

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.491/575.86

Г.А. Пешкова

G. Peshkova

К ПРОИСХОЖДЕНИЮ РОДА *EPHEDRA* L. (EPHEDRACEAE)

ON THE ORIGIN OF THE GENUS *EPHEDRA* L. (EPHEDRACEAE)

На основе анализа литературных данных и собственных исследований автор предлагает свою гипотезу происхождения рода *Ephedra*. Предполагается, что род возник на грани палеозоя и мезозоя, когда оледенение в южном полушарии привело к повсеместной аридности суперконтинента Пангеи и резкой смене влаголюбивой растительности на ксерофитную. Её формировали представители хвойных, саговниковых, гнетовых (в том числе и виды эфедры). Первые примитивные виды эфедры обитали в высокогорьях субтропической и тропической зон по всей территории Пангеи. Горообразовательные процессы и изменение экологических условий способствовали появлению новых видов и расширению их ареалов. По мере раскола Пангеи на несколько континентов, каждый из них получил свой набор видов эфедры. Дальнейшая их эволюция шла под влиянием изменившихся климатических факторов на разных континентах, что привело к образованию как новых видов, так и самостоятельных секций и подсекций рода *Ephedra*.

Ephedra L. – единственный род семейства Ephedraceae Dumort., представитель порядка Ephedrales, относящегося к классу Gnetopsida (Тарбаева, 1995) из отдела Pinophyta. Высокий таксономический ранг, присвоенный монотипному семейству Ephedraceae, свидетельствует о весьма древнем возрасте рода *Ephedra*.

До недавнего времени для Сибири приводилось всего 3 вида эфедры (Ханминчун, 1988). Однако для пограничных с Сибирью территорий указывалось по крайней мере в 3 раза больше видов: для Казахстана – 9 видов (Ролдугин, 1969), Монголии – 9 (Губанов, 1996), Китая – 14 (Liguó et al., 1999), Средней Азии – 15 (Пахомова, 1968), Центральной Азии – 11 (Пахомова, 1971).

Предпринятое нами изучение гербарных материалов, хранящихся в лабораториях Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН и в Гербарии им. П.Н. Крылова при Томском университете, показало, что на территории Сибири встречаются 12 видов эфедры (Пешкова, 2004, 2005).

При этом особое внимание привлекал вопрос происхождения рода *Ephedra*, в той или иной степени обсуждавшийся в работах, касающихся эфедры. Ответы

на этот вопрос были разными и противоречивыми, что послужило основной причиной для более глубокого изучения литературных данных по видовому составу рода, его распространению и генезису. Наиболее обстоятельной работой, в которой приведена усовершенствованная система рода в полном объеме, по сравнению с в значительной степени устаревшими сводками С.А. Meyer (1846), О. Stapf (1889), R. Florin (1934), была статья И.Ф. Мусаева (1978). В ней подробно рассматриваются особенности морфологии различных таксонов рода, представлены карты их ареалов, обсуждаются вопросы генезиса рода *Ephedra*. Анализ этой работы, сопоставление с собственными материалами и изучение всей доступной литературы позволил предложить свою гипотезу происхождения рода.

Виды рода *Ephedra* по внешнему облику несколько напоминают хвощи, так как имеют членистые продолговато-бороздчатые стебли, сросшиеся в нижней части чешуевидные супротивные или мутовчатые (по 3) листья; лишь у немногих видов листья не срстаются, достигают 20–30 мм дл., но всегда они очень узкие, нитевидные или узколинейные. В отличие от хвощей – мезофильных растений, виды эфедры – ксерофиты или криоксерофиты, чаще всего кустарнички или полукустарнички от 5–15 до 60–80 см выс., но иногда они достигают 1.5–2 (крайне редко до 5–8) м высоты и относятся к кустарникам или низким деревьям. Стробили их однополые. Растения всегда двудомные, но как исключение встречаются и однодомные экземпляры. По мере созревания семян верхние несколько пар (2–6) чешуевидных кроющих листьев в мегастробилах становятся сочными, мясистыми и образуют “ложную ягоду”. У видов секций *Asarca* Stapf и *Alatae* Stapf кроющие листья мегастробилов остаются сухими, твердеют, иногда деревенеют, по краю утончаются и становятся крылатыми, как правило, при основании не срстаются или едва срстаются.

Эфедры обитают в крайне неблагоприятных климатических условиях: в жарких сухих пустынях, полупустынях и высокогорьях тропической и субтропической зон, а также в пустынях и степях бореальной зоны. Все они адаптированы к жесточайшей экономии воды. При этом наблюдается тенденция по мере движения с юга, из тропической зоны, на север, в бореальную зону, к понижению высотного уровня, которого достигают виды эфедры. Так, в тропических и субтропических регионах земного шара – в Андах Южной Америки (Braco Laguechi, 1993), Тибете (Liguó et al., 1999) – они произрастают на высоте 4500–5300 м над ур. м. Севернее, в горах Памиро-Алая, их верхний предел находится на высоте около 4400 м (Пахомова, 1971). В бореальной зоне высотный предел их распространения понижается еще значительней: в горах Алтая они выше 2500 м не отмечены (Пешкова, 2004); в высокогорьях Восточного Саяна эфедры не встречаются выше 2000 м (Малышев, 1965); еще севернее, в гольцах Станового нагорья, верхний предел их распространения ниже 1700 м (Водопьянова и др., 1972); в Якутии растет только один вид эфедры, который встречается на прибрежных галечниках, карбонатных степных склонах на высоте не выше 400 м над ур. м. (Юрцев, 1981). Наряду с этим, в тропиках и субтропиках эфедра встречается и на более низких высотных отметках, но тогда она, как правило, приурочена к безводным

пустыням или полупустыням, нуждается не столько в большем количестве тепла (поэтому не избегает относительно холодных и чрезвычайно сухих участков), сколько в интенсивной инсоляции и открытости местообитаний.

