

Арктоальпийские элементы в высокогорной флоре Алтая

The arctic-alpine elements in the alpine flora of Altai

Ревушкин А. С., Николаев А. А.

Revushkin A. S., Nikolayev A. A.

Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия.

E-mails: alrevushkin@gmail.com, alexandr_nikolaev@list.ru

National Research Tomsk state university, Tomsk, Russia

Реферат. В продолжение идей А. И. Толмачева о необходимости специального изучения арктоальпийского компонента в высокогорных флорах выделена группа арктоальпийских видов в высокогорной флоре Алтая. Используя методы флористического анализа, показаны особенности таксономического состава группы арктоальпийских видов, соотношение экологических групп видов по отношению к увлажнению и характеру субстрата, роль климатологических и хорологических групп видов в сложении комплекса арктоальпийских видов. Впервые проведен сравнительный анализ групп арктоальпийских видов в высокогорных и арктических флорах с применением коэффициента сходства Жаккара и мер включения. Выявлены основные этапы в формировании арктоальпийских групп в различных флорах Сибири. Предполагается, что формирование ядра комплекса арктовысокогорных видов в Сибири происходило в конце плейстоцена – начале голоцена. Последующее пополнение группы арктоальпийских видов происходило в гипоарктических флорах на северо-востоке Сибири, в связи с изменением климата в голоцене. Показаны особенности распространения арктоальпийцев из Южной Сибири в горные системы Монголии. Выделено 3 группы ботанико-географических районов Монголии по представленности арктоальпийских видов, показаны источники и пути распространения арктоальпийских видов в Монголии.

Ключевые слова. Арктоальпийские виды, высокогорные флоры Сибири, миграции арктоальпийских видов в Монголию.

Summary. In continuation of A. I. Tolmachev's ideas on the need for the special study of Arctic-alpine component in high-altitude floras, the group of Arctic-alpine species has been identified in the Altai high-altitude flora. By utilizing the methods of floristic analysis, the features of the taxonomic composition of the Arctic-alpine species group, the proportion of the ecological groups of species in relation to humidity and the nature of substrate, the role of climatic and chorological groups of species in the formation of the complex of the Arctic-alpine species have been shown. For the first time, the comparative analysis of the Arctic-alpine species groups in high-altitude and arctic floras was performed with the use of the Jaccard similarity coefficient and measures of inclusion. The main stages of the Arctic-alpine groups' formation in various Siberian floras have been revealed. It is expected that the formation of the core of the complex of arctic high-altitude species, in Siberia, took place at the end of the Pleistocene – beginning of the Holocene. Subsequent recruitment of the Arctic-alpine species group was occurring in the hypoarctic floras in northeastern Siberia due to climate change in the Holocene. The distribution features of the Arctic-alpine species from Southern Siberia to the mountain systems of Mongolia have been shown. 3 groups of botanical and geographical regions of Mongolia have been designated according to the representativity of Arctic-alpine species, the sources and ways of Arctic-alpine species' distribution in Mongolia have been shown.

Key words. Arctic-alpine species, migrations of Arctic-alpine species to Mongolia, Siberia high-altitude floras.

Прошедшее столетие отмечено выдающимся развитием ботанической науки в нашей стране. Реализуются непревзойденные по масштабу и глубине исследований проекты, связанные с именами отечественных ученых, творчество которых получило высокую оценку в СССР и за рубежом и определивших будущее развития ботанической науки на многие годы вперед. Среди таких знаковых имен особое место занимает выдающийся ботанико-географ А. И. Толмачев. Его идеи в области сравнитель-

