

Л. И. Малышев, К. С. Байков, В. М. Доронькин

Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков

Учен таксономический состав сосудистых растений в 49 рабочих флористических районах Среднего Урала, Сибири и российского Дальнего Востока. По методу Уорда получены дендрограммы, моделирующие статическое и генетическое (или филогенетическое) районирования флоры. Из них статическое районирование основано на сходстве или различии видового состава по признакам: общие виды, дифференциальные для одной и отдельно для другой флоры, наконец, отсутствующие в сравниваемой паре, но свойственные другим флорам общей выборки. Сходство определено по индексу Сокэла и Снита (формула 5). Выделены 3 флористические области, 7 подобластей и 13 провинций. Флорогенетическое районирование основано на весовой оценке родового состава по содержанию видов относительно их общего числа в районе. Соответственно выделены 4 области и 12 провинций. По линейной регрессии выявлено соотношение автохтонной и аллохтонной тенденций в эволюции флоры отдельных районов в неогене на уровне родов и в плейстоцене на уровне видов.

Введение

Заключительным этапом и венцом в изучении таксономического состава растений на обширной территории обычно является схема флористического районирования. Кроме ботанико-географического представления о закономерностях флористического разнообразия, она может иметь значение при решении вопросов рационального использования ресурсов растительного мира и создания представительной сети особо охраняемых природных территорий.

Из-за разнообразия задач флористического районирования и неодинаковых методов схемы могут существенно отличаться (Толмачев, 1974). Уместно напомнить, что иерархические районирования могут создаваться или в нисходящей (дивергентной), или в восходящей (конвергентной) последовательности. В первом случае районирование будет либо контрастным (или монотетическим, см.: Hengeveld, 1990), если основано на учете эндемизма, либо гармоническим (или политетическим, см.: Hengeveld, 1990), если учитывает комплекс эколого-географических признаков, определяющих типы ареалов растений. В отличие от этого конструкция районирования по восходящему принципу предполагает последовательное объединение районов по сходству таксономического состава (прежде всего, видо-

вого) или по структуре флоры, например родово-видовых спектров. Соответственно этому районирование будет статическим либо флорогенетическим, или филогенетическим (Малышев, 1999). В любом случае региональные районирования должны быть увязаны с глобальной схемой, иначе они теряют общее ботанико-географическое значение (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986).

Конвергентное районирование строится на основе элементарных (базовых) флористических выделов, какими являются рабочие флористические районы в региональных сводках, иногда - квадраты сети или ячейки. Тогда исходные данные о распространении растений могут быть представлены в таблицах для статистической обработки с помощью компьютерных программ. Наше исследование посвящено разработке конвергентного районирования Северной Азии двух типов: статического и филогенетического.

Материал и методы

Азиатская Россия в нашем исследовании включает основную часть Северной Азии: Сибирь и российский Дальний Восток, а также Средний Урал. Эта территория охватывает 13 млн. 192.3 тыс. км², в том числе Средний Урал - 355.4 тыс. км², Сибирь - 9 млн. 724.2 тыс. км², Дальний Восток - 3 млн. 112.7 тыс. км², что составляет 77.3 % пло-

щади России. За пределами исследования остались Северный Казахстан и Северная Монголия, которые исследователи в физико-географическом отношении относят обычно к Северной Азии.

Всю флору составляют 49 элементарных выделов: Средний Урал - 1, Сибирь - 28 и Дальний Восток - 20 (рис. 1). Эти базовые флоры - неравные по площади, в среднем занимают по 269.2 км² и приблизительно соответствуют округам в иерархии флористического районирования. Они являются рабочими флористическими районами в сводках «Флора Сибири» (1987-1997) и «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985-1996). Средний Урал охватывает Пермскую и Свердловскую административные области. Ниже в квадратных скобках отмечены латинскими буквами сокращенные или полные названия флористических районов, как они обозначены в дендрограммах и диаграммах:

1. Средний Урал [URAL]
2. Ямальский [YAMAL]
3. Ханты-Мансийский [KHANTY]
4. Тобольский [TOBOL]
5. Курганский [KURGAN]
6. Омский [OMSK]
7. Томский [TOMSK]
8. Новосибирский [NOVOSIB]
9. Кемеровский [KEMEROVO]
10. Барнаульский [BARNAUL]
11. Горный Алтай [ALTAI]
12. Таймыр [TAIMYR]
13. Путорана [PUTORANA]
14. Тунгусский [TUNGUSKA]
15. Хакасия [KHAKASIA]
16. Верхнеенисейский [ENISEY]
17. Тува (Тыва) [TUVA]
18. Ангарский [ANGARA]
19. Верхнеленский [LENA_UP]
20. Северобурятский [BURIATIA_N]
21. Южнобурятский [BURIATIA_S]
22. Каларский [KALAR]
23. Шилкинский [SHILKA]
24. Арктическая Якутия [ARCT_YAK]
25. Оленекский [OLENEK]
26. Вилуйский [VILUY]
27. Западноалданский [ALDAN_W]
28. Яно-Индигирский [YANA]
29. Западноколымский [KOLYMA_W]
30. Чукотка [CHUKOTKA]
31. Аноийский [ANUY]
32. Анадырский [ANADYR]

33. Корякия [KORIAKIA]
34. Восточноколымский [KOLYMA_E]
35. Охотия [OKHOTIA]
36. Восточноалданский [ALDAN_E]
37. Ньюжинский [NIUKZHA]
38. Восточнодаурский [DAURIA_E]
39. Камчатка [KAMCH]
40. Командорский [KOMANDOR]
41. Северосахалинский [SAKHAL_N]
42. Северокурильский [KURILY_N]
43. Верхнезейский [ZEYA_UP]
44. Нижнезейский [ZEYA_LOW]
45. Буреинский [BUREYA]
46. Амгунский [AMGUN]
47. Уссурийский [USSURI]
48. Южносахалинский [SAKHAL_S]
49. Южнокурильский [KURILY_S]

Таксономический состав флористических районов определен по сводкам: «*Определитель сосудистых растений Среднего Урала*» (Горчаковский, 1994), «*Флора Сибири*» (1987-1997) и «*Сосудистые растения советского Дальнего Востока*» (1985-1996). Номенклатура растений унифицирована по «*Флоре Сибири*» (1987-1997) и уточнена по С.К. Черепанову (1995). Флору в целом составляют 170 семейств, 1122 рода, 6723 вида и подвида сосудистых растений, при этом подвиды рассматриваются наравне с видами. Районы содержат в отдельности от 351 до 2535 видов и подвидов. Не исключено, что видимая бедность некоторых районов, таких как Оленекский и Ньюжинский, отчасти обусловлена недостаточной флористической изученностью (таблица).

Для моделирования районирования применен кластерный анализ (Ольдендерфер, Блэшфильд, 1989; Anderberg, 1973; Sneath, Sokal, 1973). Методика была предварительно опробована при анализе таксономических спектров флоры Сибири (Малышев и др., 1998а,б). Тогда было найдено, что наиболее корректным для флористического районирования является связывание по методу Уорда (Ward, 1963). Менее пригодными оказались единичное и центроидное, а также полное связывания, тогда как парно-групповое усредненное (невзвешенное или взвешенное) связывание более удовлетворительное.