В роде эфедра насчитывается около 70 видов (73 – по данным Ю.С. Соскова, 1968; 67 – в соответствии с И.Ф. Мусаевым, 1978), относящихся к 5 секциям.

1) Секция *Asarca* Stapf состоит из трех видов. Мегастробилы их с одним семенем; чешуевидные кроющие листья сухие, твердоватые, плотные, по краям слабо перепончато-крылатые; семена выступают из чешуй; микропилярная трубка прямая. Все три вида встречаются исключительно на юго-западе Северной Америки; в низовьях реки Колорадо их ареалы перекрываются или соприкасаются.

2) Секция *Alatae* Stapf содержит 8 видов, мегастробилы их с 2–3 семенами; чешуевидные кроющие листья зрелых мегастробиллов сухие, со спинки твердые, перепончатые, по краям ширококрылатые, свободные или при основании слегка срастающиеся. Секция делится на 2 подсекции. Подсекция *Alatae* включает 5 видов, у которых чешуевидные листья зрелых мегастробиллов снаружи утолщенные и твердые. Основной ареал подсекции лежит в пределах Юго-Западной и Центральной Азии, кроме того, один вид с двумя подвидами встречается на севере Африки. Подсекция *Trifurcae* Muss. состоит из 3 видов, у них чешуевидные листья зрелых мегастробиллов почти целиком пленчатые, едва затвердевающие. Основной ареал подсекции находится в Северной Америке в районе Южных Кордильер.

3) Секция *Scandentes* (Stapf) Pachom. насчитывает 11 видов. Это крупные кустарники с лазающими или стелющимися стеблями до 5 м дл., с узкими нитевидными или узколинейными листьями до 20–30 мм дл.; мегастробилы с 1–2(3) семенами; чешуевидные кроющие листья их при созревании становятся мясистыми, сочными, образуя «ложную ягоду»; микропилярная трубка прямая. Ареалы видов располагаются на территории Древнего Средиземноморья от юга Испании и Северной Африки до Копетдага и западной части Памиро-Алая, они обычно обособлены, викарные, иногда налегающие.

4) Секция *Ephedra* наиболее многочисленна, к ней принадлежат 30 видов. Это кустарники или кустарнички 25–125 см выс., с редуцированными, очень мелкими листьями 2–4 (редко 6–8) мм дл. Мегастробилы с 2 (редко с 1 или 3) семенами на одном и том же растении; чешуевидные кроющие листья их при созревании становятся мясистыми, сочными. Секция разделена на 2 подсекции. Подсекция *Ephedra* включает 11 видов; края чешуевидных кроющих листьев мегастробиллов слабо выражены, но заметные; листья 2–4(6) мм дл. Ареал видов охватывает полосу между 30° и 55° с. ш. Евразийского континента и западной Африки. Подсекция *Americanae* Muss. объединяет 19 видов; края чешуевидных кроющих листьев мегастробиллов очень узкие, перепончатые, неравномерно развитые, сами стробилы на ножках; листья 3–6(8) мм дл. Ареалы видов этой секции разобщены: 6 видов обитают в Северной Америке, 13 видов встречаются в Южной Америке (в Андах от Эквадора до Патагонии). Южноамериканские виды очень неоднородны между собой и, как указывает Мусаев (1978), могут

быть разделены на 2 ряда: 3 вида, приуроченных к высоким Андам по тихоокеанскому побережью, существенно отличаются от обитающих севернее видов подсекции. Мусаев обращает внимание на отличия видов подсекции *Americanae*: они более рослые, ветви и листья растений более длинные по сравнению с видами типовой подсекции. Кроме того, большинство американских видов имеют диплоидный набор хромосом $2n=14$, тогда как в типовой секции большая часть видов – тетраплоиды с $2n=28$.

5) Секция *Monospermae* Pachom. включает 15 видов; мегастробилы их преимущественно с 1 (реже с 2) семенами, чешуевидные кроющие листья при созревании становятся сочными, мясистыми. Секция делится на 2 подсекции. Подсекция *Glabrae* Sosk. состоит из 13 видов. Это низкие или среднего роста кустарники, распространенные на территории Евразии и северо-западной Африки. Большая часть видов сосредоточена в южных районах Центральной и Средней Азии, севернее число видов сокращается, но один вид проникает на северо-восток до 63° с. ш. Подсекция *Antisyphiliticae* Berland. ex C.A. Mey. представлена 2 видами, обитающими на юге Северной Америки; они имеют обособленные ареалы. Чешуевидные кроющие листья мегастробилов мясистые, по краю едва заметно узкоперепончатые; мегастробилы с одним семенем.

Итак, относительно небольшой род эфедра включает 2 эндемичные секции: древнесредиземноморскую *Scandentes* и североамериканскую *Asarca*, каждая из них должна была пройти длительный путь самостоятельного обособленного развития. Близкая к *Asarca* (по сухим крылатым мегастробилам) секция *Alatae* распространена на изолированных в настоящее время континентах: с одной стороны, в Евразии и Северной Африке, с другой – в Северной Америке. Без допущения их обитания в прошлом в близком контакте объяснить такое явление довольно трудно. Почти такое же положение наблюдается и в секции *Ephedra*, виды которой делятся на 2 подсекции, при этом типовая секция включает почти в 2 раза меньше представителей, чем американская (11 и 19 соответственно), и она более однородна по составу, тогда как в американской подсекции, по свидетельству Мусаева (1978), 6 североамериканских видов морфологически отличаются от южноамериканских. Последние, в свою очередь, разделяются на две группы по особенностям распространения и родственным связям: 3 вида распространены в высоких Андах тихоокеанского побережья и 10 видов встречаются севернее – в чилийских и аргентинских Андах.

