

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПТЕРИДОФЛОР БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНОВ

С.С. Калюзный, О.П. Виньковская

*Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского,
664038, Иркутская область, пос. Молодежный, д. 1/1, e-mail: kaluzhniy@mail.ru*

Рассмотрена таксономическая структура флоры папоротникообразных (птеридофлоры) Байкальской Сибири в сравнении с сопредельными регионами (Алтайский и Красноярский края, Амурская область и Монголия). Используются методы сравнительной флористики. Математически рассчитано сходство сравниваемых птеридофлор. Выявлены региональные особенности флорогенеза.

Ключевые слова: *птеридофлора, семейственный и родовой спектры, дендрит сходства, Байкальская Сибирь, Алтайский край, Красноярский край, Амурская область, Монголия.*

THE TAXONOMIC ANALYSES OF PTERIDOFLORA OF BAIKALIAN SIBERIA AND NEIGHBORING REGIONS

S.S. Kalyuzhny, O.P. Vin'kovskaya

*Irkutsk State Agrarian University A.A. Ezhevsky,
664038, Irkutsk oblast, Molodezhny distr., Bld. 1/1, e-mail: kaluzhniy@mail.ru*

The article considered to the systematic (taxonomic) structure fern's flora (pteridoflora) of Baikalian Siberia in comparison with neighboring regions (the Altai and Krasnoyarsk regions, Amur oblast and Mongolia). Are used the methods of comparative floristic. Mathematically calculated similarity compared pteridofloras. Revealed regional features of florogenesis.

Key words: *pteridoflora, familial and genus spectra, dendrite of similarities, Baikalian Siberia, Altai region, Krasnoyarsk region, Amur oblast, Mongolia.*

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия значительное внимание уделяется инвентаризации флоры азиатской части России. Несмотря на значительный объем проведенных изысканий, отдельные региональные флоры изучены с различной степенью детальности. В основном объектами систематического анализа являются флоры сосудистых растений, в которых папоротникообразные рассматриваются чаще всего как составной компонент.

Папоротники – неотъемлемый элемент большинства растительных сообществ, занимая раз-

личные экологические ниши, они участвуют в образовании эталонных фитоценозов, выступают индикаторами благоприятных экологических условий.

Цель настоящей работы – изучить состав, структуру, закономерности формирования флоры папоротникообразных Байкальской Сибири (БС) в сравнении с сопредельными регионами (Ал – Алтайский край, КК – Красноярский край, Мн – Внешняя Монголия, АО – Амурская область).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Авторские исследования проводились на территории БС, используя рабочее районирование, предложенное В.В. Чепиной (2009). Материалом для работы послужили полевые сборы 2002–2015 гг. Основу составили гербарные материалы в количестве 1235 листов. Обработаны коллекции лаборатории лесного дела Иркутского ГАУ им. А.А. Ежевского (г. Иркутск); Ботанического института им. В.Л. Комарова (г. Санкт-Петербург,

ЛЕ); гербария им. проф. М.Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск, NSK); гербария им. проф. В.И. Смирнова Иркутского государственного университета (г. Иркутск, IRKU); гербария Бурятского государственного университета (г. Улан-Удэ, UUDE); гербария Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ, UUN); гербария Сибирского института физиологии растений СО

РАН (г. Иркутск, IRK). Общее количество учтенных и критически просмотренных гербарных образцов составляет 5850 единиц.

Совокупность видов папоротникообразных мы отождествляем с понятием “птеридофлора”. Обычно при описании и анализе флор в последний привлекаются только сосудистые растения (Толмачев, 1974). Как само собой разумеющееся воспринимается отсутствие в описании флоры данных о мхах, лишайниках, водорослях и т. п., “как нечто, не требующее пояснений” (Мочалов, 2013, с. 11). Соглашаясь с теоретическими выкладками А.С. Мочалова, изложенными в его статье “Птеридофлора как объект изучения” (2013, с. 11), оставляем за собой “полное право [...] анализировать [птеридофлору], используя методологический аппарат современной сравнительной флористики”.

При изучении сравниваемых птеридофлор применен, ставший классическим, систематический метод анализа, построенный на характерном, свойственном каждой флоре, распределении видов между систематическими категориями (Толмачев, 1974).

