>Alliaceae</i>	—
9	<i>Brassicaceae</i>	5—6	24	<i>Malvaceae</i>	—	39	<i>Plumbaginaceae</i>	—
10	<i>Apiaceae</i>	5—6	25	<i>Polygonaceae</i>	15	40	<i>Onagraceae</i>	—
11	<i>Ericaceae</i>	A	26	<i>Primulaceae</i>	A	41	<i>Oleaceae</i>	—
12	<i>Euphorbiaceae</i>	—	27	<i>Gentianaceae</i>	—	42	<i>Anacardiaceae</i>	—
13	<i>Rubiaceae</i>	E	28	<i>Orchidaceae</i>	—	43	<i>Acanthaceae</i>	—
14	<i>Verbenaceae</i>	—	29	<i>Campanulaceae</i>	K	44	<i>Iridaceae</i>	—
15	<i>Solanaceae</i>	—	30	<i>Hypericaceae</i>	—	45	<i>Convolvulaceae</i>	—

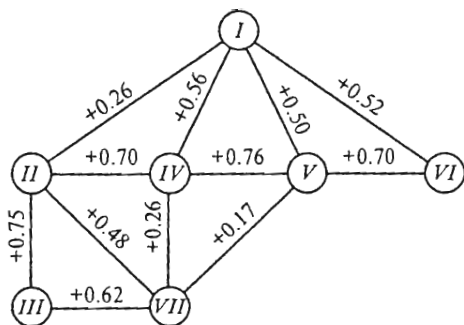
Примечание. Ранги некоторых семейств — их места в эталонном спектре СССР (Мальшев, 1972); E, A, K — семейства, особо характерные соответственно для европейской части СССР, Арктики и Кавказа. Прочерк — ранги не указаны.

кой флоры заключают в себе семейства «эталонного» спектра бывшего СССР. Некоторые же региональные спектры, вероятно, даже более сходны с первым, нежели со вторым; таковы, например, спектры Западной и Восточной Сибири, у которых с общеголарктическим совпадают ранги первых 4 семейств (*Asteraceae* — 1, *Poaceae* — 2, *Fabaceae* — 3, *Cyperaceae* — 4).

Конечно, строгую количественную меру сходства—различия можно получить лишь на основе математических методов. Однако простое визуальное сравнение спектров, в особенности их первых 3 или 6 членов, также может дать известные качественные оценки. Так, сравнивая с семейственно-видовым спектром флоры бывшего СССР региональные (частные) спектры, находим, что менее всего на первый похож спектр флоры Арктики (не совпадают 5 семейств из первых 15), а более всего — спектр флоры Западной Сибири (совпадают все 15 семейств). И у Л. И. Мальшева (1972) на «схеме физиономического сходства» (см. рисунок) флора Западной Сибири (IV) находится в центре графа, а флора Арктики (I) — на его периферии. Ближе других к «центру» (IV) на графе находятся флоры европейской части СССР (II) и Восточной Сибири (V). И действительно, спектр флоры II отличается от таковой флоры IV лишь одним (притом занимающим последнее место) семейством, но зато совпадают ранги первых 3 семейств (*Asteraceae* — 1, *Poaceae* — 2, *Fabaceae* — 3). Спектр флоры V, хотя и отличается 2 семействами, занимающими 10-е и последнее (15-е) места, демонстрирует сходство рангов у первой четверки семейств (см. выше).

Спыт показывает, что визуальное сравнение списков по вышеприведенному методу дает результаты, лишь не намного отличающиеся от математически рассчитанных, но зато достаточно наглядно объяснимые. В частности, первостепенное значение имеет сравнение первых 3 семейств — первой «триады», на что обратил внимание и Шмидт (1980), а за ней и второй триады. Сравнивая первые триады ведущих семейств основных районов «Флоры СССР», находим, что их 3 типа:

1 — *Asteraceae* (As), *Poaceae* (Po) и *Fabaceae* (Fa) (европейская часть бывшего СССР вне Арктики (II), Кавказ (III), Западная (IV) и Восточная (V) Сибирь);



Граф сходства семейственно-видовых спектров флор основных районов «Флоры СССР» (по: Малышев, 1972).