ной флористики, хорологии и флорогенетики, появившиеся в 1930–1950 гг., оказались настолько востребованы, что сибирские ботаники переиздали их в виде отдельной монографии в 1986 г. (Толмачев, 1986). Особый интерес А. И. Толмачев проявлял к исследованию арктических и высокогорных флор. Его идеи о необходимости и возможности изучения высокогорных флор, имеющих совершенно особый генезис и развитие, нашли отклик у сибирских ботаников, целенаправленно изучавших высокогорные флоры Саян (Малышев, 1965; Красноборов, 1976). Несколько позже выходят монографические сводки по высокогорным флорам Станового нагорья, плато Путорана, Кузнецкого Алатау и Алтая (Малышев, 1972, 1976; Седелников, 1979; Ревушкин, 1988). В дальнейшем интерес к горам Южной Сибири не угасал, и появляются работы по флоре отдельных хребтов Тувы и Алтая (В. М. Ханминчун, М. Н. Ломоносова, Д. Н. Шауло, М. П. Данилов, А. Г. Манеев, Н. В. Ревякина, М. М. Силантьева, И. А. Артемов и др.). К идеям А. И. Толмачева о необходимости специального изучения высокогорных флор эти исследователи не возвращались. При изучении высокогорных флор были реализованы и другие разработки А. И. Толмачева (использование метода конкретных флор для познания специфики и общности флорогенеза в разных горных системах Сибири). Следует заметить, что необходимость специального изучения высокогорных флор отмечал еще П. Н. Крылов (1931). Он же разработал общий подход к анализу этих флор, использованный Л. И. Малышевым и другими флористами.

В предисловии к переизданным трудам А. И. Толмачева (1986) ответственные редакторы Л. И. Малышев и И. М. Красноборов отмечают, что высокогорья в силу ряда причин представляют в методическом отношении благодарный объект исследования. В Евразии и Северной Америке прослеживается значительная сопряженность в генезисе арктических и высокогорных флор. В связи с этим нами предпринята попытка специального изучения комплекса арктоальпийских видов в высокогорных флорах Сибири. За основу при выявлении арктоальпийских видов были взяты монографические работы с учетом опубликованных материалов более поздних исследователей, перечисленных нами ранее. В качестве естественной ботанико-географической границы высокогорий принята верхняя граница леса, гипсометрический уровень которой различен в разных районах и зависит от широты местности и континентальности климата. Выделение арктоальпийских видов в сибирских флорах представляет некоторые трудности, поскольку система высоких горных хребтов на востоке Сибири соединяет Южную Сибирь и Арктику. В Приенисейской Сибири находки арктоальпийских видов известны и в пределах Среднесибирского плоскогорья. Поэтому не всегда явно выражена дизъюнкция между арктическими и южными фрагментами ареала арктоальпийских видов. Но фитоценотическая и поясно-зональная приуроченность видов позволяет выделять и во флорах Сибири комплекс арктоальпийских видов. Нами сделана попытка, применяя методы флористического анализа, выявить особенности формирования и распространения арктоальпийских видов в Сибири.

Высокогорная флора Алтая включает 110 арктоальпийских видов. Из 79 семейств высокогорной флоры Алтая арктоальпийские виды присутствуют в 28 семействах. Из 315 родов флоры они встречаются в 62 родах. Головные спектры семейств и родов всей флоры и комплекса арктоальпийских видов в основном совпадают по набору таксонов, но существенно отличаются по порядку их ранжирования. Так, например, здесь появляются семейства *Juncaceae* Juss. и роды *Juncus* L. и *Luzula* DC., усиливается роль *Salicaceae* Mirb. и рода *Salix* L. и уменьшается роль таксонов, особо значимых для происхождения и развития альпийского комплекса (семейства *Fabaceae* Lindl., *Rosaceae* Juss., *Asteraceae* Dumort., роды *Oxytropis* DC., *Astragalus* L., *Poa* L., *Festuca* L., *Draba* L.). Выявленные предпочтения арктоальпийских видов можно объяснить спецификой условий формирования их в конце плейстоцена. Наиболее богато они представлены в Чуйском и Осевом округах Алтая (соответственно 92 и 89 видов), меньше в Центральном и Южном (82 и 70 видов) и еще меньше в Северном и Западном округах (65 и 53 вида). На территорию Алтая арктоальпийские виды, вероятно, поступали с востока через Западный Саян и, в меньшей степени, через горы Южной Тувы. Высокогорные флоры Северного и Западного Алтая, как более молодые и периферийные, бедны арктоальпийскими видами.