Конспект видов папоротникообразных БС опубликован нами ранее (Калужный, Виньковская, 2015). Систематическая структура птеридо-

флор изучалась в сравнении с соседними регионами, при этом по флоре папоротникообразных Ал, в понимании Р.В. Камелина с соавторами, использовалась монография “Флора Алтая” (2005), КК – “Определитель растений юга Красноярского края” (1979), по АО – работы И.А. Крещенок (2007, 2011), Мн – И.А. Губанова “Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения)” (1996), а также учтены данные А.И. Шмакова (2009, 2011).

Для выяснения систематической близости региональных птеридофлор использованы семейственные и родовые спектры, поскольку именно они в меньшей степени, чем другие флористические показатели, зависят от площади выявления и возможной неполноты инвентаризации флоры (Шмидт, 1984, с. 213–214). В обработку включены все 14 семейств и 26 родов, которые отмечены для исследуемой и сопредельных птеридофлор.

Порядковый номер семейств и родов представляет собой их ранг. Ранжированные ряды использованы для математического расчета сходства систематической структуры флор. В качестве показателя такого сходства применен коэффициент ранговой корреляции (ρ_s) Спирмена (Шмидт, 1980), который считается предпочтительным в случае связанных рангов (Шмидт, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Птеридофлора БС содержит 54 вида из 19 родов, 12 семейств (табл. 1). Высшие таксоны представлены двумя классами, из которых Psilotopsida состоит из одного подкласса и порядка Ophioglossales и Polypodiopsida – одного подкласса и двух порядков (разноспоровые – Salviniales и равноспоровые – Polypodiales).

Похожую систематическую структуру имеют птеридофлоры смежных регионов (табл. 2). На класс Psilotopsida приходится 11.1 % от общего числа видов БС и 9.8–12.2 % для других регионов, за исключением Монголии (6.4 %).

Папоротникообразные этого достаточно примитивного класса представлены одним системати-

чески изолированным семейством *Ophioglossaceae*, виды которого в современный период получили широкое распространение на территориях, подвергшихся оледенению, или в регионах с изменившимся климатом (Tryon R.M., Tryon A.F., 1982). Что, несомненно, свидетельствует, с одной стороны, об их низкой конкурентной способности, с другой – демонстрирует высокий потенциал к расселению.

Насыщенность семейств видами (6.0), родами (2.0), родов видами (3.0) класса Psilotopsida, порядка Ophioglossales – максимальная, что позволяет сделать вывод о слабых, но показывающих автохтонные тенденции формирования этой части исследуемой птеридофлоры.

Таблица 1

Участие высших таксонов в сложении птеридофлоры Байкальской Сибири

| Таксон | Семейство | | Род | | Вид | | Пропорции флоры | | |
|---------------------------------|-----------|-------------|-----------|-------------|-----------|-------------|--------------------|--------------------|-----------------|
| | Число | Доля, % | Число | Доля, % | Число | Доля, % | видов/ семейств | родов/ семейств | видов/ родов |
| I. Class Psilotopsida | 1 | 8.3 | 2 | 10.5 | 6 | 11.1 | 6.0 | 2.0 | 3.0 |
| Subclass <i>Ophioglossidae</i> | 1 | 8.3 | 2 | 10.5 | 6 | 11.1 | 6.0 | 2.0 | 3.0 |
| 1. Order Ophioglossales | 1 | 8.3 | 2 | 10.5 | 6 | 11.1 | 6.0 | 2.0 | 3.0 |
| II. Class Polypodiopsida | 11 | 91.7 | 17 | 89.5 | 48 | 88.9 | 4.4 | 1.5 | 2.8 |
| Subclass <i>Polypodiidae</i> | 11 | 91.7 | 17 | 89.5 | 48 | 88.9 | 4.5 | 1.5 | 2.8 |
| 2. Order Salviniales | 1 | 8.3 | 1 | 5.3 | 1 | 1.9 | 1.0 | 1.0 | 1.0 |
| 3. Order Polypodiales | 10 | 83.4 | 16 | 84.2 | 47 | 87.0 | 4.7 | 1.6 | 2.9 |
| Всего | 12 | 100 | 19 | 100 | 54 | 100 | 4.5 | 1.6 | 2.8 |