I — Арктика, II — европейская часть СССР, III — Кавказ, IV — Западная Сибирь, V — Восточная Сибирь, VI — Дальний Восток, VII — Средняя Азия. II, IV—VI — вне Арктики.

- 2 — *Asteraceae*, *Poaceae* и *Cyperaceae* (Cy) (Арктика (I) и Дальний Восток (VI));
 3 — *Asteraceae*, *Fabaceae* и *Lamiaceae* (La) (Средняя Азия (VII)).

При этом спектры флор Западной и Восточной Сибири более сходны с таковым Дальнего Востока. В «сибирских» спектрах вторую триаду семейств возглавляет сем. *Cyperaceae*, за которым следуют *Rosaceae* (Ro), *Ranunculaceae* (Ra) и *Brassicaceae* (Br). В «дальневосточном» спектре осоковые входят в первую триаду, вторую же составляют семейства *Rosaceae*, *Ranunculaceae* и *Fabaceae*.

Флористический же спектр Кавказа наиболее сходен с таковым Средней Азии. Во флоре Кавказа вторую триаду ведущих семейств возглавляет сем. *Lamiaceae* (в Средней Азии — в первой триаде), за которым следуют *Brassicaceae* и *Apiaceae* (Ap). В Средней Азии аналогичную роль играет сем. *Poaceae* (на Кавказе входит в первую триаду), за которым также следуют *Apiaceae* и *Brassicaceae*.

Вывод из сказанного можно сделать такой: вполне возможно качественное сравнение спектров без применения математических методов, принимая во внимание лишь первые 6 семейств, из которых наиболее важные — первая триада.

Сравнивая таким образом возможно большее число семейственно-видовых спектров региональных флор Палеарктики — от Португалии и северной Африки до Японии и Чукотки (Hultén, 1968; Толмачев, 1974, 1986; Kitagawa, 1979; Павлов, 1980; Шмидт, 1980; Раменская, 1983; Ohwi, 1984; Ревушкин, 1988; Камелин, 1990, и др.), находим, что первая триада семейств в них удивительным образом сходна. В нее почти всегда входят *Asteraceae* и *Poaceae*, а третьим (не обязательно с третьим по счету рангом) может быть лишь одно из следующих семейств (в порядке убывания «встречаемости»): *Fabaceae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae*, *Chenopodiaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*. Исключения касаются лишь Арктики и пустынь, где в первой триаде может отсутствовать сем. *Asteraceae* (Новая Земля, окрестности пос. Тикси и др.), а его место занимает одно из следующих семейств: *Brassicaceae*, *Cyperaceae* либо *Caryophyllaceae*.

По третьему (помимо сложноцветных и злаков) семейству в первой триаде возможно наметить некие «зоны» с определенным географическим простираем. Наиболее обширны «зоны осоковых» (весь север и восток Евразии, начиная от Финляндии, через Ярославскую обл. и Якутию, вплоть до Приморья и Японии) и «бобовых» (Средиземноморье, Кавказ, большая часть Средней Азии до Монголии включительно). «Зона маревых» явственно приурочена к Турану (восточный Прикаспий и Приаралье), а «розоцветных» — к Центральной Европе (Польша, северо-запад РСФСР; к сожалению, данных по Западной Европе у автора недостаточно); «зона губоцветных» охватывает Сирию и некоторые районы Средней Азии. Что касается двудельных, крестоцветных, гвоздичных, норичниковых, то у них нет хорошо выра-

женных «зон господства» и локальные флоры с их участием в первой триаде семейств разбросаны по высокой Арктике и высокогорьям.

Означенные зоны, однако, не имеют четко выраженных границ, которые могли бы быть однозначно сопоставлены с границами выделов какой-либо из систем флористического или ботанико-географического районирования. Так, из спектров, приведенных Малышевым (1972), следует, что внеарктическая Восточная Европа находится в пределах «зоны бобовых», так как ее флора в целом относится к *Fabaceae*-типу. Однако глубоко в пределах «зоны бобовых», в окружении флор *Fabaceae*-типа могут встречаться региональные и локальные флоры *Superaceae*-типа. Именно таковы флоры Литвы, Мещеры, Хоперского заповедника (Цвелев, 1988). В то же время флоры заповедника «Галичья Гора» (Тихомиров и др., 1988), а также Московской обл. (Ворошилов и др., 1966) относятся к *Rosaceae*-типу.