Флористическое районирование статического типа основано на сходстве элементарных флор по составу видов и подвидов. Как более информативные применены индексы ассоциации (коэффициент сходства-разли-

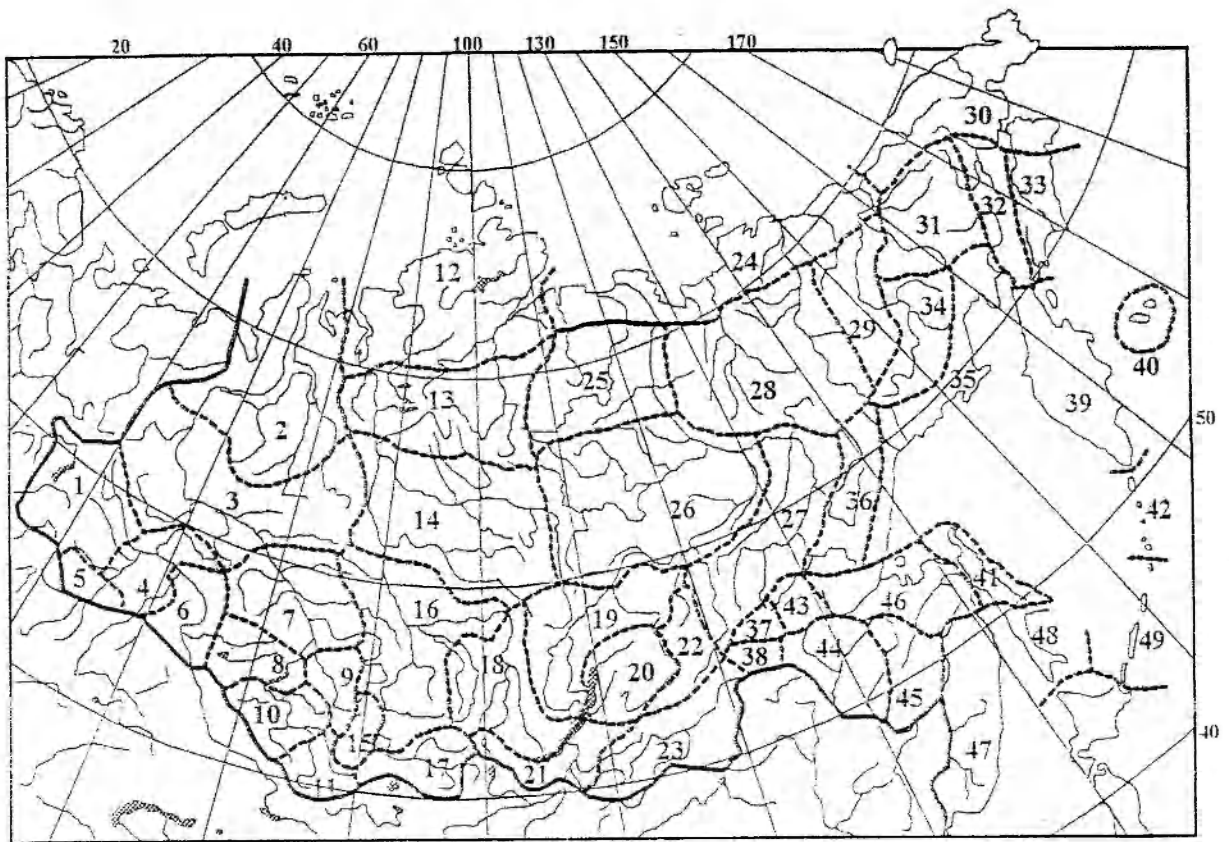


Рис. 1. Карта 49 рабочих флористических районов Азиатской России.
Границы районов обозначены пунктирной линией. Номера объяснены в тексте

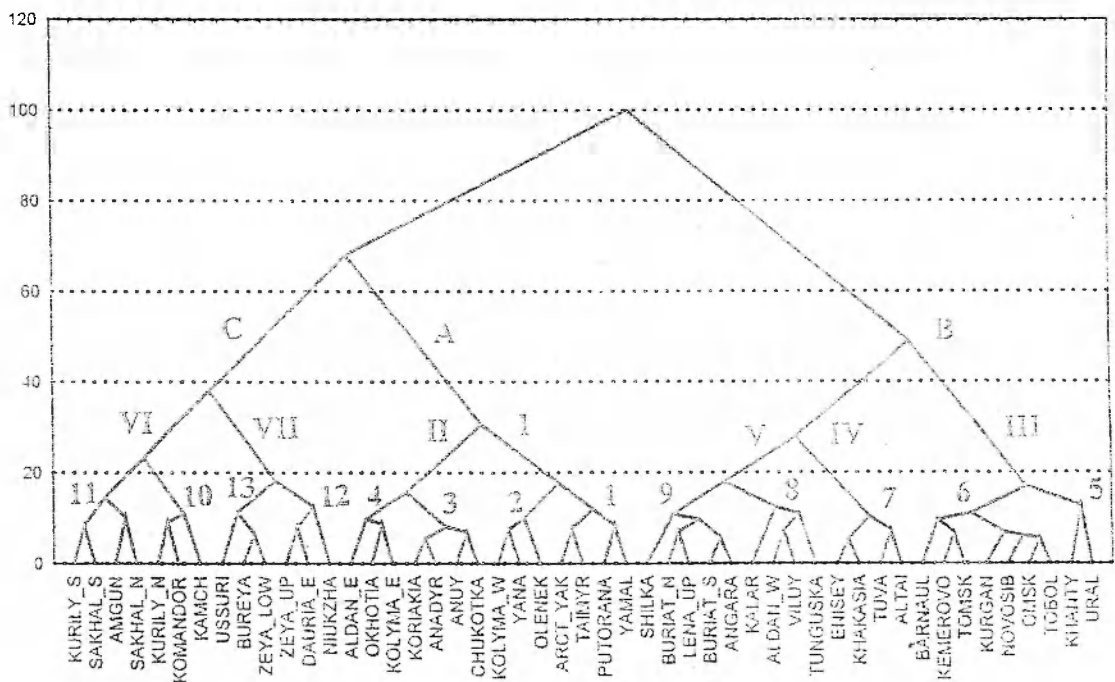


Рис. 2. Дендрограмма флористических районов по индексу сходства видового состава Сокэла и Снита.
Связывание по методу Уорда. Обозначены кластеры (А, В, С), подкластеры (I-VII) и кластероиды (1-13).
Названия районов объяснены в тексте