Доли высших таксонов и пропорции региональных птеридофлор

| Таксон | Семейство, % | | | | Род, % | | | | Вид, % | | | | Пропорции высших таксонов | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------|--------------|------|------|------|--------|------|------|------|--------|------|------|------|---------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|--|
| | АО | | Мн | | АО | | Мн | | АО | | Мн | | АО | | Мн | | АО | | Мн | | АО | | Мн | | |
| | Ал | КК | Мн | АО | Ал | КК | Мн | АО | Ал | КК | Мн | АО | Ал | КК | Мн | АО | Ал | КК | Мн | АО | Ал | КК | Мн | АО | |
| I. Class Psilotopsida | 7.7 | 9.1 | 10.0 | 7.7 | 10.0 | 11.8 | 7.1 | 8.3 | 10.5 | 12.2 | 6.4 | 9.8 | 6.0 | 6.0 | 2.0 | 5.0 | 2.0 | 2.0 | 1.0 | 2.0 | 3.0 | 3.0 | 2.0 | 2.5 | |
| Subclass <i>Ophioglossidae</i> | 7.7 | 9.1 | 10.0 | 7.7 | 10.0 | 11.8 | 7.1 | 8.3 | 10.5 | 12.2 | 6.4 | 9.8 | 6.0 | 6.0 | 2.0 | 5.0 | 2.0 | 2.0 | 1.0 | 2.0 | 3.0 | 3.0 | 2.0 | 2.5 | |
| 1. Order <i>Ophioglossales</i> | 7.7 | 9.1 | 10.0 | 7.7 | 10.0 | 11.8 | 7.1 | 8.3 | 10.5 | 12.2 | 6.4 | 9.8 | 6.0 | 6.0 | 2.0 | 5.0 | 2.0 | 2.0 | 1.0 | 2.0 | 3.0 | 3.0 | 2.0 | 2.5 | |
| II. Class Polypodiopsida | 92.3 | 90.9 | 90.0 | 92.3 | 90.0 | 88.2 | 92.9 | 91.7 | 89.5 | 87.8 | 93.6 | 90.2 | 4.3 | 4.3 | 3.3 | 3.8 | 1.5 | 1.5 | 1.5 | 1.8 | 2.8 | 2.9 | 2.4 | 2.1 | |
| Subclass <i>Polypodiidae</i> | 92.3 | 90.9 | 90.0 | 92.3 | 90.0 | 88.2 | 92.9 | 91.7 | 89.5 | 87.8 | 93.4 | 90.2 | 4.3 | 4.3 | 3.3 | 3.8 | 1.5 | 1.5 | 1.5 | 1.8 | 2.8 | 2.9 | 2.4 | 2.1 | |
| 2. Order <i>Salviniales</i> | 15.3 | - | - | 7.7 | 10.0 | - | - | 4.2 | 5.3 | - | - | 2.0 | 1.5 | - | - | 1.0 | 1.0 | - | - | 1.0 | 1.5 | - | - | 1.0 | |
| 3. Order <i>Osmundales</i> | - | - | - | 7.7 | - | - | - | 4.2 | - | - | - | 2.0 | - | - | - | 1.0 | - | - | - | 1.0 | - | - | - | 1.0 | |
| 4. Order <i>Polypodiales</i> | 77.0 | 90.9 | 90.0 | 77.0 | 80.0 | 88.2 | 92.9 | 83.3 | 84.2 | 87.8 | 93.4 | 86.2 | 4.8 | 4.3 | 3.3 | 4.4 | 1.6 | 1.5 | 1.5 | 2.0 | 3.0 | 2.9 | 2.4 | 2.2 | |
| Пропорции полных птеридофлор | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 4.4 | 4.5 | 3.2 | 3.9 | 1.5 | 1.5 | 1.4 | 1.8 | 1.5 | 1.5 | 1.5 | 1.8 | 4.4 | 4.5 | 3.2 | 3.9 | 1.5 | 1.5 | 1.5 | 1.8 | 2.9 | 2.9 | 2.1 | 2.0 | |

Примечание. Здесь и далее регионы: Ал – Алтайский край, КК – Красноярский край, Мн – Внешняя Монголия, АО – Амурская область.

Класс *Polypodiopsida* имеет преимущественное положение и включает 88.9 % от общего числа видов БС и от 87.8 % для КК до 93.6 % для Мн. Соотношение двух классов (примерно 1:9) как для БС, так и большей части сопредельных территорий, – есть выражение особенностей флорогенеза папоротникообразных сравниваемых регионов.

Внутриклассовая структура птеридофлор очень сходна. Исключение составляет АО, где отмечается не характерный для других флор порядок *Osmundales*. Наличие осмундовых в птеридофлоре южной части российского Дальнего Востока объясняется более благоприятными климатическими условиями и тесными связями с флорой Китая.