Анализ по отношению к фактору увлажнения показывает, что среди арктоальпийских видов преобладают виды умерено увлажненных (63,4 %) и избыточно увлажненных (27,3 %) местообитаний. Всего 10 видов (9,1 %) растут в местообитаниях с временным недостатком влаги. Соотношение экологических групп во флоре в целом содержит в 3 раза больше видов засушливых местообитаний (32,9 %) и в 2 раза меньше видов из избыточно увлажненных местообитаний. Ландшафт перигляциальных территорий, в пределах которых происходило формирование комплекса арктоальпийских видов, отличался от современного большей обводненностью, развитием болот и заболоченных тундр. Резко континентальный климат позднего плейстоцена способствовал появлению засушливых местообитаний,

но ксерофильные виды в дальнейшем имели ограниченные возможности миграции и потому незначительно представлены среди арктоальпийцев флоры Алтая. По отношению к каменистости субстрата среди арктоальпийских видов чуть более половины составляют непетрофиты (51,8 %), немного меньше факультативных петрофитов (40 %) и всего 9 видов облигатных петрофитов. Во флоре в целом в два раза увеличивается доля облигатных петрофитов, соответствуя современной представленности каменистых местообитаний на верхних уровнях гор.

Рассматривая особенности распространения видов в районах с аридным или гумидным климатом, выявлено, что в комплексе арктоальпийских видов преобладают виды, не имеющие явной приуроченности к районам с разным климатом (мезиды – 75 видов (68,2 %)). Достаточно представлены виды, приуроченные к районам с аридным климатом (ариды – 28 видов (25,4 %)) и всего 7 видов, связанных в распространении с районами с гумидным климатом (гигриды – 6,4 %). Такое соотношение представителей разных климатических групп свидетельствует о том, что происхождение и развитие многих арктоальпийских видов связано с семиаридным или резкоконтинентальным климатом. Значительное число мезидов объясняет возможность арктоальпийских видов к миграциям в условиях изменяющегося климата в позднем плейстоцене и голоцене. Климатологический анализ альпийских видов показывает, что среди них высока доля аридов (50,5 %) и меньше мезидов (39,6 %). Очевидно, что формирование альпийских видов происходило преимущественно в периоды резко континентального и аридного климата по сравнению с арктоальпийскими.

Соотношение географических элементов в группе арктоальпийских видов флоры Алтая показывает, что большинство из них имеют обширные ареалы 73 вида (66,4 %) – голарктические, 9 видов (8,2 %) азиатско-североамериканские, 5 видов (4,3 %) – евразийские. 23 вида (20,9 %) в своем распространении не выходят за пределы Северной Азии. Крупные климатические изменения при отсутствии или небольшом количестве конкурентов способствовали дальним миграциям арктоальпийских видов на континенте и за его пределами в позднем плейстоцене. В голоцене миграциям арктоальпийских видов способствовало сформированное на всех континентах непрерывное арктическое пространство. Представляет интерес сравнение географических арктоальпийских спектров видов с соответствующими спектрами высокогорной флоры Алтая в целом и группы альпийских видов. В этих спектрах заметно возрастает роль азиатских видов (62,1 % – во флоре в целом и 94,7 % – в группе альпийских видов) и сокращается доля голарктических видов (20,4 % – во флоре в целом и 10 % в группе альпийских видов). В группе альпийских видов существенную роль играют уникальные южносибирские виды (48,1 %) и виды общие для Южной Сибири и Центральной Азии (40 %). Голарктические ареалы арктоальпийских видов, как правило, имеют арктические фрагменты, размещенные на разных континентах, а южные высокогорные фрагменты, ограничены только Азией. Отмеченная разница объясняется различием в генезисе этих высокогорных элементов: альпийские виды – преимущественно автохтонные, арктоальпийцы имеют аллохтонное происхождение.

