

Эндемизм во флоре Северо-восточно-Забайкальского оробиома Endemism in flora of Northeastern-Transbaikalia orobiome

Бочарников М. В.

Bocharnikov M. V.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. В работе дана характеристика эндемизма во флористическом разнообразии сосудистых растений Северо-восточно-Забайкальского оробиома. Определен общий уровень видового богатства эндемиков, проведена сравнительная оценка эндемизма в разных высотно-поясных флористических комплексах и в связи с географией ботанического разнообразия, отраженной в трех вариантах оробиома. Выявлены эколого-географические закономерности развития эндемизма во флоре оробиома через структуру высотной поясности.

Ключевые слова. Ареал, ботаническое разнообразие, высотный пояс, Забайкалье, флористический комплекс, экосистема.

Summary. The characteristic of floristic diversity's endemism of vascular plants is given for Northeastern Transbaikalia orobiome. The summary level of species diversity's endemism is defined as well as comparative evaluation of endemism is given in different altitudinal floristic complexes and in connection with the geography of botanical diversity reflected in three variants of orobiome. The ecological and geographic patterns in endemism are identified through altitudinal-belt structure.

Key words. Altitudinal belt, botanical diversity, ecosystem, floristic complex, spatial distribution, Transbaikalia.

Введение. В соответствии с экосистемной концепцией организации биоразнообразия оценку ботанического разнообразия и выявление структурно-динамических связей в растительном покрове горных территорий на региональном уровне оптимально проводить на основе оробиомов (Огуреева, Бочарников, 2017). Они включают в себе комплекс экосистем, формирующих полный высотно-поясной спектр растительного покрова и животного населения, которые адаптированы в процессе исторического развития к сложившимся эколого-географическим условиям. Они развиваются под воздействием характерных высотных градиентов факторов, находящих свою специфику на региональном уровне.

В силу длительного исторического развития, в ходе которого происходит сопряженное формирование компонентов экосистем, складываются самобытные флороценотические комплексы, целостность которых обусловлена историко-генетическими причинами (Овчинников, 1947; Камелин, 1973). Они обладают определенным уровнем ботанического разнообразия и имеют региональные особенности, которые обусловлены их генезисом и поддерживаются современными эколого-географическими условиями. Такие комплексы находят отражение в составе и структуре растительного покрова через разнообразие флоры и растительности и в условиях гор могут быть выявлены на основе оробиомов через высотные пояса и подпояса растительности.

Флористический компонент ботанического разнообразия оробиомов выступает в качестве одного из ключевых показателей, характеризующих их региональную специфику. Структура флористического разнообразия отражает длительное историческое развитие экосистем, их вовлеченность в процессы флоро- и ценогенеза. Современное соотношение экологических, поясно-зональных, ареалогических групп видов растений характеризует как историю формирования флоры, так и современную дифференциацию эколого-географических условий, интегрально отраженную в высотно-поясной структуре растительного покрова. Проведенный анализ характеризует специфику флористического разнообразия

Северо-Восточного Забайкалья и важные черты его пространственной организации (Бочарников, 2018, 2019). Предметом данного исследования послужила структура эндемичного элемента флоры оробиома, которая выступает важной характеристикой самобытности флоры и экосистем в целом. В задачи работы вошла оценка разнообразия эндемичных видов и выявление высотно-поясных и региональных закономерностей в пространственной структуре эндемизма в растительном покрове оробиома.

Материал и методы. В качестве модельной единицы регионального анализа эндемизма флоры взят Северовосточно-Забайкальский оробиом, развитие которого связано с горными системами Северо-Байкальского, Станового и Патомского нагорий. Методологической основой проведения анализа флористического разнообразия оробиома послужили представления об ареалах видов и геоэлементах флоры (Толмачев, 1962; Юрцев, 1968). При выделении эндемичного элемента флоры за основу взяты представления об ограниченном современном распространении эндемичных видов во флоре исследуемой территории, определяющей ее специфичность и отличие от других флор. К эндемикам оробиома отнесены виды, произрастающие в пределах области распространения его растительного покрова. Их ареал может выходить за пределы этой области, однако большая его часть, как и ключевая фитоценотическая роль в растительном покрове, связана с рассматриваемым оробиомом. Отнесение видов к эндемикам и анализ эндемизма выполнены на основе нескольких критериев (при этом ограниченность географического распространения является главенствующим критерием при оценке эндемизма как географического явления). В качестве основы для классификации эндемичных видов использовано время их происхождения, в соответствии с чем их можно подразделить на палеоэндемики и неоэндемики (Толмачев, 1974). Первые связаны с происхождением в неогене, а вторые представляют собой результат видообразования в ходе активного орогенеза и перестройки структуры поясов растительности в плейстоцене и голоцене.