Назовем спектры, составленные для флор более обширных территорий (например, европейской части бывшего СССР, Восточной Сибири и т. д.) эталонными, а для флор более мелких территорий в составе этих крупных — частными. Для Европейской России это будут спектры флор ее отдельных республик и областей. Могут быть частные спектры флор первого, второго и последующих порядков. Для каждого частного спектра последующего порядка спектр предыдущего является эталонным. Так, спектр европейской части бывшего СССР — эталонный для этой территории и частный первого порядка по отношению к спектру всего бывшего СССР, частный второго порядка по отношению к спектру Голарктики и частный третьего порядка по отношению к мировому.

Поскольку богатство флор в северном полушарии возрастает с севера на юг (что, в частности, хорошо продемонстрировано Шмидтом (1980) для европейской части СССР), то легко заключить, что эталонные спектры отражают в основном особенности южных частей своих территорий, и их особенности, следовательно, ничего нам не скажут о реальных флористических границах, зонах господства спектров того или иного типа. Их можно получить только на основании изучения все более мелких и частных территорий. Так, зона господства спектров *Superaceae*-типа проходит на севере Евразии вовсе не по южной границе Арктики, а гораздо южнее, вероятно по границе южной тайги и подтайги, захватывая, кроме того, и некоторые высокогорья. Однако здесь же, т. е. на просторах Восточной Европы, существуют и флоры, которым присущи спектры иных типов. Спрашивается, нужны ли вообще эталонные спектры и что они собой выражают?

Как и выше, начнем с мирового эталонного спектра. Нужен ли он? Скорее всего, что да, так как небезынтересно все же знать «лицо» флористического разнообразия, т. е. наиболее богатые видами семейства земного шара в целом. То же можно сказать и относительно спектра Голарктики, добавив, что представляет интерес также разница между ним (как частным) и мировым (как эталонным) спектром. Спектр России либо бывшего СССР представляет интерес как частный по отношению к Голарктике и одновременно как общий по отношению к своим частным, хотя эти частные как бы «тонут» в эталонном, как, например, спектр Арктики.

Еще пестрее картина складывается в горных странах. Так, первая триада ведущих семейств высокогорной флоры северной Осетии (Комжа, 1991) та же, что и для Кавказа в целом: $As-Po-Fa$. Аналогичная первая триада семейств флоры окрестностей с. Куруш в южном Дагестане, по данным автора, такова: $As-Po-(Fa+Br)$, т. е. третье место в ней занимают одновременно бобовые и крестоцветные, представленные почти одним и тем же числом видов. В то же время высокогорная флора Аджарии характеризуется первой триадой $As-Po-Su$. Такая же структура триады ведущих семейств свойственна белоусникам Западного и Большого Кавказа (Бондев, 1993), в то время как на восточном Кавказе сем. *Superaceae* в ней заменяется на *Scrophulariaceae* (Sc).

Если высокогорная флора Алтая в целом относится к *Fabaceae*-типу, то Западного и Южного Алтая — к *Ranunculaceae*-типу, а Центрального — к смешанному *Ranunculaceae+Superaceae*-типу (оба эти семейства представлены одинаковым количеством

видов) (Ревушкин, 1988). К *Ranunculaceae*-типу относится и высокогорная флора украинских Карпат (Чопик, 1976), в то время как флора Карпат в целом — к *Rosaceae*-типу (Шмидт, 1980; Малышев, Пешкова, 1984).

Последние примеры, когда семейственно-видовые спектры составлялись для парциальных (в частности высокогорных) флор, показывают, что с уменьшением размеров территорий самих «флор» значение спектров отнюдь не уменьшается, если даже не возрастает, поскольку структура первой триады семейств помогает оценить положение локальной или парциальной флоры по отношению как к своей «эталонной», так и к другим флорам разного ранга. Так, первая триада *Cyperaceae*-типа в спектрах некоторых высокогорных флор Кавказа ясно свидетельствует о родстве этих флор с бореальными и восточноевропейскими, а триада *Rosaceae*-типа — соответственно с центральноевропейскими.