Подобная картина наблюдается и в секции *Monospermae*, в составе которой присутствуют евразийские и североамериканские виды, однако ареалы видов этой секции менее компактные и имеют сложные очертания. Мусаев обращает внимание, что 2 американских вида подсекции *Antisyphiliticae* настолько отличаются от видов подсекции *Glabrae*, что “трудно предположить, что предки подсекции проникли в Америку через Берингийскую сушу, ибо таким путем в Северную Америку могли попасть лишь растения типа *E. monosperma*. Филогенетически данный вид не мог быть исходным для подсекции *Antisyphiliticae*, виды которой обладают более примитивными морфологическими признаками, чем

E. monosperma (например, относительно более высокий рост кустов, большее число кругов чешуй на стробилах и прямая микропилярная трубочка)” (Мусаев, 1978 : 532–534).

Вопрос о генезисе рода *Ephedra* активно обсуждался в ботанической литературе на протяжении 20 века. М.Г. Попов (1927) обосновал гипотезу южноафриканского происхождения древней ксерофитной “флоры Вельвичии”, одно-возрастной с мезофитной арктотретичной флорой Северного полушария (он обозначил ее как “флора Гинкго”). К флоре Вельвичии был отнесен и род *Ephedra*, несмотря на то, что виды рода полностью отсутствуют на юге Африки и встречаются лишь в северной ее части в районе Древнего Средиземноморья.

С.А. Невский (1937), поддерживая идею о самобытности южноафриканской флоры, считал, что пустыни и полупустыни Древнего Средиземноморья, в том числе и Средней Азии, также отличаются своей оригинальностью и не могут быть объединены с флорой Вельвичии. По его мнению, средиземноморскую ксерофитную флору необходимо выделить особо, и предложил считать ее эмблемой эфедры. Эта идея нашла отклик в рядах ботаников, изучавших ксерофильную флору. К их числу принадлежит М.М. Ильин (1937). Он поддержал гипотезу Невского о самобытности древнесредиземноморской флоры. Однако позднее Ильин (1946) высказал оригинальную идею, что род *Ephedra* возник в верхнемеловое время (еще до расхождения южноамериканского и африканского континентов), когда была развита своеобразная флористическая область с большой ролью пустынно-ксерофитных элементов, формирование которых шло в условиях полного контакта и возможностей широких миграций.

Наиболее активно дискуссия о генезисе рода *Ephedra* развернулась после публикации работ И.Т. Васильченко (1950, 1965). По его мнению, род *Ephedra* возник в палеогене на берегах Средиземного моря и имел мезофильную природу на том основании, что виды рода приурочены к районам с близким залеганием грунтовых вод и обычно имеют лазающие стебли и более длинные (до 3 см) листья. Секцию *Scandentes* он принимал за наиболее древнюю, от которой произошли все остальные секции, при этом в Америку, по его мнению, эфедра проникла через острова Атлантического океана.

Э. Гадач (1964), оспаривая выводы Васильченко (1950), признавал, что образование рода *Ephedra* произошло значительно раньше – в меловом периоде в условиях не мезофильного, как считал Васильченко, а сухого континентального климата Средней Азии, так как Древнее Средиземноморье в то далекое время находилось под водами Тетиса. К числу наиболее древних и примитивных Гадач отнес секции *Alatae* и *Asarca*, у которых чешуевидные листья мегастробиллов не срастаются, так как “в эволюционной морфологии принято считать, что сращения органов или их частей являются вторичными, а несросшиеся части считаются первичными” (Гадач, 1964 : 243). Он признавал относительную молодость секции *Scandentes* и отрицал возможность видов эфедры попасть в Америку через Атлантику; по его мнению, гораздо более вероятным была их миграция через Берингию.

Е.П. Коровин (1961), следуя идее, ранее высказанной А.Н. Красновым (1888) по поводу происхождения ксерофитной флоры восточного Тянь-Шаня, считал, что род *Ephedra* является дериватом лесной тургайской флоры, первоначальная его родина – Юго-Восточная Азия; в Средней Азии виды эфедры появились в первой половине третичного периода, и они не были ксерофитами.

В последнее время большая часть работ, касающихся евразийских видов эфедры, посвящена выявлению видового состава отдельных территорий (Никитин, 1957, Сосков, 1968; Пахомова, 1969, 1971; Freitag a. Maier-Stolte, 1994; Ligu et al., 1999, 2001; Имханицкая, 2003а, б, в; и др.), в которых вопрос генезиса рода не затрагивался. Лишь в работе Пахомовой (1969) имеются строчки: “Древнейшие группы рода *Ephedra* в своем генезисе, по-видимому, связаны с различными территориями земного шара, в частности с Южной Америкой и Центральной Азией” (Пахомова, 1969, с. 705).

Больше внимания генезису эфедры уделено Мусаевым (1978). Приведем полностью его выводы: “Сформировавшись на предгорных и низкогорных литоральных окрестностей и островов Восточного Средиземноморья, представители рода в дальнейшем расселились в Западном Средиземноморье и затем из Европы проникли в Северную Америку, обосновавшись в предгорьях и на горных склонах юго-западной части Кордильер. Отсюда лишь одна подсекция (*Americanae*) продвинулась по притихоокеанским горным цепям в Южную Америку, где сформировалась относительно молодая группа видов, преимущественно приуроченная к горным склонам Анд. Другая группа эфедры из Восточного Средиземноморья расселилась на восток – в Центральноазиатскую флористическую область; здесь образовались молодые группы видов, приспособленные к суровым местобитаниям горных склонов и плато. Лишь некоторые виды (*E. distachya*, *E. strobilacea*) в ходе передвижения на север и восток расширяли свой ареал за счет равнинных территорий Турана” (Мусаев, 1978 : 541).