Суммарные данные о флоре районов Азиатской России

Район	1	2	3	4	5
Средний Урал	116	530	1650	2.26	6.90
Ямалский	66	223	621	-3.75	10.63
Ханты-Мансийский	78	272	609	-10.35	-16.85
Тобольский	96	436	1036	7.49	-19.28
Курганский	88	421	979	15.09	-21.33
Омский	88	427	1008	16.28	-19.74
Томский	100	429	987	0.63	-22.94
Новосибирский	105	473	1170	3.82	-15.73
Кемеровский	99	462	1167	8.97	-13.01
Барнаульский	113	559	1592	10.41	-2.32
Горный Алтай	115	548	1980	6.52	19.51
Таймыр	62	191	526	-9.12	13.93
Путорана	75	280	818	-1.06	9.88
Тунгусский	82	302	734	-6.98	-10.01
Хакасия	106	499	1537	7.68	6.50
Верхнеенисейский	113	559	1794	10.41	9.20
Тува	111	525	1889	6.79	19.52
Ангарский	112	549	1756	9.82	9.06
Верхнеленский	97	426	1220	3.97	1.33
Северобурятский	109	463	1522	-3.21	13.14
Южнобурятский	116	548	1850	5.47	13.85
Каларский	78	306	822	1.91	0.21
Шилкинский	116	504	1549	-2.78	6.19
Арктическая Якутия	65	217	681	-3.97	21.32
Оленекский	62	200	488	-4.21	1.33
Вилуйский	92	400	1111	4.90	-0.87
Западноалданский	89	367	1034	1.03	1.81
Яно-Индигирский	70	254	740	-0.11	11.61
Западноколымский	66	213	550	-8.62	4.90
Чукотка	68	246	860	1.29	26.92
Анюйский	63	205	613	-4.47	18.84
Анадырский	68	241	694	-0.76	11.74
Корякия	71	248	711	-4.85	10.70
Восточноколымский	69	266	749	6.56	7.55
Охотия	85	373	1183	8.77	12.56
Восточноалданский	74	288	696	3.74	-9.59
Нюкжинский	57	170	351	-5.74	-9.87
Восточнодаурский	99	353	790	-19.14	-22.85
Камчатка	94	396	1120	1.04	1.08
Командорский	59	185	369	-3.37	-17.50
Северосахалинский	108	402	944	-17.45	-19.40
Северокурильский	71	246	576	-5.70	-9.12
Верхнезейский	103	368	919	-20.51	-10.82
Нижнезейский	128	551	1367	-6.50	-17.29
Буреинский	130	537	1382	-11.41	-12.78
Амгунский	118	446	1132	-18.72	-11.99
Уссурийский	152	803	2535	9.79	4.98
Южносахалинский	126	509	1213	-13.03	-21.11
Южнокурильский	129	505	1120	-17.33	-30.03

Примечание. 1 - число семейств, 2 - число родов, 3 - число видов и подвидов, 4 - оригинальность родового состава флоры (%), 5 - оригинальность видового состава флоры (%).

чия) Сокэла и Снита для четырехсторонней корреляции [I_{SS5}] (Sokal, Sneath, 1963: безымянная формула 5) и индекс Φu [I_{PHI}] (Rohlf, 1990; Norušis, 1993):

$$I_{SS5} = ad / \sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}; I_{PHI} = (ad-bc) / \sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}.$$

Эти формулы учитывают число таксонов (видов и подвидов) по четырем признакам: a - общие, b - дифференциальные (специфические) для первой флоры, c - дифференциальные для второй флоры (не общие с первой), d - отсутствующие в сравниваемой паре флор (негативные), но отмеченные в общей выборке.

Другие индексы, иногда используемые при изучении растительного покрова или фауны, менее информативны для флористического районирования. Так, индексы Жаккара или Чекановского (то же Дайса или Сёренсена) оценивают лишь отношение числа общих видов к числу в объединенном списке или же к среднему арифметическому в двух списках. Но не учитывается различие по богатству таксонами. Между тем районы Северной Азии в крайних случаях отличаются по числу видов и подвидов более чем в семь раз. Этого недостатка лишены формулы, оценивающие отношение числа общих видов к среднему гармоническому (формула 2 Кульчинского) или же к среднему геометрическому (формула Оттаи или Баркмана) числу видов в двух списках (Шмидт, 1980; Юрцев, Семкин, 1980; Юрцев, 1983; Песенко, 1982; Малышев, 1999). Но они не учитывают негативные виды. Сходные, но более корректные дендрограммы могут быть получены по индексу Престона z , по которому оценивают или флористическую, или фаунистическую гетерогенность сравниваемых биот, или их гомогенность (сравнительное подобие) как $1-z$ (Preston, 1962; Nimi и др., 1998; Малышев, 1999 и др.).

Для флорогенетического (или филогенетического) районирования использованы родо-видовые спектры. Они выражают родовую структуру флоры с оценкой богатства родов в долях от общего числа видов в отдельных районах (в промилле). Дендрограмма построена по евклидовым расстояниям. Уровни в ветвлении кластеров условно приняты для разграничения флористических областей и провинций. Анализ выполнен по полным спектрам, так как спектры только из более богатых («ведущих») таксо-

нов менее репрезентативны (Пяк, Зверев, 1997; Малышев и др., 1998а, б).

В дополнение к кластерному применен регрессионный анализ для сравнительной оценки таксономической оригинальности отдельных районов как соотношение между автохтонной и аллохтонной тенденциями в эволюции флоры в зависимости от разницы между реальным и ожидаемым по уравнению регрессии числом таксонов. Оригинальность родового состава флоры [GE_OR] определена по формуле:

$$GE_OR = (G - G') * 100 / G,$$

где G - реальное число родов во флоре и G' - ожидаемое по уравнению регрессии относительно числа семейств. Оригинальность может варьировать от -1 до +1 и выражена в процентах. Отрицательные значения свидетельствуют о преобладании аллохтонной, а положительные - о преобладании автохтонной тенденции.

Аналогично этому оригинальность видового состава флоры [SP_OR] вычислена по формуле (Малышев, 1976; Malyshev, 1991):

$$SP_OR = (S - S') * 100 / S,$$

где S - реальное число видов во флоре и S' - ожидаемое по уравнению регрессии относительно числа родов.

Принятый метод более информативный, чем основанный на регрессии между числом видов или родов и средним их содержанием в родах или семействах (Малышев и др., 1998б).

Результаты и обсуждение

1. Контрастное районирование по видовому составу флоры.

В дендрограмме показано объединение (агломерация) флористических районов на основе сходства видового состава по индексу Сокэла и Снита (рис. 2). Кластеры (А, В, С) выделены на расстоянии 68.3-100 % от максимального, подкластеры (I-VII) на расстоянии 27.7-49.1 % и кластероиды (1-13) на расстоянии 15.9-23.1 %. Дерево в целом моделирует флористическое районирование статического типа. Кластеры предположительно соответствуют областям, подкластеры - подобластям (или мегапровинциям) и кластероиды - провинциям. Соответственно их расстояниям на дендрограмме (ниже они показаны в скобках) различаются 3 флори-

стические области, 7 подобластей и 13 провинций (рис. 3):

Арктическо-Берингийская область (68.3 %).