Рассмотрим это положение более подробно на примере 14 ценофлор горного Крыма (Дидух, 1992 : 125). Флоры как Крыма в целом, так и горного Крыма по структуре первой триады относятся к южному, средиземноморскому *Fabaceae*-типу, причем флора горного Крыма в то же время близка средневропейской (вторую триаду семейств возглавляет сем. *Rosaceae*). К *Fabaceae*-типу принадлежат также ценофлоры можжевельников и фисташковых ксерофитных редколесий, горных и предгорных степей, томилляров и саванноидов. Однако все эти ценофлоры приближены к среднеазиатским флорам, так как вторую триаду ведущих семейств возглавляет сем. *Lamiaceae*.

Выделяется также группа, в состав которой входят ценофлоры крымскососновых, пушистодубовых предгорных, скальнодубовых, грабово-кленово-ясеневых и буковых лесов Крыма. В первую триаду ведущих семейств этих ценофлор обязательно входят семейства *Orchidaceae* (тем самым сближая данные ценофлоры с тропическими флорами; см. табл. 1), а также *Liliaceae* s. l. либо *Rosaceae* (что говорит о близости к средневропейским флорам).

Первая триада семейств ценофлор лесов из сосны Коха, ольшанников, а также мезофитных горных лугов построена по *Rosaceae*-типу (As—Ro—Po). Это типично средневропейская группа. Ценофлора пушистодубовых южнобережных лесов — переходная от *Rosaceae*-к *Fabaceae*-типу (As—Ro—Fa; злаки на 4-м месте в спектре). Рассмотренные 3 группы ценофлор в целом соответствуют кластерам, выделившимся на основе расчета коэффициентов сходства (Дидух, 1992 : 119, рис. 5, б).

Точно так же можно расклассифицировать 23 конкретные флоры (КФ) высокогорного Алтая (Ревушкин, 1988 : 204, 210—214): I — «средиземноморская» группа со спектрами *Fabaceae*-типа (As—Po—Fa: КФ 10, 11); II — «альпийская» со спектрами *Ranunculaceae*-типа (As—Po—Ra: КФ 4, 9, 12—16, 22); III — «альпийско-арктобореальная» со спектрами *Cyperaceae*-типа (As—Po—Cy: КФ 1); IV — группа, переходная между II и III (As—Cy—Ra+Po: КФ 0, 2, 3); V — «средневропейская» группа (As—Po—Ro: КФ 5, 6, 19—21); VI — «арктическая» группа (As—Po—Br/Sa (косая черта соответствует союзу «или»): КФ 7, 8, 17); VII — группа, переходная между «альпийской» II и «арктической» VI (As—Po—Sa+Ra: КФ 18).²

Этот последний пример, равно как и некоторые предыдущие, показывает, что не следует бояться семейств с неопределенным рангом и необязательно добиваться того, чтобы поставить то или иное семейство позади либо впереди другого при равенстве их по числу видов. Спектры с подобными «неопределенными членами» — это «связующие звенья» при проведении классификации и составлении графов.

Вторая триада ведущих семейств как объект классификации выступает тогда, когда группы, выделенные по первой триаде, слишком велики и неоднородны. Такова, например, наша «альпийская» группа II (см. выше). В ней можно выделить подгруппы

² К сожалению, оригинальные рисунки автора утеряны. Однако из работы А. С. Ревушкина (1988: 212—214. Рис. 12, 14) явствует, что группы КФ высокогорного Алтая, выделенные последними с помощью метода корреляционных плеяд, существенно отличаются от намененных в данной статье (в отличие от аналогичных материалов Я. П. Дидуха по ценофлорам Горного Крыма). — И. Б. Кучеров.

ТАБЛИЦА 3

Ведущие семейства флор Кавказа, Аджарии, ее основных высотных поясов, а также ряда сопредельных территорий

Ранг	Аджария						КУ	КВ	ТУ
	АД	Н	К	Л	А	М			
1	As	As	As	As	As	Fa	As	As	As
2	Po	Cy	Fa	Po	Po	Po	Po	Fa	Fa
3	Fa	Pl	Po	Ro	Cy	Eu	Br	Po	Po
4	Sc	Po	La	Fa	Ro	As	Fa	La	La
5	Ap	Sc	Ca	Sc	Sc	La	Ca	Br	Br
6	Ro	La	Ro	Pl	Ca	Ca	La	Ap	Sc
7	Cy	Fa	Ap	Ra	Ap		Sc	Ro	Ca
8	La	Ra	Sc	Pg	Li		Ap	Ca	Ap
9	Br	Ap	Br	Ap	Fa		Ro	Sc	Li
10	Ca	Bo	Bo	Ca	Ra		Ra	Li	Bo
11	Pl	Ro	Ra	Or	Br		Cm	Cy	Ro
12	Li	Br	Pl	La	On		Cy	Ra	Ra
13	Ra	Ca	Gr	Er	Pr		Ru	Cm	Ru