Основными материалами для оценки эндемизма во флористическом разнообразии Северовосточно-Забайкальского оробиома послужили литературные источники, посвященные флоре и растительности горной территории. Прежде всего, это обобщающие работы по ботаническому разнообразию Сибири (Малышев, Пешкова, 1984; Пешкова, 1985; Малышев, 2002), а также региональные исследования Забайкалья (Высокогорная..., 1972; Панарин, 1977; Иванова, Чепурнов, 1983; Осипов, 1985; Дулепова, Королюк, 2013). Использование гербарного материала в фондах коллекций (MWG, MW, LE, ТК) позволило уточнить географическое распространение, высотно-поясную приуроченность ряда эндемичных видов, распространенных, как правило, спорадически в небольшом спектре местообитаний.

Высотно-поясная приуроченность видов сосудистых растений определялась в пределах высотно-поясных комплексов, выделяемых в составе поясов и подпоясов растительности (Бочарников, 2019). Разнообразие высотно-поясных подразделений в растительном покрове оробиома определено спектром поясов гольцово-подгольцово-горнотаежного типа поясности, представленного горнотаежным поясом лиственничных (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) лесов и высокогорными (подгольцовый, горнотундровый и гольцовый) поясами. Они характерны для растительного покрова всей Байкало-Джугд-журской природной области (Сочава, 1980; Огуреева, 1999). Связь видов с комплексами определена на основе их высотного распространения в соответствии со всей занимаемой амплитудой по принципу «крайних пределов» (Юрцев, 1968).

Показатели абсолютного богатства эндемичных видов и процентного соотношения в пределах высотно-поясных флористических комплексов послужили основой их сравнительно-географического анализа. Также проведено сравнение доли эндемизма от общего флористического разнообразия для географических вариантов оробиома.

Результаты и обсуждение. Одним из важнейших показателей специфики ботанического разнообразия оробиомов является повышенный уровень эндемизма флоры, который определяется многообразием экотопических условий и характером исторического развития горных территорий. С растительным покровом Северовосточно-Забайкальского оробиома связан довольно высокий эндемизм на видовом уровне, но несколько уступающий оробиомам, развитым в Восточном Саяне и Прибайкалье. Он выражен, прежде всего, среди высокогорных альпийских и арктоальпийских элементов (Малышев,

2002). Всего во флоре сосудистых растений оробитома насчитывается 76 эндемичных видов, что составляет более 6 % от его общего флористического разнообразия. В число эндемиков не включены виды с распространением, охватывающим горы Южной Сибири, Прибайкалья, Забайкалья и Монголии, ареал которых, несмотря на определенную региональную приуроченность, достаточно обширный. Их рассмотрение может исказить реальный уровень эндемизма и его пространственную структуру. Большая часть анализируемых эндемичных видов является региональными эндемиками Станового нагорья и Байкальской впадины, некоторые из них небольшой частью своего ареала выходят за их пределы, и лишь немногие характеризуются узколокальным распространением.

Возникновение и активное развитие эндемизма флоры оробитома тесно связано с эпейрогенетическими поднятиями в Забайкалье и формированием рельефа на рубеже третичного и четвертичного периодов (Бойков, 2005). В это время сформировались наиболее древние палеоэндемики. Преобладающие по разнообразию неэндемики возникали позже в результате преобразования и адаптации в горах таксонов, которые пришли из других территорий, а также из нижележащих высотных поясов в вышележащие. В историческом плане имели место и обратные миграции альпийской флоры во флоры среднегорий и низкогорий, приведшие к формированию бореальных и степных неэндемиков (Мальшев, Пешкова, 1984). Наибольшее число эндемичных элементов отмечается во флоре высокогорий. Особую роль в формировании эндемизма флоры играют котловина озера Байкал и окаймляющие ее хребты в условиях разнообразия экотопических условий при резко расчлененном рельефе. Здесь повышена доля степных и таежных видов с ограниченным распространением. Преобладающее их число относится к неэндемикам. К немногочисленным палеоэндемикам относятся виды узкой полосы песчано-галечникового побережья Байкала, которые связаны с литоральными неогена.