На основании всех литературных данных по роду *Ephedra* с учетом гипотезы А. Вегенера (1925) о дрейфе континентов, нами предлагается иная версия генезиса и эволюции рода. Прежде всего, необходимо признать, что род *Ephedra*, несомненно, – очень древний, возникший до мелового периода. В связи с этим встает вопрос: как долго может существовать какой-либо таксон растений? Ответ на него можно найти у А.Н. Криштофовича: “Вид, род, класс растений, конечно, не вечен, но возможная длительность их существования почти не ограничена в пределах истории земли, так как даже видовой тип иногда сохраняется на протяжении до 100 млн. лет” (Криштофович, 1946 : 72). Он приводит пример: “Одним из наиболее архаичных растений наземной флоры является *Ginkgo biloba*, почти вполне тождественная с *G. adianthoides* позднего мела и очень мало отличающаяся от юрской *G. digitata* и поэтому в данном типе существующая около 100 млн. лет” (Криштофович, 1946 : 72).

Почти тот же древний возраст имеют и некоторые виды рода *Ephedra*. Об этом можно судить, например, по работе А.Ф. Хлоновой (1961), в которой она описывает новый вид *Ephedra multipartita* Chlonova из верхнемеловых

отложений восточной части Западно-Сибирской низменности (возраст их около 100 млн. лет). Она пишет: "... строением перистых долек наши пыльцевые зерна очень похожи на современные зерна *Ephedra distachya* L., поэтому для нашей пыльцы берется род *Ephedra*. F. Kirchheimer (1950) описывает такую же пыльцу как *Ephedra* sp. (стр. 140, табл. 20, фиг. 4а–д). От современного вида *E. distachya* и от ископаемых видов, описанных Е.Д. Заклинской (1957) как *Ephedra* cf. *distachya* L. и *Ephedra* aff. *intermedia* Schr., отличается более мелкими размерами" (Хлонова, 1961 : 64). Как видим, род *Ephedra* и его относительно молодой вид *E. distachya* имеет почти такой же древний возраст, как и гинкго.

О древности рода эфедра свидетельствуют также находки пыльцы видов эфедры в различных частях земного шара в меловых отложениях (Хлонова, 1961; Гладкова, Зауэр, Мчедишвили, 1964; Шахмундес, 1964) и даже в более ранних слоях верхнего триаса, в пластах верхней перми (Scott, 1960, Wilson, 1959 – цитируется по Мусаеву, 1978). В третичных и четвертичных отложениях пыльца эфедры отмечается еще чаще (Васильченко, 1950; Гричук, 1954), в том числе и в районах, расположенных гораздо севернее по сравнению с современными границами ареала рода: на юге Финляндии (61° с. ш.), у Ладоги (60° с. ш.), Белого моря (64° с. ш.) (Мусаев, 1978).

В связи с большой древностью наиболее показательного рода ксерофильной флоры – *Ephedra*, возникает еще одна проблема: время возникновения ксерофильной флоры. Первые гипотезы о времени ее появления имеются в трудах А.Н. Криштофовича (1946, 1957). Это касается "переходных флор", которым часто соответствует так называемый "пробел геологической летописи". Переходные флоры, по мнению Криштофовича, "скорее говорят о развитии растительных формаций, сохранение растений которых в ископаемом состоянии было трудно осуществимо (травяные, пустынные, степные и сухолюбивые древесные и кустарниковые сообщества), вынос частей растений которых в водоемы для отложения их там с осадками был невозможен или исключительно редок" (Криштофович, 1946 : 36). Наиболее важным событием, являвшимся первопричиной изменения эволюции растительного покрова земного шара в верхней перми (красный лежень), "было распространение засушливой области северного полушария. Вплоть до начала эпохи красного лежня в Европе не наблюдалось каких бы то ни было признаков засушливости (в Азии внутри материка, например в Казахстане, эти проявления наблюдались уже в эпоху раннего карбона" (Криштофович, 1957 : 495). Приведем еще несколько цитат из работы Криштофовича (1946) по эволюции растительного мира: "По-видимому, одна и та же флора Ангариды, тунгусская флора, была родоначальницей как пермской ксерофитной флоры Европы, так и мезозойской (юрской) полихронной флоры с ее мезофитными свойствами" (там же, с. 46). В верхней перми и нижнем триасе "в Азии произошли обширные орогенетические процессы и мощное излияние лав (траппы Сибири, лавы Кореи), в результате чего область засушливых территорий вокруг "сухого ядра" Азии еще увеличилась" (там же, с. 47).

Как видно из приведенных цитат, ксерофильные и мезофильные флоры

существовали на земном шаре издавна, даже тогда, когда в ландшафтах преобладали мезофитные сообщества. В пределах развития их “постепенно развились и стали устойчивыми небольшие группы растений, более приспособленных к интразональным или аazonальным условиям существования – одни в условиях повышенной сухости или влажности, другие – выносящие сильное освещение или, наоборот, затенение. Такие группы, несомненно, всегда существовали внутри основных ареалов и зон полихронной флоры, в форме более или менее ограниченных участков” (Криштофович, 1946 : 41).