Примечание. Флоры: АД — Аджарии в целом, Н — ее нижнего лесного пояса, К — ксерофитной растительности нижнего пояса, Л — верхнего лесного пояса, А — субальпийского и альпийского поясов, М — приморской литорали; КУ — стационара Куруш (южный Дагестан), КВ — Кавказа в целом (Малышев, 1972), ТУ — Турции (Davis, 1965—1990). Семейства: Ap — *Apiaceae*, As — *Asteraceae*, Bo — *Boraginaceae*, Br — *Brassicaceae*, Ca — *Caryophyllaceae*, Cm — *Campanulaceae*, Cy — *Cyperaceae*, Er — *Ericaceae* s. l., Eu — *Euphorbiaceae*, Fa — *Fabaceae*, Gr — *Geraniaceae*, Ju — *Juncaceae*, La — *Lamiaceae*, Li — *Liliaceae* s. l., On — *Onagraceae*, Pg — *Polygonaceae*, Pl — *Polypodiaceae* s. l., Po — *Poaceae*, Pr — *Primulaceae*, Ra — *Ranunculaceae*, Ro — *Rosaceae*, Ru — *Rubiaceae*, Sc — *Scrophulariaceae*, Sx — *Saxifragaceae*.

в соответствии с семейством, возглавляющим вторую триаду: IIa — «альпийско-европейская» (*Rosaceae*: КФ 4, 9, 13), IIб — «альпийско-арктобореальная» (*Cyperaceae*: КФ 14, 15), IIв — «альпийско-арктическая» (*Caryophyllaceae*: КФ 12, 16), IIг — «альпийско-средиземноморская» (*Fabaceae*: КФ 22). Примерно такие же подгруппы можно выделить и в группе V.

Чрезвычайно интересные результаты дает сравнение спектров флороценотивов и ценофлор с эталонными спектрами. Рассмотрим этот вопрос на материале флоры Аджарии. Из табл. 3 видно, что флора Аджарии в целом по первой триаде семейств типично «южная», средиземноморского *Fabaceae*-типа. Однако вторая триада содержит лишь одно типично средиземноморское сем. *Apiaceae*. Спектр нижнего (субтропического) пояса носит, на первый взгляд, странный характер: наряду с как будто бореальным семейством осоковых здесь же фигурируют и папоротники. Вспомним, однако, что семейства *Cyperaceae* и *Polypodiaceae* s. l. характерны не только для бореальных, но и для восточных флор, в частности для японской, где сем. *Polypodiaceae* s. l. стоит во главе второй триады (Ohwi, 1984). Спектр ксерофильной флоры, как и эталонный, средиземноморского *Fabaceae*-типа, но еще более ярко выраженный: бобовые здесь поднимаются на второе место, а вторую триаду возглавляет сем. *Lamiaceae*. Спектр верхнего лесного пояса явно среднеевропейского типа (As—Po—Ro), а альпийского пояса — арктобореальноевропейского (As—Po—Cy). Спектр литоральной флоры носит такой же «южный» характер, что и эталонный, но с «тропическим» уклоном, о чем свидетельствует высокий ранг сем. *Euphorbiaceae*.