В высокогорной флоре оробитома, разнообразие которой складывается из флор гольцового, горнотундрового и подгольцового поясов, отмечается произрастание 40 видов эндемичных растений, то есть половины всех эндемиков оробитома. На эндемики высокогорий приходится около 6 % от видового разнообразия высокогорных поясов растительности и немногим более 3 % от общего флористического богатства оробитома. К высокогорным эндемикам относятся собственно высокогорные альпийские виды, а также монтанные элементы, связанные в своем происхождении и развитии с различными высотными поясами гор. Среди эндемичных высокогорных видов для оробитома выделяются виды, произрастающие в высокогорьях повсеместно на Северо-Байкальском, Становом и Патомском нагорьях (*Elymus transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev., *Taraxacum pseudonivale* Malysch.) и связанные с отдельными хребтами (*Papaver leiocarpum* (Turcz.) M. Pop., *Hedysarum cisbaicalense* Malysch.). К высокогорным эндемикам отнесены также монтанные виды, тяготеющие в своем распространении к подгольцовому и горнотундровому поясам. Среди них также выделяются виды, встречающиеся повсеместно в оробитома (*Aconitum montibaicalense* Worosch.) и имеющие более локальное распространение и связь с конкретными хребтами (*Delphinium sajanense* Jurtz., *Oxytropis oxyphyloides* M. Pop., *Eritrichium sajanense* (Malysch.) Sipl.).

Бореальная флора, принимающая наибольшее участие во флористическом разнообразии горнотаежного пояса оробитома, в своем нынешнем виде сформировалась в плейстоцене, получив преемственное развитие от флоры арктотретичных мезофильных лесов (Камелин, 1973). Она характеризуется небольшой самобытностью, что отражено в невысоком уровне эндемизма. В горнотаежном поясе произрастает около 15 эндемичных видов, что составляет менее 2 % от его общего флористического разнообразия. Большинство эндемиков бореального комплекса являются неэндемиками постплейстоценового времени. В распространении они тяготеют к западной части оробитома (*Aconitum ambiguum* Reichenb., *Cotoneaster neo-popovii* Czer., *Astragalus sericeocanus* Gontsch.), но могут иметь и более широкое распространение (*Oxytropis sylvatica* (Pallas) DC.).

Степная флора, которая в Байкальском регионе характеризуется автохтонным развитием (Мальшев, Пешкова, 1984), ограничено развита в растительном покрове оробитома. Степные элементы характерны для реликтовых лесостепных сообществ и лиственнично-сосновых лесов, формирующих нижний подпояс горнотаежного пояса. Местами, по открытым каменистым световым склонам, они могут проникать выше по спектру вплоть до подгольцового пояса. Основное разнообразие степных видов связано с побережьем Байкала и низкогорьями окружающих его хребтов, в меньшей степени – котлови-

нами Байкальской рифтовой зоны. С этой территорией связано формирование большей части эндемичных степных видов, относящихся к неэндемикам (*Thymus baicalensis* Serg., *T. pavlovii* Serg., *Potentilla crebridens* Juz., *Oxytropis turczaninovii* Jurtz., *O. bargusinensis* Peschkova). Другая группа эндемичных видов представлена палеоэндемиками – элементами древней ксерофильной средиземноморской флоры (*Oxytropis peschkovae* M. Pop., *O. glandulosa* Turcz., *Potentilla x ivanoviaae* Peschkova). Общее число степных эндемиков во флоре оробиома достигает 20 видов, что составляет около 2 % от общего разнообразия флоры горнотаежного подпояса растительности, к которому они преимущественно приурочены.

Пространственная дифференциация уровня видового эндемизма флоры оробиома прослеживается по высотно-поясному спектру и в связи с эколого-географическими различиями его вариантов. Относительное разнообразие эндемиков, в целом по оробиому превышающее 6 %, подвержено существенному пространственному варьированию (таблица). Максимальный уровень эндемизма, определяемый как палеоэндемиками, так и неэндемиками, характерен для растительного покрова Северо-Байкальского варианта, чему поспособствовали особенности истории развития котловины озера Байкал и окружающих хребтов. В Кодаро-Каларском варианте доля эндемиков снижается до 5 %, а в Патомском опускается до 2 %. Патомский вариант, развитый в условиях относительно невысокого одноименного нагорья с меньшей расчлененностью хребтов по сравнению со Становым нагорьем, в каждом из высотно-поясных комплексов имеет минимальные значения уровня эндемизма. Для большинства комплексов максимальный эндемизм отмечается в Северо-Байкальском варианте. При этом в Кодаро-Каларском варианте он близок как по абсолютным, так и относительным значениям в комплексах высокогорных поясов, но значительно уступает в комплексах горнотаежного пояса. Это согласуется как с флористическим, так и фитоценотическим разнообразием вариантов (Vocharnikov et al., 2018). В оробиоме оно имеет тенденции к снижению с запада на восток и с юга на север, особенно в нижней части высотного спектра.