Северосибирская арктико-гипарктическая подобласть (30.1 %).

1. Сибирская арктико-гипарктическая провинция (17.4 %); районы: Ямальский, Таймыр, Путорана, Арктическая Якутия.

2. Сибирская северо-восточная оро-гипарктическая провинция (17.4 %); районы: Оленекский, Яно-Индигирский, Западноколымский.

Берингийская арктико-гипарктическая подобласть (30.1 %).

3. Чукотская арктическая провинция (15.9 %); районы: Чукотка, Анюйский, Анадырский, Корякия.

4. Охотская оро-гипарктическая провинция (15.9 %); районы: Восточноколымский, Охотия, Восточноалданский.

Бореальная область (100 %).

Западносибирская подобласть (49.1 %).

5. Уральско-Западносибирская бореальная провинция (16.6 %); районы: Средний Урал, Ханты-Мансийский.

6. Западносибирская гемибореальная провинция (16.6 %); районы: Тобольский, Курганский, Омский, Томский, Новосибирский, Кемеровский, Барнаульский.

Среднесибирская подобласть (27.7 %).

7. Алтае-Енисейская оро-гемибореальная провинция (27.7 %); районы: Горный Алтай, Хакасия, Верхнеенисейский, Тува.

Восточносибирская подобласть (27.7 %).

8. Тунгусско-Ленская бореальная провинция (18.1 %); районы: Тунгусский, Каларский, Вилойский, Западноалданский.

9. Байкальская гемибореальная провинция (18.1 %); районы: Ангарский, Верхнеленский, Северобурятский, Южнобурятский, Шилкинский.

Восточноазиатская область (68.3 %).

Океаническая, или Тихоокеанская подобласть (38.2 %).

10. Камчатская океаническая провинция (23.1 %); районы: Камчатка, Командорский, Северокурильский.

11. Сахалинская океаническая провинция (23.1 %); районы: Амгунский, Северосахалинский, Южносахалинский, Южнокурильский.

Континентальная, или Панманчжурская подобласть (38.2 %)

12. Верхнеамурская континентальная провинция (18.1 %); районы: Нюкжинский, Восточнодаурский, Верхнезейский.

13. Манчжурская континентальная провинция (18.1 %); районы: Нижнезейский, Буреинский, Уссурийский.

Границы крайних южных и западных выделов районирования являются условными, так как в некоторых случаях могут включать сопредельные территории вне рамок нашего исследования. Тогда названия областей, подобластей и провинций будут неадекватными. При учете флоры всей Голарктики можно ожидать, что Арктическо-Берингийская область будет экстраполирована в циркумполярном направлении, Бореальная область будет продолжена в Европу, а Восточноазиатская область будет расширена к югу от российского Дальнего Востока. Аналогичному увеличению могут быть подвержены также некоторые периферийные подобласти и провинции. Так, Байкальская провинция будет расширена за счет северной части сопредельной Монголии; Манчжурская провинция охватит Северо-Восточный Китай; в Сахалинскую провинцию будет включен о. Хоккайдо (Япония).

Приведенная схема не детализирована до уровня округов, поскольку базовые флористические районы являются слишком крупными и в большинстве случаев соответствуют *a priori* флористическим округам. Полученное районирование отличается от возможного контрастного или от гармонического из-за несовпадения методов и исходных данных. В частности, основанное на анализе эндемизма контрастное районирование А. Л. Тахтаджяна (1978; Takhtajan, 1986) для земного шара содержит в Северной Азии две флористические области - Циркумбореальную и Восточноазиатскую - и девять провинций: Арктическую, Западносибирскую, Алтае-Саянскую, Среднесибирскую, Забайкальскую, Северо-Восточносибирскую, Охотско-Камчатскую, Манчжурскую и Сахалинско-Хоккайдскую.

В гармоническом районировании В. А. Недолужко (1997) для Азиатской России выделены также две флористические области - Бореальная и Восточноазиатская - и девять провинций: Арктическая, Западносибирская, Алтае-Саянская, Среднесибирская, Забайкальская, Восточносибирская,

Охотско-Камчатская, Манчжурская и Сахалинско-Хоккайдская. Это районирование сходно с предложенным Тахтаджяном (см. выше), но Циркумбореальная область названа Бореальной, а Северо-восточносибирская провинция названа Восточносибирской.

Для циркумполярной Арктической флористической области предложена схема гармонического деления (Юрцев и др., 1978; Yurtsev, 1994). В Северной Азии выделены провинции: Восточносибирская (подпровинции: Таймырская, Анабаро-Оленекская, Хараулахская, Яно-Индибирская) и Чукотская (подпровинции: Чукотка континентальная, Чукотка берингийская, Чукотка южная, Остров Врангеля).

Весьма подробным является гармоническое районирование Евразии, предложенное Meusel et al. (1965). В Северной Азии выделено 23 провинции в составе флористических областей: Циркумарктической, Пиркумбореальной, Понтическо-Южносибирской, Центральносибирско-Монгольско-Даурской и Китайско-Японской. За исключением Циркумарктической, в них различаются подобласти: Североевропейско-Западносибирская, Восточносибирская (Якутская) и Бореально-Тихоокеанская (1-3); Южносибирско-Паннонская (Южносибирско-Венгерская) и Среднесибирская (4-5); Центральносибирско-Даурская (6); Северо-Восточнокитайско-Восточноманчжурская и Японская (7-8).

В статическом районировании арктическая флора выделена у нас как Северосибирская подобласть. Вместе с Берингийской подобластью она составляет Арктическо-Берингийскую область. Такое объединение не является неожиданным, так как исследователи уже обращали внимание на то, что Берингия была центром радиации растений (Hultén, 1937 и др.). Она стала в плиоцене колыбелью арктической флоры вследствие орогенеза и близкого тогда положения Северного полюса (Сочава, 1944). Кроме расселения арктических растений, радиация была особо примечательной в комплексе монанных растений берингийского происхождения. Вследствие этого современная монанная флора на плато Путорана представляет в гипарктике северо-западный форпост Мегаберингии (Nimis et al., 1998). Сама арктическая флора связана генетически с флорой сопредельных горных территорий в составе гипоарктического ботанико-

географического пояса, описанного Б. А. Юрцевым (1966). Поэтому флористическую Северосибирскую подобласть образуют совместно провинции: Сибирская арктико-гипарктическая и Сибирская северо-восточная оро-гипарктическая. Аналогично этому Берингийскую подобласть составляют в паре провинции: Чукотская арктическая и Охотская оро-гипарктическая.