Теперь обратимся к Колымскому нагорью (Хохряков, 1989), для которого приведен как эталонный (сводный) спектр флоры, так и спектры основных флороцено-

ТАБЛИЦА 4

Спектры ведущих семейств флороценологических комплексов (и их фракций) Колымского нагорья (Хохряков, 1989) и Южной Сибири (Мальцев, Пешкова, 1984)

Ранг	Флора Колымского нагорья:												Флора Южной Сибири			
	В целом	ТБ		ВА		КС		ДЛ		ЛМ		В целом	ТА	ВА	КС	ДБ
		Σ	1	2	Σ	1	2	Σ	1	2	Σ					
1	Po	Po	Po	As	Po	As	As	Po	As	Po	Po	As	As	As	As	Cy
2	Cy	As	Cy	Po	As	Po	Po	Cy	Cy	Cy	As	Po	Ra	Cy	Fa	Po
3	As	Cy	As	Po	Ro	Fa	Po	Ra	Po	Cy	Ca	Cy	Ro	Po	Po	As
4	Ra	Ra	Er	Sx	As	As	Br	As	Ra	Sl	As	Fa	Cy	Ra	Ra	Ra
5	Ro	Fa	Ra	Ca	Br	Br	Ca	Ro	Ro	Ro	Ro	Ro	Po	Sx	Li	Pt
6	Ca	Br	Sl	Br	Ca	Ca	Cy	Sl	Pl	As	Br	Ra	Fa	Fa	Br	Br
7	Br	Sl	Ro	Sl	Ca	Cy	Fa	Pl	La	Pl	Fa	Fa	Ra	Fa	Br	Br
8	Fa	Ro	Fa	Br	Ra	Ca	Ra	Pt	Sl	Pl	Bo	Bo	Pl	Pl	Ra	Ra
9	Sl	Ch	Br	Er	Ro	Bo	Bo	Li	Pt	Pt	Sx	Sx	Pr	Pr	Sx	Sx
10	Sx	Ca	Sx	Sc	Er	Ra	Ra	Fa	Fa	Eq	Ra	Ra	Eq	Eq	Ra	Ra
11					Fa	Sc	Sx									
12																

Примечание. Флороценологические комплексы: ТБ — тлжно-болотный, ВА — высокогорно-альпийский, КС — ксерофитностепной, ДЛ — долино-лесной, ЛМ — литорально-приморский, ТА — тлжный (лесной), ДБ — долино-болотный (азональный). Σ — флороценологический комплекс в целом; фракции в составе флороценологического комплекса: 1 — «южная», 2 — «северная». Семейства: Ch — *Stenopodiaceae*, Eq — *Equisetaceae*, Pt — *Polypodiaceae*, Sl — *Salicaceae*; остальные обозначения те же, что и в табл. 3.

ческих комплексов и их главных фракций — южных (1) и северных (2) (табл. 4). Все спектры достаточно сходны. Исключение составляют лишь спектры ксерофитно-степного (КС) флороценотического комплекса в целом (среднеевропейского типа: As—Po—Ro) и южной фракции этого же комплекса (средиземноморского типа: As—Po—Fa). Все прочие комплексы арктобореального (*Superaceae*-) типа, но резко различных подтипов. Прежде всего выделяется альпийский подтип долинно-лесного (ДЛ) комплекса, причем его южная фракция имеет тяготение к субтропическому подтипу, о чем свидетельствует наличие *Polypodiaceae* s. l. во второй триаде ведущих семейств. Обращает на себя внимание сходство спектра этой фракции с общепонским: идентичность первой триады и всего лишь одна замена во второй (*Ranunculaceae* вместо *Orchidaceae*). Северная фракция ДЛ-комплекса имеет более арктический характер (наличие характерного для Арктики сем. *Salicaceae* (Sl) во второй триаде).

Спектры таежно-болотного (ТБ) и высокогорно-альпийского (ВА) комплексов наиболее сходны друг с другом. Они определяют и структуру эталонного спектра: его первая триада (Po—Су—As) идентична таковой ТБ-комплекса, а также северной (наиболее многочисленной) фракции ВА-комплекса.

Подтипы спектров, определяемые по второй триаде семейств, различны. Эталонный спектр принадлежит к *Ranunculaceae*—*Rosaceae*-подтипу, северная же фракция ТБ — к довольно редкому у нас восточноазиатско-альпийскому подтипу *Ericaceae*—*Ranunculaceae* (сравнительно высокий ранг *Ericaceae* s. l. присущ именно восточноазиатским высокогорным флорам; вспомним, что в мировом эталонном спектре вересковые занимают лишь 14-е место, в голарктическом — 11-е, во флоре Арктики — 15-е, Японии — 12-е и лишь во флоре Южной Африки они выходят в первую триаду семейств (Толмачев, 1974)). И наконец, ВА-комплекс в целом относится к *Saxifragaceae* (Sx)-подтипу, с приближением к нивально-альпийскому подтипу (Sl—Sx—Ra) у южной фракции.