По нашему мнению, большое значение в ксерофитизации климата в конце палеозоя – начале мезозоя имело существование суперконтинента Пангеи, который, по теории А. Вегенера (1925), в разные отрезки времени (начиная с конца триаса – начала юры) раскалывался на крупные блоки, и они постепенно расходились. Именно для периодов конца перми и триаса П. Рейвн, Р. Эверт и С. Айкхорн (1990, приложение Б на с. 301) указывают на обширные аридные пространства, возникшие вследствие оледенения в южном полушарии, а также на гористость континентов, объединенных в суперконтинент. Они же отмечают появление в перми хвойных, саговниковых и гинкговых. Еще раньше Л.Г. Маркова (1973) отмечала, что “в мезозое существовала большая группа растений, относящихся именно к Chlamidospermidae, а из нее сохранились только три рода – *Gnetum*, *Ephedra*, *Welwitschia* (Scott, 1960, Росоок, 1962)” (Маркова, 1973 : 39). Вполне возможно, что в это время на суперконтиненте Пангеи в высокогорьях тропического и субтропического поясов (где формировалась нагорно-ксерофитная и криофитная флора) появились первые древние виды эфедры, прародители наиболее примитивных видов секций *Alatae* и *Asarca*, приуроченные к наиболее открытым местообитаниям с их высокой инсоляцией.

На протяжении мезозоя горообразовательные процессы и изменения климатических условий способствовали появлению новых видов на основе предковых групп путем естественного отбора, а также расширению их ареалов по всей территории суперконтинента Пангеи. Постепенно, по мере раскола Пангеи на отдельные самостоятельные участки (континенты), каждый из них получил свой набор видов эфедры. Несомненно, что климатические условия отделившихся континентов не были тождественны между собой, и под влиянием изменившегося климата естественный отбор сохранил в составе растительного покрова виды эфедры, наиболее соответствующие экологическим условиям отделившихся континентов. Так, в конце триаса – начале юрского периода откололся южный суперконтинент Пангеи – Гондвана; северный участок Пангеи – Лавразия – начал двигаться на север, а Гондвана – на юг. В раннем мелу произошел раскол Гондваны: Южная Америка отделилась от Африки (Фукарек и др., 1982; Рейвн и др., 1990). В результате эволюции существовавших на континентах предковых видов эфедры под влиянием естественного отбора в новых условиях сформировалась секция *Scandentes* рода *Ephedra*, виды которой обитают в северной части Африки, главным образом, на побережьях Древнего Средиземноморья. В Южной Америке, особенно в горах ее тихоокеанского побережья, отличающихся боль-

шим разнообразием экологических условий, вычленилась группа видов, образовав особую эндемичную подсекцию *Americanae* секции *Ephedra*. Ее в настоящее время составляет более представительный и малооднородный набор эфедр из 13 видов. Все они произрастают в горах Анд на высоте от 500 до 4500 м над ур. моря, от Эквадора до Патагонии. Южноамериканские виды, как отмечалось выше, существенно отличаются от североамериканских представителей этой же секции (подсекция *Americanae*): имеют более крупные размеры растений, листья их более длинные и несколько напоминают виды секции *Scandentes*. Они прошли более длительный путь эволюции, при этом сохранению примитивных признаков южноамериканских видов, несомненно, способствовала менее выраженная суровость высокогорного климата тропической зоны Южной Америки, а также более раннее ее отделение от суперконтинента Лавразии.

В кайнозое в северном полушарии стали подниматься Альпы и Гималаи, началось расхождение континентов Евразии и Северной Америки, одновременно поднялся панамский перешеек (Рейвн и др., 1990), он соединил Северную и Южную Америку. Существовавшие на суперконтиненте Лавразии виды рода *Ephedra* также были разъединены и стали изменяться под влиянием новых экологических факторов. Постепенно это привело к формированию новых таксонов на базе уже существовавших представителей на территории Лавразии 4-х секций: *Asarca*, *Alatae* (наиболее примитивные), *Ephedra* и *Monospermae* (более молодые). Секция *Asarca* оказалась эндемичной для Северной Америки, не сохранив своих видов в Евразии. Она представлена всего 3 видами, которые встречаются на юго-западе Северной Америки и эндемичны для нее.

В трех остальных секциях, вследствие изоляции разошедшихся континентов, обособились параллельные подсекции: в секции *Alatae* – северо-африканско-евразийская подсекция *Alatae* из 5 видов и североамериканская подсекция *Trifurcae*, представленная 3 видами. О древнем возрасте и примитивности секции и входящих в нее подсекций свидетельствуют сухие мегастробилы с твердыми и крылатыми чешуевидными листьями (приспособленными к распространению ветрами), очень небольшое число видов, произрастающих на континентах, а также приуроченность их преимущественно к горным и высокогорным районам: в восточном полушарии от северной Африки до Центральной Азии между 25° и 50° с. ш.; в западном – на юге Кордильер, между 2° и 46° с. ш.

Секция *Ephedra*, как уже отмечалось, включает около 30 видов, распространенных на территории евразийского (подсекция *Ephedra* – 11 видов) и американского (подсекция *Americanae* – 19 видов) континентов. Необходимо отметить, что, хотя все американские виды (как южноамериканские – 13 видов, так и североамериканские – 6 видов) объединены в одну подсекцию *Americanae* секции *Ephedra*, различия между ними весьма заметны и, по свидетельству Мусаева (1978), южноамериканские виды более примитивны. Это легко объяснимо более ранним их отделением от суперконтинента Лавразии. Кроме того, сохранению примитивных признаков благоприятствовали мало изменившиеся тропические условия климата, в которых южноамериканские виды подсекции

существуют до настоящего времени.

Подсекция *Ephedra* обитает в Евразии на местообитаниях различного высотного уровня от восточной Испании до Забайкалья и северо-восточных границ Китая. При этом на равнинных пространствах Европы и западной части Азии встречается только один вид – *Ephedra distachya* L. Остальные виды произрастают в предгорьях и горах Альп, Кавказа, Средней и Центральной Азии и в южных районах Сибири. Это наиболее продвинутая подсекция; к признакам более молодого возраста подсекции можно отнести: зрелые мегастробилы сочные и мясистые, образуют так называемую “ложную ягоду” (распространяются мелкими животными, в том числе птицами), очень мелкие размеры листьев, 2–4(6) мм дл. и более низкий рост кустарников и кустарничков, 10–60(100) см выс. Шесть североамериканских видов включают в подсекцию *Americanae*, однако они отличаются и от видов подсекции *Ephedra*, и от южноамериканских видов подсекции *Americanae*. Вполне возможно, что со временем они будут выделены в самостоятельную подсекцию, но для этого необходимо детальное исследование всех американских видов секции *Ephedra*. Все североамериканские представители подсекции *Americanae* обитают на юго-западе Северной Америки от штата Невада до Мексики и приурочены к юго-западным Кордильерам, образуя слегка налегающие викарные ареалы.