Во флористической Бореальной области прежде всего прослеживается меридиональное (секторное) деление Сибири на подобласти: Западносибирскую, Среднесибирскую и Восточносибирскую. При этом промежуточная по положению Среднесибирская подобласть более связана с Восточносибирской (расстояние 27.7 %), а не с Западносибирской (расстояние 49.1 %) подобластью. Она состоит из Алтае-Енисейской оро-гемибореальной провинции. Севернее ее Западносибирская и Восточносибирская подобласти смыкаются. Из них Западносибирская подобласть разделена в широтном направлении на бореальную Уральско-Западносибирскую провинцию, соответствующую подзоне средней тайги, и на гемибореальную Западносибирскую провинцию, объединяющую районы южной тайги, подтайги, лесостепи и степи. Аналогично этому Восточносибирская подобласть включает в средней тайге бореальную Тунгусско-Ленскую провинцию, а южнее - гемибореальную Байкальскую провинцию. Особенность Восточноазиатской флористической области - деление на Океаническую (или Тихоокеанскую) и Континентальную (или Панманчжурскую) подобласти, каждая из которых состоит из двух провинций.

Дендрограмма сходства видового состава по индексу Φ_i (см. выше) оказалась идентичной полученной по индексу Сокэла и Снита: имеет такую же конфигурацию и отличается лишь расстояниями ветвей. Следовательно, оба индекса являются альтернативными. Сходные, но все же неодинаковые дендрограммы получены на основе индексов Престона, Отиаи и Кульчинского, зато малоприспособленным (некорректным) оказалось моделирование флористического районирования с помощью дендрограмм по индексам Жаккара и Чекановского.

2. Филогенетическое районирование по родовой структуре флоры.

В дендрограмме родového состава с весовыми характеристиками богатства видами (в

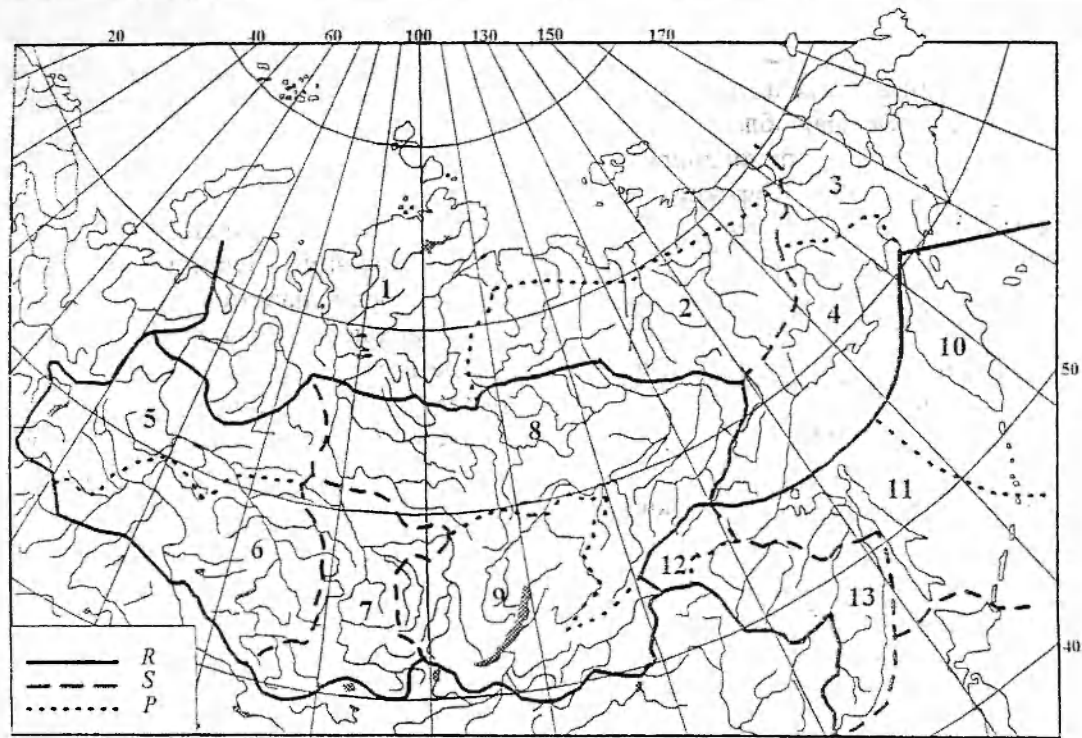


Рис. 3. Карта флористического деления Азиатской России по дендрограмме сходства видового состава.
Сплошной линией (R) ограничены области, штриховой (S) - подобласти, пунктирной (P) - провинции: 1 - Сибирская арктико-гипарктическая, 2 - Сибирская северо-восточная оро-гипарктическая, 3 - Чукотская арктическая, 4 - Охотская оро-гипарктическая, 5 - Уральско-Западносибирская boreальная, 6 - Западносибирская гемибореальная, 7 - Алтае-Енисейская оро-гемибореальная, 8 - Тунгусско-Ленская boreальная, 9 - Байкальская гемибореальная, 10 - Камчатская океаническая, 11 - Сахалинская океаническая, 12 - Верхнеамурская континентальная, 13 - Манчжурская континентальная

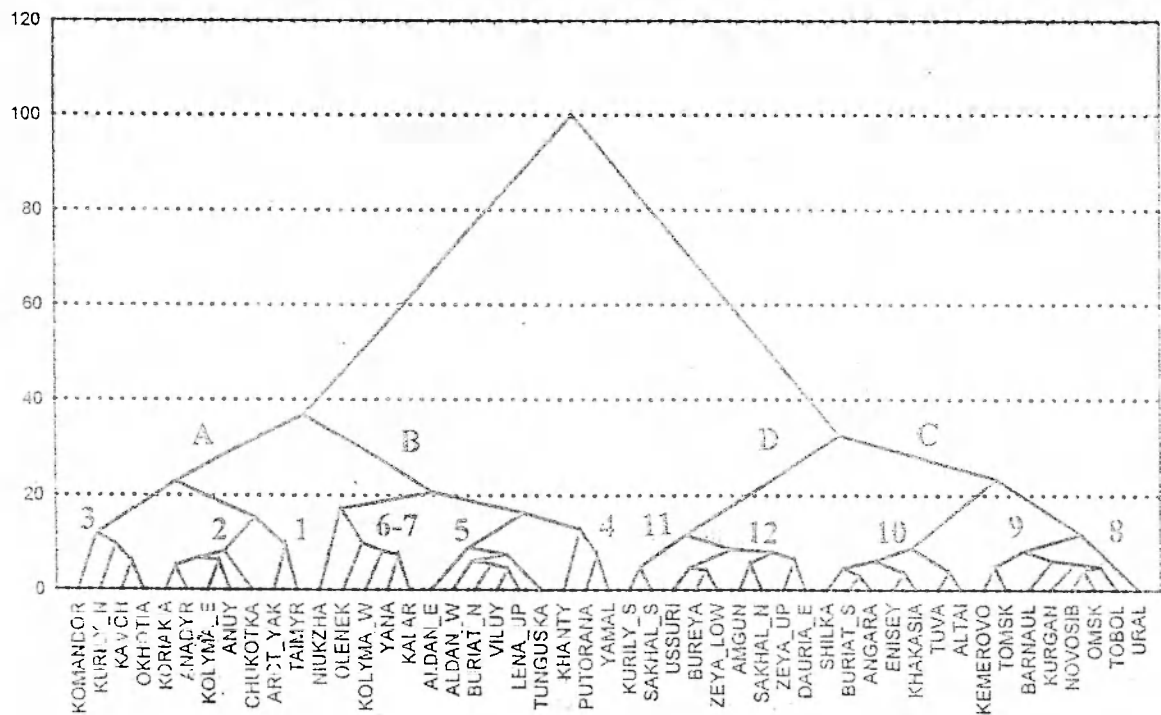


Рис.4. Дендрограмма флористических районов по относительному видовому богатству родов. Связывание евклидовых расстояний по методу Уорда. Обозначены кластеры (A-D) и подкластеры (1-12). Названия районов объяснены в тексте

промилле) кластеры различаются на расстоянии 32.4 и 36.4 %. Предположительно они соответствуют четырем флористическим областям (А-D). Подкластеры выделены на расстоянии 12.1-23.7 % и соответствуют 12 провинциям (рис. 4, 5):

Арктическо-Берингийская область (36.4 %).