А теперь сопоставим спектры колымско-охотских флороценотивов с южносибирскими (Малышев, Пешкова, 1984; табл. 4, правая часть). Мы видим, что семейственно-видовой спектр высокогорной флоры Южной Сибири того же *Superaceae*-типа, что и таковой ВА-комплекса Колымского нагорья, спектр степного комплекса — того же *Fabaceae*-типа, что и у южной фракции колымского КС, спектр азонального (долинно-болотного) комплекса аналогичен таковым колымских ДЛ (южной фракции) и литорально-приморского (ЛМ). А вот спектр лесного флороценотива Южной Сибири разительно отличается от таежно-болотного комплекса Колымского нагорья (равно как и от всех прочих, упомянутых выше), демонстрируя явный «европейский альпийско-луговой» уклон (*Ranunculaceae*—*Rosaceae*-тип).

Впрочем, говорить о разного рода аномалиях тех или иных спектров, притом на такой обширной территории, как Сибирь, еще явно преждевременно.

Все вышеизложенное касалось семейственно-видовых спектров. Конечно, при таксономическом анализе флор анализируются и спектры ведущих родов. Однако набор последних намного более разнообразен по сравнению с набором семейств, что не позволяет проследить на материале родово-видовых спектров какие-либо аналогичные закономерности.

В заключение следует констатировать, что составление таксономических спектров и их сравнение — не столько цель, сколько средство изучения флор самого разного типа, как естественных (при флористическом районировании), так и искусственных, вплоть до антропогенных (в целях выяснения особенностей их состава). В то же время применительно к ценофлорам подобные спектры могут немало помочь в установлении их (ценофлор) флорогенетического родства.

Очень интересной может оказаться задача сопоставления таксономических спектров заносной (и вообще адвентивной) и аборигенной (естественной) фракций флор.³

³ Строго говоря, списки заносных и одичавших растений вовсе не отражают никакой «флоры», поскольку таковая лишена единой территории. Впрочем, и «флора» ценофлор либо флороценотивов, как совокупность (объединение) нескольких парциальных флор, также может быть лишена единой территории; однако эти последние обладают свойством целостности.

Возможны и расчеты для более «узких» фракций, выделенных по тем или иным экологическим критериям («флоры гигрофитов», «флоры ксерофитов») либо по принадлежности к определенной жизненной форме («дендрофлоры» и др.). В самом деле, почему бы нам не сравнивать таксономические спектры для видов разных жизненных форм? Если составить таковые для дендрофлор Средней России или для Арктики, то наверняка первое место в них займет сем. *Salicaceae*, так как в эталонном спектре Арктики оно входит в первые 15 семейств. На более высокие места передвинутся семейства *Betulaceae* и *Ericaceae* и т. д. А в спектре видов адвентивной флоры юга России ведущее положение наряду с крестоцветными и злаками обязательно займут маревые. Мыслимы и сопоставления по составу ведущих таксонов в рамках отдельных географических элементов флоры.

Возможный предел дроблению флор при составлении таксономических спектров, по-видимому, задается достоверностью различий между рангами, которые присваиваются таксономическим единицам (семействам, родам). Хотя выше было сказано, что не следует добиваться обязательного строгого разграничения соседних членов спектра, положение это, однако, не может распространяться на весь спектр — как минимум на всю первую шестерку семейств. Опыт показывает, что ранги семейств могут достоверно различаться при числе видов в семействе в среднем не менее 10; следовательно, весь спектр (если ограничиваться первыми 6 семействами) должен содержать = 100 видов. Может быть, такие флоры и следует называть «элементарными». Конечно, теоретически мыслимы и одновидовые «флоры» (например, ценофлоры зарослей тростника) либо флоры вообще без высших растений (некоторые типы пустынь), однако территории, занятые такими флорами, не всегда заслуживают выделения в качестве отдельных фитоохорий.

Выводы

1. Несмотря на то что численные соотношения видов в семействах не отражают истинной роли этих семейств в растительном покрове, для большого числа флор ранжированные семейственно-видовые спектры характеризуются удивительным постоянством; поэтому различия, наблюдаемые в подобных спектрах, могут служить реальным критерием (и мерой) сходства—различия флор.