Таблица

Высотно-поясная и региональная структура эндемизма флоры сосудистых растений Северовостоchno-Забайкальского оробиома и его географических вариантов.

Оробиом и его географические варианты	Видовое богатство эндемиков	Высотно-поясные флористические комплексы						Всего
		I	II	III		IV		
				III.1	III.2	IV.1	IV.2	
Северо-Байкальский вариант	Число	10	38	38	31	29	38	74
	Доля, %	13	8	7	6	4	5	7
Патомский вариант	Число	2	10	10	7	10	8	14
	Доля, %	11	5	3	2	2	2	2
Кодаро-Каларский вариант	Число	10	28	28	20	13	8	33
	Доля, %	14	7	6	5	3	2	5
Северовостоchno-Забайкальский оробиом	Число	11	39	39	32	29	39	76
	Доля, %	14	8	7	6	4	5	6

Примеч.: Высотно-поясные флористические комплексы: I – гольцовый; II – горнотундровый; III – подгольцовый (III.1 – кедровостланиковый; III.2 – редколесный); IV – горнотаежный (IV.1 – лиственничных лесов; IV.2 – лиственнично-сосновых лесов).

Заключение. Проведенный сравнительный анализ структуры эндемизма флористического разнообразия Северовостоchno-Забайкальского оробиома выявил его высотно-поясные и региональные пространственные закономерности. Более половины всех эндемичных видов оробиома произрастает в высокогорных комплексах. Они являются преимущественно неэндемиками, возникшими в результате миграций предковых форм из нижележащих высотных поясов. Различия между географическими вариантами оробиома в уровне видового эндемизма относительно невелики. В наибольшей степени выде-

ляется Патомский вариант с минимальным уровнем как общего флористического богатства, так и эндемичных видов. Увеличение уровня эндемизма прослеживается в направлениях с севера на юг и с востока на запад, достигая двух максимумов – в комплексах горнотундрового пояса и подпояса лиственнично-сосновых лесов горнотаежного пояса. В целом, для оробитома характерен региональный эндемизм с небольшой долей локальных эндемиков, а в структуре эндемичного элемента – преобладание высокогорных видов и неоэндемиков.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания по теме № ААА-А-16-116032810082-6 «Разнообразие, динамика и мониторинг экосистем в условиях изменений окружающей среды» (подтема «Биогеографическое картографирование в исследовании разнообразия, географии и динамики экосистем») и при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 17-77-10142).

ЛИТЕРАТУРА

- Бойков Т. Г.** Уникальные объекты растительного мира Центральной Сибири. Разнообразие, пространственно-временное распространение, особенности и перспективы охраны. – Новосибирск: Наука, 2005. – 184 с.
- Бочарников М. В.** Региональные черты в географии флористического разнообразия Станового нагорья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – Барнаул, 2018. – № 17. – С. 21–25.
- Бочарников М. В.** Ареалогическая структура флористического разнообразия Кодаро-Каларского оробитома // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2019. – №. 18. – С. 210–215. DOI: 10.14258/pbssm.2019043
- Высокогорная флора Станового нагорья* / под ред. Л. И. Малышева. – Новосибирск: изд-во «Наука», Сиб. отделение, 1972. – 272 с.
- Дулупова Н. А., Королюк А. Ю.** Растительность развееваемых песков Верхнечарской котловины (Забайкальский край) // Растительность России. – СПб, 2013. – № 22. – С. 29–37.
- Иванова М. М., Чепурнов А. А.** Флора западного участка районов освоения БАМ. – Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1983. – 223 с.
- Камелин Р. В.** Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л.: Наука, 1973. – 356 с.
- Малышев Л. И.** Видообразование растений в горах Сибири // Сибирский экологический журнал, 2002. – № 5. – С. 531–540.
- Малышев Л. И., Пешкова Г. А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, 1984. – 264 с.
- Овчинников П. Н.** О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. ФАН ССР, 1947. – Вып 2. – С. 18–23.
- Огуреева Г.Н.** Структура высотной поясности растительного покрова Байкало-Джугдзурской области // Вестн. Моск. ун-