Среди флор папоротникообразных КК и Мн отсутствует порядок *Salviniales*. Многолетние сальвиниевые встречаются в тропическом и субтропическом климате, в теплых водоемах или в условиях высокой влажности. Лишь единственный однолетник и гидрофит – *Salvinia natans* (L.) All. приспособился к условиям умеренного климата БС, Ал и АО, но не отмечен для территорий с более холодным и сухим климатом КК и Мн.

Самый представительный порядок *Polypodiales* характерен для всех сравниваемых птеридофлор и включает 87.0 % от общего числа видов БС и 84.2–93.4 % для сопредельных регионов. Это наиболее филогенетически развитая прогрессивная группа растений, переживающая в настоящее время расцвет (Бобров, 1978; Tryon R.M., Tryon A.F., 1982; Christenhusz et al., 2011; Christenhusz, Chase, 2014). На порядок приходится самая значительная доля родов и семейств, при этом пропорции порядка имеют несколько сниженные показатели по сравнению с *Ophioglossales*.

Участие семейств, как и высших таксонов, имеет в целом сходное соотношение долей в сложении птеридофлор БС и сравниваемых регионов (рис. 1). Детализация семейственных спектров отражена в табл. 3.

Из 14 семейств, слагающих птеридофлору рассматриваемых территорий, наибольшие значения получили *Woodsiaceae*, *Cystopteridaceae*, *Dryopteridaceae*, *Aspleniaceae* и *Ophioglossaceae*. На их долю приходится свыше 70 % от общего числа видов.

Семейство *Woodsiaceae*, которое имеет ранг I как для БС, так и для двух других восточных регионов (Мн и АО), демонстрирует превалирование азиатских (восточных) тенденций в формировании исследуемой птеридофлоры. Роль этого семейства снижается в западных, относительно БС, птеридофлорах Ал и КК.

В Ал и КК на первое место выходит *Cystopteridaceae*, которое в исследуемой флоре имеет ранг II–III и поддерживает бореальные и ориентальные тенденции регионального флорогенеза, поскольку

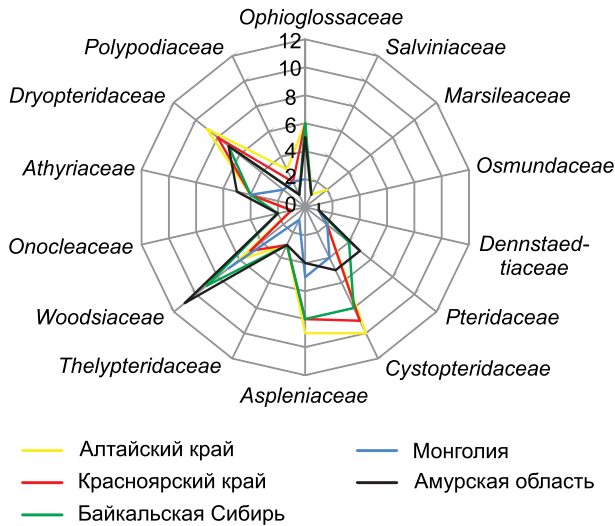


Рис. 1. Диаграмма сходства спектров семейств птеридофлор Байкальской Сибири и сопредельных регионов.

видовое разнообразие цистоптерисовых приходится на Северный и Центральный Китай (Wu et al., 2013). Это наиболее холодоустойчивые виды, часто приуроченные к горным системам Внутренней Азии.

Горный характер распространения имеют и многие азиатские представители семейства *Aspleniaceae* (Там же, 2013), которое для БС выходит на II–III место и сближает исследуемую птеридофлору с Ал и Мн. Во флоре АО, формирующейся в более благоприятных условиях, асплениевых меньше всего.

Гемикосмополитное семейство *Dryopteridaceae*, наибольшее разнообразие представителей которого приходится на Китай, подчеркивает, с одной стороны, аллохтонные черты птеридофлоры БС, с другой – восточно-азиатские тенденции ее развития. Семейство большее значение имеет во флорах КК и Ал, и АО. В исследуемой флоре семейству принадлежит ранг IV, а в Мн – V–VIII.

Несмотря на ценофобность видов семейства *Ophioglossaceae* из класса Psilotopsida, включающего чуть более 1/10 состава птеридофлоры БС, само семейство во всех спектрах сравниваемых флор (за исключением КК) устойчиво входит в пятерку ведущих.

Из пяти ведущих семейств, рассмотренных нами выше, наибольшая насыщенность родов видами (8.0–9.0) для БС выявлена только для двух – *Woodsiaceae* и *Aspleniaceae*. При этом вудсиевые сближают птеридофлору БС с АО, а асплениевые – с Ал и КК. Таким образом, эти два семейства из порядка Polypodiales выражают самобытность исследуемой флоры, автохтонные процессы ее формирования.