Секция *Monospermae* состоит из 15 видов, ее образуют 13 видов подсекции *Glabrae*, обитающих на евразийском континенте и северо-западе Африки и 2 вида подсекции *Antisyphiliticae*, свойственные Северной Америке. Виды подсекции *Glabrae* широко распространены на территории Евразии от западных побережий Средиземного моря до северных берегов Желтого моря, а также в северо-западной части Африки. Один из видов этой подсекции, *E. monosperma*, достигает 65° с. ш. – на северо-востоке Якутии. Это северный предел современного ареала подсекции *Glabrae*, а также и рода *Ephedra*. Подсекция принадлежит к наиболее молодым по возрасту; она объединяет группу очень близко родственных видов, большую часть которых иногда относят к числу синонимов западного, преимущественно средиземноморского, вида *E. major* Host (Freitag, Maier-Stolte, 1994).

Подсекция *Antisyphiliticae* включает только 2 вида, встречающихся на юге Северной Америки между 20° и 45° с. ш., где они имеют обособленные и явно реликтовые ареалы. Вероятно, в прошлом видов этой подсекции было больше и они встречались и в более северных районах, но экологические условия, возникшие после разделения континентов, не соответствовали требованиям обитавших на них видов, что вело к сокращению ареалов видов или их вымиранию.

В этой связи необходимо выяснить причины, почему *E. monosperma* из подсекции *Glabrae* обитает значительно севернее и в более суровых условиях, чем виды подсекции *Antisyphiliticae* в более благоприятных (более теплых и влажных условиях Кордильер). По нашему мнению, этому способствовало то обстоятельство, что *E. monosperma*, видимо, представляет продукт гибридизации *E. equisetina* Bunge ex Lehm. (секция *Monospermae*) и вида из секции *Ephedra*, близкого к *E. dahurica* Turcz. или *E. intermedia* Schrenk ex C.A. Mey. Об этом

говорят характерные морфологические признаки: гладкие, с едва выраженной шероховатостью веточки растений (влияние *E. equisetina*); преимущественно односемянные мегастробилы (признак секции *Monospermae*), но нередко со значительной примесью двусемянных мегастробилов (признак секции *Ephedra*); микропилярная трубка извитая (признак *E. intermedia*), согнутая или прямая (признак *E. dahurica*), нередко на одном и том же растении. Появление гибридогенного вида с новыми признаками, по-видимому, способствовало его выживанию в более суровых, крайне холодных условиях: он может переносить январские морозы до -40°C и июльскую жару до $+32^{\circ}\text{C}$ (Географический атлас, 1982). В целом на территории южных районов Евразии гибриды в роде *Ephedra* не являются редкостью. Много их выявлено М.Г. Пахомовой (1969, 1971). Наблюдались они и нами во флоре Сибири.

На территории Америки, где даже в северной ее части показатели средних зимних и летних температур менее контрастны (не ниже -14°C в январе и не выше $+48^{\circ}\text{C}$ в июле) (Географический атлас, 1982) и мало изменились в последнее геологическое время, следовательно виды сохранили больше примитивных признаков, что и наблюдается, особенно в Южной Америке с тропическим климатом.

Итак, предлагаемая нами гипотеза генезиса рода *Ephedra* исключает трудно осуществимые для древних родов и видов, возникших ещё до появления покрытосеменных растений, гипотетические миграции из Древнего Средиземноморья в Америку через Атлантику (Невский, 1937, Васильченко, 1950, 1965) или через Берингию (Гадач, 1965, Сосков, 1968; Мусаев, 1978), что противостоит естественно – с юга на север (Пешкова, 2001). Не вызывают поддержки идеи как древне-средиземноморского, так и восточноазиатского происхождения рода, тем более его мезофильной природы (Коровин, 1960, Краснов, 1888). Более всего нам импонирует идея Ильина (1946), в которой он отстаивает очень древний возраст ксерофильной флоры, основываясь на работах А. Engler (1905). Последний на основе общности тропическо-лесной флоры Америки и Африки сделал вывод, что развитие их шло от общих предков и оба континента в прошлые геологические времена были связаны сухопутным мостом. Открытие А. Вегенера (1925) подтвердило идею о связи Африки и Америки и общности всех материков. Согласно Вегенеру, все ныне существующие континенты до конца каменноугольного периода были частью одного огромного суперконтинента, который он обозначил как Пангея. Позднее Пангея стала постепенно раскалываться, отделяя от себя дочерние материки. Ильин, соглашаясь с гипотезой А. Энглера и знакомый с теорией Вегенера, считал, что в том и другом случае наиболее важен “самый факт общности развития флор на некогда общем материке и самостоятельность путей эволюции флор указанных материков при расхождении последних” (Ильин, 1946 : 247). Та и другая гипотезы, по мнению Ильина, легко объясняют генезис и эволюцию не только мезофильных флор, анализ которых проводил Энглер, но и ксерофильных, типичным представителем которых Ильин считал род *Ephedra*. Если признать, как предлагают Криштофович (1946) и другие авторы (Фукарек, 1982; Рейвн и др., 1990), что в верхней перми повсеместно развивались обширные аридные

территории, в растительном покрове земного шара появились хвойные, саговниковые, гинкговые и гнетовые (Маркова, 1973), к числу последних принадлежит эфедра. В высокогорьях тропической и субтропической зон в это время формировалась нагорно-ксерофитная и криофитная флора, которая по мере все большего ухудшения экологических условий постепенно смещалась в нижние горные пояса, в её составе присутствовали и древние виды эфедры. Ранее отмечалось, что виды рода *Ephedra* известны из различных частей земного шара, начиная с палеозоя (средняя пермь), триаса, мела. В третичных отложениях она отмечена на широтах 60–64° с.ш., от Финляндии на западе до современного произрастания на северо-востоке Якутии (63° с.ш.).