1. Сибирская арктическая провинция (15.2 %); районы: Таймыр, Арктическая Якутия.

2. Чукотская арктическая провинция (15.2 %); районы: Чукотка, Анюйский, Анадырский, Корякия, Восточноколымский.

3. Охотско-Камчатская гипарктическая провинция (22.3 %); районы: Охотия, Камчатка, Командорский, Северокурильский.

Гипарктическо-бореальная область (36.4 %).

4. Ямальско-Путоранская гипарктическая провинция (16.2 %); районы: Ямальский, Ханты-Мансийский, Путорана.

5. Тунгусско-Ленская бореальная провинция (16.2 %); районы: Тунгусский, Верхнеленский, Северобурятский, Виллоиский, Западноалданский, Восточноалданский.

6. Якутская оро-гипарктическая провинция (16.2 %); районы: Оленекский, Яно-Индибирский, Западноколымский.

7. Становая оро-бореальная провинция (8.1, 17.6 %); районы: Каларский, Нюкжинский.

Гемибореальная область (32.4 %).

8. Уральская гемибореальная провинция (12.1 %); район: Средний Урал.

9. Западносибирская гемибореальная провинция (12.1 %); районы: Тобольский, Курганский, Омский, Томский, Новосибирский, Кемеровский, Барнаульский.

10. Восточносибирская гемибореальная провинция (23.7 %); районы: Горный Алтай, Тува, Хакасия, Верхнеенисейский, Ангарский, Южнобурятский, Шилкинский.

Восточноазиатская область (32.4 %).

11. Южносахалинская океаническая провинция (12.1 %); районы: Южносахалинский, Южнокурильский.

12. Манчжурская континентальная провинция (12.1 %); районы: Восточнодаурский, Северосахалинский, Верхнезейский, Нижнезейский, Буреинский, Амгунский, Уссурийский.

Это районирование отличается от схемы по видовому составу. В нем более контрастна зональность флоры, выраженная во взаимном положении областей. При этом в Западной Сибири области оказались отклоненными к северу, а на Дальнем Востоке, наоборот, расширены в южном направлении, что соответствует другой, чем в настоящее время, ориентации зон: с З-СЗ на В-ЮВ, а не с запада на восток. Такая зональность могла проявляться в плейстоцене, поскольку филогенетическое районирование на уровне родов отражает эволюцию на более ранних этапах, чем формирование основного видового состава современной флоры. Аналогично этому В.Н. Васильев (1958, с. 444) пришел к заключению по палеоботаническим находкам, что в Северо-Восточной Азии широтная зональность растительного покрова была ориентирована в плейстоцене не по параллелям, а с северо-запада на юго-восток.

Из Арктическо-Берингийской области оказались исключенными север Западной Сибири, плато Путорана и оро-гипарктическая полоса Северо-Восточной Сибири. Зато на Дальнем Востоке Арктическо-Берингийскую область дополнили на юге Камчатка, Командорские и северные Курильские острова в составе гипоарктической Охотско-Камчатской провинции.

Наиболее примечательным в филогенетическом районировании является разделение бореальной зоны Сибири на две области: Гипарктическо-бореальную и Гемибореальную. Первая охватывает северную и среднюю полосу Западной Сибири, основную часть Восточной Сибири, также Восточноалданский и Нюкжинский районы на Дальнем Востоке. При этом бореальная Тунгусско-Ленская провинция разобщает две близнецовые горные провинции: оро-гипарктическую Якутскую на севере и оро-бореальную Становую на юге (последняя состоит из Каларского и Нюкжинского районов).

Гемибореальную область составляют три провинции, замещающие друг друга в направлении с З-СЗ на В-ЮВ. При этом Средний Урал, в отличие от районирования по видовому составу, не сопряжен с Ханты-Мансийским районом в составе бореальной Уральско-Западносибирской провинции, а представляет особую гемибореальную Уральскую провинцию. Южная половина