Для оценки сходства арктоальпийских комплексов высокогорных и арктических флор Сибири использованы литературные данные по Восточному Саяну, Становому нагорью и плато Путорана (Мальшев, 1965, 1972, 1976), Западному Саяну (Красноборов, 1976), Верхоянскому хребту (Николин, 2013), Таймыру (Поспелова, Поспелов, 2007). Количественные выражения показателей флор помещены в табл.

Сравниваемые флоры довольно близки по уровню видового богатства. Бедность видового состава высокогорной флоры Кузнецкого Алатау объясняется периферическим положением этой горной системы и гораздо меньшей площадью высокогорий. Выделяется своим видовым богатством высокогорная флора Алтая (в 1,5 раза богаче других), что объясняется наличием крупного центра альпийского флорогенеза на территории Алтая (Ревушкин, 1988). Богаче и арктические, и субарктические флоры Таймыра и Верхоянского хребта за счет появления арктических и гипоарктических видов. Численность альпийских видов во флорах изменяется примерно также, проявляя минимальное содержание в субарктической флоре Путорана. Численность арктоальпийских видов общих с высокогорной флорой Алтая в сравниваемых флорах примерно одинакова, даже в субарктических и арктических флорах. Можно предполагать, что эта единая совокупность арктоальпийских видов в сибирских флорах представляет собой первичное ядро комплекса арктоальпийских видов, сформировавшееся и распространившееся в одно и то же время (в конце плейстоцена – начале голоцена) на безлесной территории на юге Сибири. При дальнейшем потеплении и распространении лесной растительности ядро арктоальпийцев вытеснялось древесными породами на север в Арктику и в безлесные высокогорья юга Сибири. Подсчет коэффициента сходства Жаккара показывает очень высокое сходство по комплексу арктоальпийских видов высокогорных флор Алтая, Западного, Восточного Саяна, несколько меньше с флорой Путорана.

Таблица

Сходство комплексов арктоальпийских видов высокогорной флоры Алтая с соответствующими комплексами высокогорных и арктических флор Сибири

| Показатели | Ал | ЗС | ВС | СН | КА | Пу | Та | ВХ |
|--|-----|------|------|------|------|------|------|------|
| Число видов во флоре | 974 | 601 | 592 | 602 | 332 | 569 | 811 | 900 |
| Число альпийских видов | 285 | 154 | 149 | 110 | 79 | 20 | – | – |
| Число арктоальпийских видов | 110 | 110 | 105 | 156 | 58 | 127 | 214 | 127 |
| Число арктоальпийских видов общих с Алтаем | 110 | 103 | 104 | 97 | 58 | 93 | 98 | 100 |
| Коэффициент сходства Жаккара | – | 0,88 | 0,94 | 0,57 | 0,53 | 0,65 | 0,43 | 0,40 |
| Меры включения (в процентах) | – | 93,6 | 94,5 | 88,2 | 52,7 | 84,5 | 89,0 | 90,9 |
| | – | 93,6 | 99,0 | 62,5 | 100 | 73,2 | 46,2 | 41,8 |

Примеч.: Условные обозначения флор: Ал – Алтай; ЗС – Западный Саян; ВС – Восточный Саян; СН – Становое нагорье; КА – Кузнецкий Алатау; Пу – Путорана; Та – Таймыр; ВХ – Верхоянский хребет.

Учитывая разновеликость сравниваемых объектов, предпринята попытка подсчета мер включения при сравнении высокогорной флоры Алтая с другими флорами. Результаты в процентах отражены в табл., а построенный на их основе граф включения – сходства показан на рис. 1. Граф включения показывает, что наиболее сильные несимметричные связи комплекса арктоальпийцев высокогорной флоры Алтая при $\sigma \geq 80\%$ обнаружены с арктоальпийцами Западного и Восточного Саяна (94–99 %). По отношению к другим флорам арктоальпийцы Алтая включаются в них.