На северо-востоке Азии, как свидетельствует И.А. Кулькова (1973), в эоцене флора имела смешанный характер, совмещающий в себе представителей тропической, субтропической и умеренной зон, что свидетельствует о гористости территории, где вполне могли произрастать одновременно ксерофильные и мезофильные флоры, которые, в зависимости от высоты над уровнем моря и экспозиции склонов, могли преобладать или участвовать в составе различных горных поясов: тропического, субтропического и умеренного. Кулькова (1973) допускает, принимая во внимание наличие во флоре тастахской свиты разнообразных древесных растений, обилие в них форм, требующих высоких температур и безморозных зим (Palmae, Loganiaceae, Sapindaceae, Myrtaceae, Proteaceae), что климат того времени был близок к субтропическому. Л.Ю. Буданцев (1986) предполагает, что в лено-вилюйской позднемеловой флоре могли произрастать открытые ассоциации шиблякового типа. По нашему мнению, в составе таких сообществ присутствовали виды эфедры, встречающиеся в настоящее время в южных умеренных и субтропических регионах: *E. equisetina*, *E. intermedia*, *E. dahurica* и др. виды. Ухудшение климата привело к их вымиранию на северо-востоке Сибири.

Большую техническую помощь при подготовке статьи выполнила Л.З. Лукманова, за что автор выражает глубокую благодарность.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 01-04-48988, 04-0448493).

ЛИТЕРАТУРА

- Буданцев Л.Ю.** Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры бореальной области // Комаровские чтения, 36. – Л.: Наука, 1986. – 60 с.
- Васильченко И.Т.** Материалы по истории происхождения эфедры // Бот. журн., 1950. – Т. 35, № 3. – С. 263–273.
- Васильченко И.Т.** Продолжение дискуссии по эфедре *Ephedra* L. // Бот. журн., 1965. – Т. 50, № 6. – С. 867–870.
- Вегенер А.** Происхождение материков и океанов. – М.-Л.: ГИЗ, 1925. – 148 с.
- Водопьянова Н.С., Иванова М.М., Крогулевич Р.Е. и др.** Высокогорная флора Станового нагорья. – Новосибирск: Наука, 1972. – 271 с.
- Гадач Э.** Из истории рода *Ephedra* L. // Бот. журн., 1964. – Т. 49, № 2. – С. 243–244.
- Географический атлас для учителей средней школы. Четвертое издание. – М.: Главное упр. геодез. и картогр. при Совете мин. СССР, 1982. – С. 38.

- Гладкова А.Н., Зауер В.В. Мchedlishvili Н.Д.** К морфологии пыльцевых зерен *Ephedra* // Палеофитологический сборник. Тр. ВНИГРИ, 1964. – Вып. 239. – С. 38–46.
- Гричук М.П.** Распространение рода *Ephedra* в четвертичном периоде на территории СССР в связи с историей ландшафтов // Матер. по палеогеогр. – М.: Изд-во МГУ, 1954. – Вып. 1. – С. 45–68.
- Губанов И.А.** Конспект флоры Внешней Монголии (Сосудистые растения). – М.: Изд-во “Валанг”, 1996. – 136 с.
- Ильин М.М.** К происхождению флоры пустынь Средней Азии // Сов. ботаника, 1937. – № 6. – С. 95–109.
- Ильин М.М.** Некоторые итоги изучения пустынь Средней Азии // Матер. по истории флоры и раст. СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – Вып. 2. – С. 197–256.
- Имханицкая Н.Н.** Конспект кавказских видов рода *Ephedra* (Ephedraceae) I. Секция *Ephedra* // Бот. журн., 2003а. – Т. 88, № 5. – С. 139–148.
- Имханицкая Н.Н.** Конспект кавказских видов рода *Ephedra* (Ephedraceae) II. Секция *Monospermae* // Бот. журн., 2003б. – Т. 88, № 6. – С. 94–101.
- Имханицкая Н.Н.** Fam. Ephedraceae Dumort. // Конспект флоры Кавказа / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. СПб., 2003в. – Т. 1. – С. 185–190.
- Коровин Е.П.** Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. – Ташкент: Изд-во АН Уз ССР, 1961. – Кн. 1. – 452 с.
- Краснов А.Н.** Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня // Зап. Русск. геогр. об-ва, 1888. – Т. 19. – С. 1–413.
- Криштофович А.Н.** Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и её основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – Вып. 2. – С. 21–86.
- Криштофович А.Н.** Палеоботаника – Л.: Гос. научн. техн. изд-во нефт. и газотопл. литер., 1957. 4-е, испр. и дополн. изд. – 508 с.
- Кулькова И.А.** Палинологические исследования эоценовых отложений Яно-Индибирской низменности. – Новосибирск: Наука, 1973. – 116 с.
- Мальшиев Л.И.** Высокогорная флора Восточного Саяна. – М.-Л.: Наука, 1965. – 368 с.
- Маркова Л.Г.** К вопросу появления и распространения покрытосеменных растений // Изв. Томск. отд. Всесоюзн. бот. об-ва. – Томск, 1973. – Т. 6. – С. 35–44.
- Мусаев И.Ф.** О географии и филогении представителей рода эфедра // Бот. журн., 1978. – Т. 63, № 4. – С. 523–543.
- Невский С.А.** Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1. Флора и сист. высш. растений, 1937. – Вып. 4. – С. 199–346.
- Никитин В.А.** Род Хвойник, Эфедра – *Ephedra* L. // Флора Таджикской ССР. Папоротникообразные – Злаки. – М.-Л., 1957. – Т. 1. – С. 61–83.
- Пахомова М.Г.** Сем. Ephedraceae – Хвойниковые. Род *Ephedra* L. – Хвойник // Определитель растений Средней Азии. – Ташкент, 1968. – Т. 1. – С. 25–34.
- Пахомова М.Г.** К систематике рода *Ephedra* L. (по поводу работ Ю.Д. Соскова и В.А. Никитина) // Бот. журн., 1969. – Т. 54, № 5. – С. 697–705.
- Пахомова М.Г.** Сем. Ephedraceae Dum. Род *Ephedra* L. // Растения Центральной Азии. – Л.: Наука, 1971. – Вып. 6. Хвощевые – Сусаковые. – С. 25–33.
- Пешкова Г.А.** Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2001. – 192 с.
- Пешкова Г.А.** Семейство Хвойниковые, или Эфедровые – Ephedraceae во флоре Сибири // Turczaninowia, 2004. – Т. 7. Вып. 2. – С. 58–68