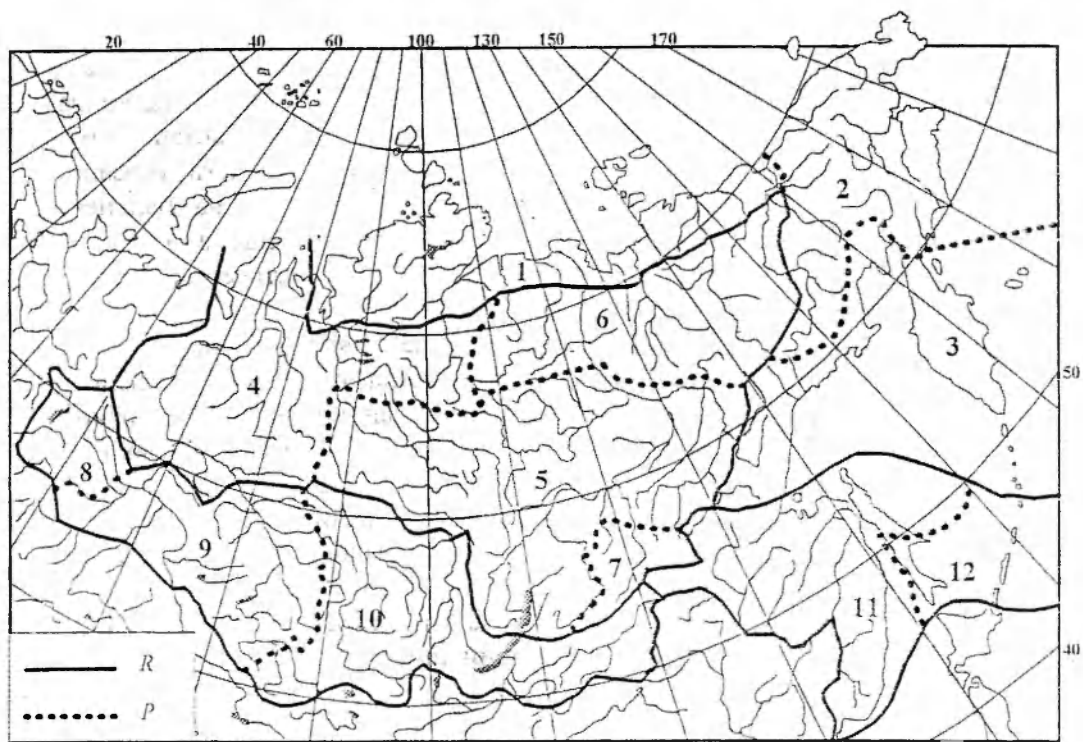


Рис. 5. Карта флористического деления Азиатской России по дендрограмме видового богатства родов.
Сплошной линией (R) ограничены области, пунктирной (P) - провинции: 1 - Сибирская арктическая, 2 - Чукотская арктическая, 3 - Охотско-Камчатская гипарктическая, 4 - Ямально-Путоранская гипарктическая, 5 - Тунгусско-Ленская бореальная, 6 - Якутская оро-гипарктическая, 7 - Становая оро-бореальная, 8 - Уральская гемибореальная, 9 - Западносибирская гемибореальная, 10 - Восточносибирская гемибореальная, 11 - Южносахалинская океаническая, 12 - Манчжурская континентальная

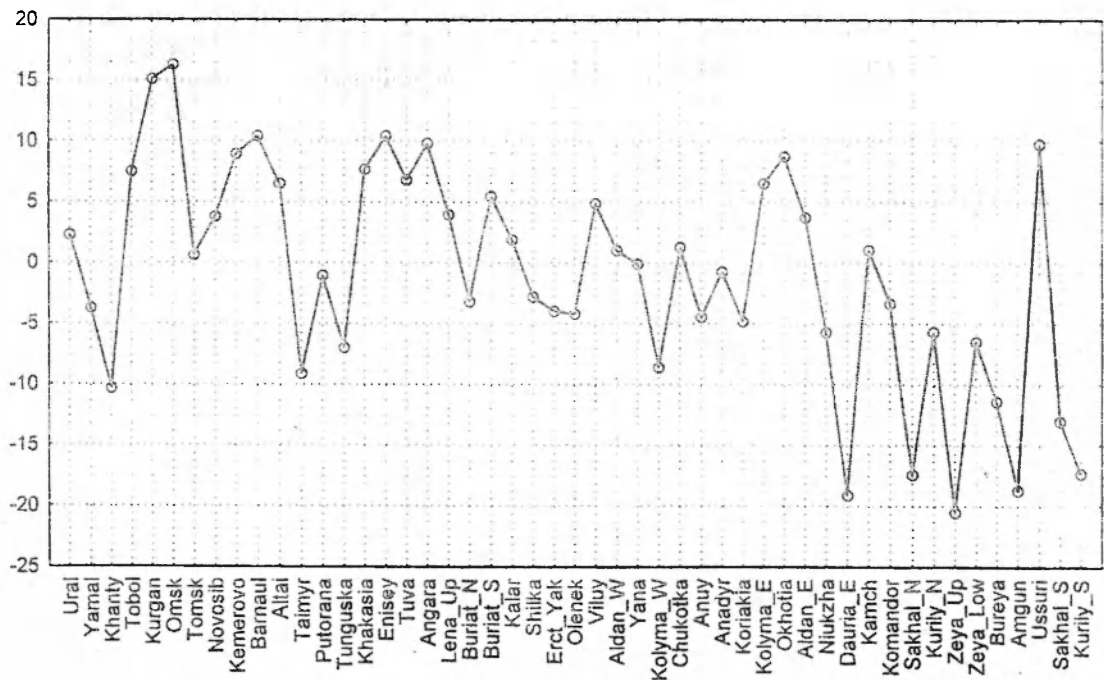


Рис. 6. Рельефная диаграмма автохтонной (положительные значения) и аллохтонной (отрицательные значения) тенденций на уровне родов в эволюции флористических районов в неогене (%).
Названия районов объяснены в тексте

Средней Сибири объединена с гемибореальной Восточносибирской провинцией, которая зато сужена вследствие отсоединения Северного Прибайкалья, с отнесением его к бореальной Тунгусско-Ленской провинции.

Камчатка, Командорские и северные Курильские острова теперь относятся к Арктическо-Берингийской, а не к Восточноазиатской области. Из океанической Сахалинской провинции отделены Амгунский и Северосахалинский районы, которые вместе с Восточной Даурией вошли в континентальную Манчжурскую провинцию.

3. Соотношение автохтонной и аллохтонной тенденций во флорогенезе районов.

Регрессия между числом родов и семейств во флоре отдельных районов представлена эмпирическим уравнением (число районов $n = 49$, коэффициент корреляции $r = 0.957$):

$$G' = -147.0 + 5.733 * F,$$

где G' - ожидаемое число родов по реальному числу семейств (F).

Регрессия между числом видов и родов вычислена по другому эмпирическому уравнению (число районов $n = 49$, коэффициент корреляции $r = 0.938$):

$$S' = 438.3 + 0.003797 * G_2,$$

где S' - ожидаемое число видов по квадрату реального числа родов (G_2^2).

Оригинальность родового состава в зависимости от числа семейств [GE_OR] определена по разнице между реальным и ожидаемым числом родов и показана на рельефной диаграмме (рис. 6). Аналогично этому определена показанная на другой диаграмме оригинальность видового состава флоры в зависимости от числа родов [SP_OR] (рис. 7).

Высокой *автохтонностью родового состава* (6.52-16.28 %, см. таблицу) отличаются многие южные районы Сибири, особенно степные, лесостепные и горно-степные: Омский, Курганский и Тобольский (но не Новосибирский и Томский), также Кемеровский и Барнаульский в Западной Сибири; Горный Алтай, Хакасия, Верхнеенисейский район и Тува в Средней Сибири; Ангарский и Южнобурятский районы в Восточной Сибири (но не Шилкинский район). На Дальнем Востоке выделяются Охотский и Вос-

точноколымский районы, а также расположенный в Манчжурии Уссурийский район.

Можно предположить, что названные районы Южной Сибири были очагами формирования новых родов во флоре под влиянием аридизации климата в неогене и формирования степной биоты. Процесс особенно интенсивным был на юго-западе Сибири, а именно в Омском, Курганском и Тобольском районах, но не в Новосибирском и Томском районах. Вне усиленного образования родов была Даурия (Шилкинский район) на юго-востоке Сибири, которая находилась тогда еще под влиянием влажного муссонного климата с востока.

В сопредельной Манчжурии усиленное образование родов проявлялось в Уссурийском районе. На севере Дальнего Востока очагом образования родов были Охотия и Восточноколымский район (8.77 и 6.56 %). Следовательно, можно предполагать, что эти два района составляли первичный центр Берингии.