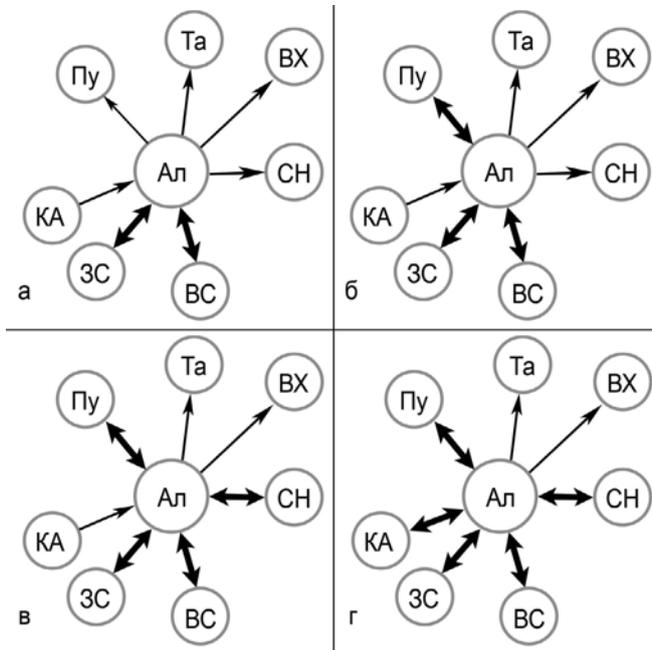


Рис. 1. Графы включения – сходства комплекса арктоальпийских видов высокогорной флоры Алтая с арктоальпийскими видами высокогорных и арктических флор Сибири: а – при пороге $\sigma \geq 80\%$; б – при пороге $\sigma \geq 70\%$; в – при пороге $\sigma \geq 60\%$; г – при пороге $\sigma \geq 50\%$. Условные обозначения флор расшифрованы в примечании к таблице.

При $\sigma \geq 70\%$ проявляется сходство арктоальпийцев Алтая и плато Путорана, а при пороге $\sigma \geq 60\%$ с высокогорной флорой Станового нагорья. При самых низких пороговых значениях $\sigma \geq 50\%$ проявляется двухсторонняя связь – сходство с высокогорной флорой Кузнецкого Алатау. С флорами Таймыра и Верхоянского хребта постоянно поддерживаются односторонние связи высокогорной флоры Алтая. При достаточно большом количестве общих видов Алтая с этими флорами (98–100 видов) флоры не проявляют сходства, поскольку имеют достаточно много арктоальпийских видов, отсутствующих в южных высокогорных флорах (в Становом нагорье – 59 видов, в Верхоянском хребте – 27 видов, во флоре Таймыра – 116 видов). Во флорах этих горных систем кроме общего ядра комплекса арктоальпийцев возникает ряд видов, мигрировавших из Арктики гораздо позже, во время климатических изменений голоцена. Эти виды не имели возможности продвинуться дальше на юг и попасть в число арктоальпийских видов южных горных систем, сохранившись в более северных высокогорьях.