2. Первостепенную роль при оценке сходства—различия играют 3 первые семейства спектра (первая триада), определяющие «тип» флоры, вспомогательную — вторая триада, определяющая «подтип» флоры.

3. Поскольку (по крайней мере в Голарктическом флористическом царстве) 2 места из 3 в первой триаде почти постоянно заняты семействами *Poaceae* и *Asteraceae*, «тип» флоры определяется по третьему члену первой триады семейств (который отнюдь не обязательно занимает в ней третье место).

4. В пределах Палеарктики выделяются следующие типы флор: 1 — *Cyperaceae*-тип (арктобореально-восточноазиатский), 2 — *Fabaceae*-тип («южный», средиземноморско-центральноазиатский), 3 — *Rosaceae*-тип (условно-европейский), 4 — *Ranunculaceae*-тип (лугово-альпийский), 5 — *Chenopodiaceae*-тип (туранский), 6 — *Lamiaceae*-тип (среднеазиатский), 7 — *Brassicaceae*+*Caryophyllaceae*-тип (экстремальный, арктическо-пустынный).

5. Подтипы выделяются по большему числу семейств, не обязательно включая предыдущие. В качестве специфических «подтиповых» семейств могут выступать *Polypodiaceae* s. l. (влажносубтропический подтип), *Saxifragaceae* (каменисто-альпийский), *Scrophulariaceae* (горно-азиатский). Подтипы «флор» выделяются по первому члену второй триады, т. е. по четвертому члену общего списка семейств.

6. Наибольший смысл имеет сравнение флор в нисходящем ряду, от более территориально крупных, эталонных к более мелким, включаемым впервые, что позволяет выявлять различного рода флористические «аномалии».

7. Различие флор только по первым 2 триадам позволяет удовлетворительно классифицировать флоры без применения громоздких математических методов.
8. Указанный метод применим также для классификации флористического состава единиц растительности (формаций), флороценофитов, ценофлор, флористических комплексов.
9. Недостаточная изученность флор не может быть препятствием для их классификации указанным методом. При наличии подозрений в неполной изученности флор семейства с одинаковым числом видов или с различием всего в 1—3 вида следует считать занимающими одну пару (реже одну триаду) мест в ранжированном ряду, а тип (либо подтип) флоры — промежуточным, что одновременно облегчает установление связей между отдельными флорами или формациями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондев А. И. Флористические особенности белоусников большого Кавказа // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1993. № 2. С. 54—61.
- Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н. Определитель растений Московской области. М., 1966. 256 с.
- Дидух Я. П. Растительный покров горного Крыма. Киев, 1992. 254 с.
- Камелин Р. В. Флора Сырдарьинского Каратау. Л., 1990. 145 с.
- Колжа А. Л. Биолого-морфологический и экологоценотический анализ флоры Северо-Осетинского государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 20 с.
- Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17—40.
- Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири. Новосибирск, 1984. 264 с.
- Павлов В. Н. Растительный покров Западного Тянь-Шаня. М., 1980. 245 с.
- Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 266 с.
- Реушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.
- Тухтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 440 с.
- Тихомиров В. Н., Григорьевская А. Н., Казакова М. В. Сосудистые растения заповедника «Галичья Гора». М., 1988. 81 с.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 344 с.
- Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.
- Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.
- Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.
- Цвелев Н. Н. Флора Хоперского государственного заповедника. Л., 1988. 190 с.
- Чопик В. I. Високогірна флора Українських Карпат. Київ, 1976. 269 с.
- Davis P. H. Flora of Turkey and the east Aegean islands. Edinburgh, 1965—1990. Vol. 1—10.
- Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1008 p.
- Kitagawa M. Neo-Lineamenta florum Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.
- Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1984. 1066 p.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Получено 21 V 1999

SUMMARY

Potential possibilities and perspectives of application of the method of analysis of taxonomical (in the first place, families and species) spectra for purposes of analysis of floras of different ranks are considered. System of typization of Palaearctic floras according to the composition and structure of the first two triads of the spectrum is offered. Potentials of the method suggested are demonstrated by the analysis of materials of the floras of Adjara, Kolyma Upland, Mountain Crimea and Altai.