Противоположная тенденция по усилению *аллохтонности родового состава* значительно преобладала в генезисе флоры некоторых районах (от -10.35 до -20.51 %). Их относительную родовую бедность можно объяснить положением в переходной полосе между биомами в неогене и раннем плейстоцене, когда эти районы оказались в условиях высокого экологического напряжения. В Западной Сибири - это Ханты-Мансийский район. На Дальнем Востоке аллохтонность была значительной на крайнем северо-западе Манчжурии - в сопредельных Восточнодаурском, Верхнезейском и Буринском районах. Родовая бедность других районов - Амгунского, Северосахалинского, Южносахалинского и Южнокурильского, вероятно, связана с недавним обособлением там суши. Эти районы образуют самостоятельную Сахалинскую океаническую провинцию на схеме статического районирования.

Высокой *автохтонностью видового состава* флоры (18.84-26.92 %) отличаются некоторые горные районы: Горный Алтай и Тува на юге Сибири, Арктическая Якутия, Чукотка и Анюйский район на северо-востоке Азии. Это вызвано интенсивным видообразованием (специацией) там в плейстоцене в связи с горообразованием.

Повышенной *аллохтонностью видового состава* (от -13.01 до -22,94 %) отличаются

Заключение

Статическое и филогенетическое районирования флоры не являются взаимно исключаящими, а дополняют друг друга. При этом статическое районирование имеет базовое значение. Оно отражает сложившееся в голоцене пространственное разнообразие флоры на уровне вида, т.е. основной единицы в классификации таксонов. Филогенетическое районирование отражает пространственные связи в эволюции флоры, возникшие преимущественно в позднем плейстоцене.

Схемы обоих конвергентных районирований, статического и филогенетического, получены на основе всего видового состава или всей родо-видовой структуры. Поэтому интерпретация районирования не предполагает анализ эндемизма или избранных эколого-хорологических комплексов растений, как это принято в случае дивергентных районирований (контрастного и гармонического).

Для понимания иерархии в конвергентных районированиях имеет значение географическая связь флористических выделов с биомами: арктическим, гипоарктическим, оро-гипоарктическим, бореальным (таежным), оро-бореальным, гемибореальным и оро-гемибореальным. Кроме того, в Восточноазиатской флористической области показательным является также континентальное

или океаническое положение южных подобластей и провинций.

Рельефные диаграммы оригинальности родового и видового составов позволили выявить особенности эволюции флоры отдельных районов и их группировок. Сделано допущение, что оригинальность родового состава обусловлена эволюцией флоры преимущественно в неогене, а видового состава - в плейстоцене. По родовому составу удалось выявить центры аридизации в связи с формированием степной флоры и первичный очаг берингийской флоры. По видовому составу высокая оригинальность флоры более четко проявляется в районах с прежним интенсивным горообразованием и связана с видообразованием при увеличении экологического разнообразия. В противоположность этому низкая оригинальность видового состава может быть следствием экологического напряжения. Оно возникает в районах, расположенных в переходной полосе между биомами, в связи с ее перемещениями под влиянием флуктуаций климатического режима в плейстоцене и голоцене.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 99-04-49711). Авторы признательны Л.З. Лукмановой за помощь при составлении списков растений и Н.Б. Ермакову за оформление картосхем.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев В.Н. 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. Вып. 3. С. 361-457.
- Горчаковский П.Л. (ред.). 1994. Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М. 525 с.
- Малышев Л.И. 1976. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана (ред. Малышев Л.И.). Новосибирск. С. 163-186.
- Малышев Л.И. 1999. Основы флористического районирования // Бот. журн. Т. 84. № 1. С. 3-14.
- Малышев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. 1998а. Пространственное разнообразие родовой структуры во флоре Сибири // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб. С. 33-44.
- Малышев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. 1998б. Таксономические спектры флоры Сибири на уровне семейств // Бот. журн. Т. 83. № 10. С. 3-17.
- Недолужко В.А. 1997. Хорология арборифлоры российского Дальнего Востока // Комаровские чтения (Владивосток). Вып. 43. С. 82-127.
- Ольдендерфер М.С., Блэшфильд Р.К. 1989. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М. С. 134-214.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. 287 с.
- Пяк А.И., Зверев А.А. 1997. Опыт сравнительного анализа локальных флор с помощью прикладного статистического пакета BIOSTAT // Бот. журн. Т. 82. № 5. С. 64-75.

- Сосудистые растения советского Дальнего Востока (ред. Харкевич С.С.). 1985-1996. Т. 1-8. Л.; СПб.
- Сочава В.Б. 1944. О происхождении флоры северных полярных стран // Природа. № 4. С. 45-55.
- Флора Сибири (ред. Малышев Л.И.). 1987-1997. Т. 1-13. Новосибирск.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л. 247 с., карта.
- Толмачев А.И. 1974. Введение в географию растений. Л. 244 с.
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с.
- Шмидт В.М. 1980. Статистические методы в сравнительной флористике. Л. 176 с.
- Юрцев Б.А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения (Ленинград). Вып. 19. 93 с.
- Юрцев Б.А. 1983. О количественной оценке "веса" видов при флористических исследованиях // Бот. журн. Т. 68. № 9. С. 1145-1152.
- Юрцев Б.А., Семкин Б.И. 1980. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. Т. 65. № 12. С. 1706-1707.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. 1978. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л. С. 9-104.
- Anderberg M.R. 1973. Cluster analysis for applications. New York. 359 p.
- Hengeveld R. 1990. Dynamic biogeography. Cambridge University Press, Cambridge. 249 p.
- Hulten E. 1937. Outline of the history of arctic and boreal biota during Quaternary period. New York. 168 p.+ 43 pl.
- Malyshev L.I. 1991. Some quantitative approaches to problems of comparative floristics // Quantitative approaches to phytogeography (eds.: Nimis P.L., Crovello T.J.). Dordrecht. P. 15-33.
- Meusel H., Jager E., Weinert E. 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena. 258 S.; Karten.
- Nimis P.L., Malyshev L.I., Bolognini G., Friesen N. W. 1998. A multivariate phytogeographic analysis of plant diversity in the Putorana plateau (N Siberia) // Opera Botanica. No. 136. 72 p.
- Norusis M.J. 1993. SPSS for Windows: base system user's guide. Chicago. 828 p.
- Preston F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. Vol. 43. No. 2-3. P. 185-215, 410-431.
- Rohlf F.J. 1990. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. New York. VIII, 1.1-11.5 p.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1973. Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. San Francisco. 573 p.
- Sokal R.R., Sneath P.H.A. 1963. Principles of numerical taxonomy. San Francisco. 359 p.
- Takhtajan A. 1986. Floristic regions of the World. Berkeley. XXII+522 p., map.
- Ward J.H. jr. 1963. Hierarchical grouping to optimise an objective function // J. Amer. Statist. Assoc. Vol. 58. No. 301. P. 236-244.
- Yurtsev B.A. 1994. Floristic division of the Arctic // J. Veget. Sci. Vol. 5. P. 765-776.

Получено 25.05.1999 г.

Малышев Леонид Иванович,
Байков Константин Станиславович,
Доронькин Владимир Михайлович
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101.
Тел.: (383 2) 342367; факс: (383 2) 354986; e-mail: root@botgard.nsk.su