- Пешкова Г.А.** Конспект сибирских видов рода *Ephedra* (Ephedraceae) // Бот. журн., 2005. – Т. 90 (в печати).
- Попов М.Г.** Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюлл. САГУ. – Ташкент, 1927. – Вып. 15. – С. 239–292.
- Рейви П., Эверт Р., Айкхорн С.** Современная ботаника в 2-х томах. Перев. с англ. – М.: Мир, 1990. – Т. 2. – 344 с.
- Ролдугин И.И.** Сем. Эфедровые – Ephedraceae Wettst. Род Хвойник – *Ephedra* L. // Иллюстрированный определитель растений Казахстана. – Алма-Ата, 1969. – Т. 1. – С. 40–41.
- Сосков Ю.Д.** Три линии развития в секции *Ephedra* рода *Ephedra* L. во флоре СССР // Бот. журн., 1968. – Т. 53, № 1. – С. 85–91.
- Тарбаева В.М.** Сравнительная морфология, анатомия и ультраскульптура семян голосеменных в связи с их систематикой / Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Екатеринбург, 1995. – 54 с.
- Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р.** Растительный мир Земли. В 2-х томах. – М.: Мир, 1982. – Т. 1. – 136 с.
- Ханминчун В.М.** Сем. Ephedraceae – Эфедровые, Хвойниковые // Флора Сибири: Лусородиáceе – Hydrocharitaceae. – Новосибирск, 1988. – Т. 1. – С. 85–86.
- Хлонова А.Ф.** Споры и пыльца верхней половины верхнего мела в восточной части Западно-Сибирской низменности. – М.: АН СССР, 1961. – 139 с.
- Шахмундес В.А.** Новые виды *Ephedra* L. из осадков палеогена севера Западной Сибири // Тр. ВНИГРИ, 1964. – Вып. 239. – С. 214–228.
- Юрцев Б.А.** Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. – Новосибирск: Наука, 1981. – 168 с.
- Braco L., Zaruechi I.L.** Ephedraceae // Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. Monographia in systematic botany from the Missouri Botanical Garden. 1993. – Vol. 45. – P. 1.
- Engler A.** Über floristische Verwandtschaft zwischen dem tropischen Africa und Amerika, sowie über die Annahme eines versunkenen brasilianisch-äthiopischen Continents. – Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss., 1905. – Bd. VI.
- Florin R.** Über einige neue oder wenig bekannte asiatische *Ephedra* – Arten der sect. *Pseudobaccatae* Stapf. // Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., 1933. – Ser. 3. – Band. 12, N^o 1. – 52 S.
- Freitag H., Maier-Stolte M.** Ephedraceae // in K. Browicz: Chorology of Trees and Shrubs in South-West Asia and Adjacent Regions. – Poznan, 1994. – Vol. 10. – P. 5–16, 39–52.
- Liguo F., Yongfu Y., Riedl H.** Ephedraceae // Flora of China: Cycadaceae through Fagaceae. – St. Louis, 1999. – Vol. 4. – P. 97–101.
- Meyer C.A.** Versuch einer Monographie der Gattung *Ephedra* durch Abbildungen erläutert // Mém. Acad. Sci. Pétersb., 1846, 6, 2. – Т. 5(7), fasc. 3. – S. 225–298.
- Stapf O.** Die Arten der Gattung *Ephedra* // Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Natur., Wien), 1889. – Band 56, Abt. 2. – 112 S.

SUMMARY

On the basis of literature data and personal research, the author proposes a new hypothesis for the origin of the genus *Ephedra*. This genus is assumed to emerge on the verge of the Paleozoic and the Mesozoic when glaciation in the southern hemisphere brought about total aridity of Pangea and a sharp change of hydrophilous vegetation for xerophytic one. The latter was formed by the representatives of Pinopsida, Cycadopsida, Gnetopsida (including the

species of *Ephedra*). The first primitive *Ephedra* species occurred in the high mountains of the subtropical and tropical zones all over the territory of Pangea. Mountain-forming processes and changed ecological conditions promoted the emergence of new species and enlargement of their areas. As Pangea had split into several continents, each of them received a certain range of *Ephedra* species. Their further evolution was under the effect of changed climatic factors on the continents, which resulted in formation of both new species and independent sections and subsections of the genus *Ephedra*.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
г. Новосибирск

Получено 20.07.2005