Рассмотрим продвижение арктоальпийских видов высокогорных флор Южной Сибири далее на юг, в горные системы Монголии. Не имея возможности подсчитать коэффициенты сходства групп арктоальпийских видов с фло-

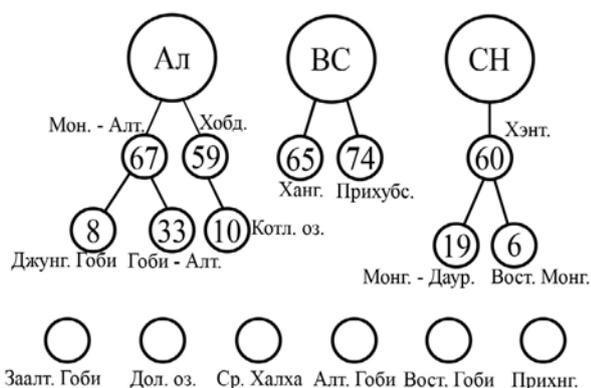


Рис. 2. Количество арктоальпийских видов высокогорной флоры Алтая во флорах ботанико-географических районов Монголии. Условные обозначения ботанико-географических районов Монголии: Мон.-Алт. – Монгольско-Алтайский; Хобд. – Хобдосский; Ханг. – Хангайский; Прихубс. – Прихубсугульский; Хэнт. – Хэнтэйский; Джунг. Гоби – Джунгарская Гоби; Гоби-Алт. – Гоби-Алтайский; Котл. оз. – Котловина Больших Озер; Монг.-Даур. – Монгольско-Даурский; Вост. Монг. – Восточно-Монгольский; Заалт. Гоби – Заалтайская Гоби; Дол. оз. – Долина Озер; Ср. Халха – Средняя Халха; Алаш. Гоби – Алашаньская Гоби; Вост. Гоби – Восточная Гоби; Прихинг. – Прихинганский. Высокогорные флоры: Ал – Алтай; ВС – Восточный Саян; СН – Становое нагорье.

видов. В третьей группе 6 районов, в которых не отмечены арктоальпийские виды. Анализ числа общих арктоальпийских видов в связи с географическим положением районов позволил наметить предполагаемые пути продвижения арктоальпийских видов в Монголию из Южной Сибири. Алтай послужил, вероятно, центром распространения арктоальпийцев в Монгольский Алтай и Хобдоский район и далее продвижение их в Гобийский Алтай, Джунгарскую Гоби и Котловину Больших Озер. Из Восточного Саяна арктоальпийские виды мигрировали в Прихубсугулье и Хангай. Из Даурии и Станового нагорья в Хэнтэй и далее в Монгольскую Даурию и Восточную Монголию. Районы, отмеченные во второй группе, представляют самые южные пределы распространения арктоальпийцев. Таким образом, используя методический аппарат флористического анализа и методов сравнительной флористики, представлены особенности формирования и распространения арктоальпийских видов в Сибири и Монголии.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). – Л.: Наука, 1982. – 443 с.
Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. – Новосибирск: Наука, 1976. – 380 с.
Крылов П. Н. Фитостатистический очерк альпийской области Алтая // Изв. Том. отд. ботан. о-ва, 1931. – Т. 3, № 1–2. – С. 28–82.
Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. – М.-Л.: Наука, 1965. – 368 с.
Малышев Л. И. Особенности и генезис флоры // Высокогорная флора Станового нагорья. – Новосибирск: Наука, 1972. – С. 150–189.
Малышев Л. И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана (материалы к познанию особенностей, состава генезиса горных субарктических флор Сибири). – Новосибирск: Наука, 1976. – С. 163–186.
Николин Е. Г. Конспект флоры Верхоянского хребта. – Новосибирск: Наука, 2013. – 248 с.
Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч.1: Аннотированный список флоры и её общий анализ. – М.: Изд-во науч. изд. КМК, 2007. – 457 с.
Ревушкин А. С. Материалы к флористическому районированию Алтае-Саянской провинции // Некоторые итоги изучения флоры растительности Сибири. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1987. – С. 32–46.

- Ревушкин А. С.* Высокогорная флора Алтая. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. – 320 с.
- Седельников В. П.* Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. – Новосибирск: Наука, 1979. – 168 с.
- Толмачев А. И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск: Наука, 1989. – 196 с.
- Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch.* Conspectus of the vascular plants of Mongolia. – Ulaanbaator: “Admon Printing” Press, 2014. – 334 p.