Семейства *Cystopteridaceae*, *Dryopteridaceae* и *Ophioglossaceae* имеют средние показатели насы-

Таблица 3

Спектры семейств птеридофлор Байкальской Сибири и сопредельных регионов

| Семейство | Ранг | | | | | | Род (число/доля, %) | | | | | | Вид (число/доля, %) | | | | | | Насыщенность родов видами | | | | | | | |
|-------------------------|------------|-----------------|-----------|--------|-------------|------------------|---------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | БС | Ал | КК | Мн | АО | АО | БС | Ал | КК | Мн | АО | БС | Ал | КК | Мн | АО | БС | Ал | КК | Мн | АО | БС | Ал | КК | Мн | АО |
| | В X–XII | IV–V XI–XIII | – IX–X | – – | – X–XIII | III–VI X–XIII | II–V IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X | – IX–X |
| <i>Ophioglossaceae</i> | V | IV–V | X–XII | V–VIII | III–VI | III–VI | 2/10.5 | 2/10.0 | 2/11.8 | 1/7.1 | 2/8.3 | 6/11.1 | 6/10.5 | 6/12.2 | 2/6.3 | 5/9.8 | 3.0 | 3.0 | 3.0 | 2.0 | 2.5 | 3.0 | 3.0 | 3.0 | 2.0 | 2.5 |
| <i>Salviniaceae</i> | X–XII | XI–XIII | – | – | X–XIII | X–XIII | 1/5.3 | 1/5.0 | – | – | 1/4.2 | 1/1.7 | 1/1.8 | – | 1/2.0 | 1/2.0 | 1.0 | 1.0 | – | 1.0 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | – | 1.0 | |
| <i>Marsileaceae</i> | – | IX–X | – | – | – | – | – | 1/5.0 | – | – | – | – | 2/3.5 | – | – | – | 2.0 | 2.0 | – | – | – | – | – | – | – | |
| <i>Osmundaceae</i> | – | – | – | – | X–XIII | X–XIII | – | – | – | – | 1/4.2 | – | – | – | 1/2.0 | 1/2.0 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| <i>Dennstaedtiaceae</i> | X–XII | XI–XIII | X–XII | IX–X | X–XIII | X–XIII | 1/5.3 | 1/5.0 | 1/5.9 | 1/7.1 | 1/4.2 | 1/1.7 | 1/1.8 | 1/2.0 | 1/3.1 | 1/2.0 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | |
| <i>Pteridaceae</i> | VI–VII | IX–X | VIII–IX | V–VIII | III–VI | III–VI | 2/10.5 | 2/10.0 | 2/11.8 | 2/14.3 | 4/16.6 | 4/7.5 | 2/3.5 | 2/4.1 | 2/6.3 | 5/9.8 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | |
| <i>Cystopteridaceae</i> | II–III | I | I | III–IV | III–VI | III–VI | 2/10.5 | 2/10.0 | 2/11.8 | 2/14.3 | 2/8.3 | 8/14.8 | 10/17.5 | 9/18.5 | 4/12.5 | 5/9.8 | 4.0 | 5.0 | 4.5 | 2.0 | 2.5 | 4.0 | 5.0 | 2.0 | 2.5 | |
| <i>Aspleniaceae</i> | II–III | II–III | III–IV | II | VII | VII | 1/5.3 | 1/5.0 | 1/5.9 | 1/7.1 | 1/4.2 | 8/14.8 | 9/15.8 | 8/16.3 | 5/15.5 | 4/7.8 | 8.0 | 9.0 | 8.0 | 5.0 | 4.0 | 9.0 | 5.0 | 5.0 | 4.0 | |
| <i>Thelypteridaceae</i> | VIII | VII–VIII | VII | IX–X | VIII | VIII | 2/10.5 | 2/10.0 | 2/11.8 | 1/7.1 | 2/8.3 | 3/5.8 | 3/5.2 | 3/6.1 | 1/3.1 | 3/5.8 | 1.5 | 1.5 | 1.5 | 1.0 | 1.5 | 1.5 | 1.0 | 1.0 | 1.5 | |
| <i>Woodsiaceae</i> | I | IV–V | III–IV | I | I | I | 1/5.3 | 1/5.0 | 1/5.9 | 1/7.1 | 1/4.2 | 9/16.7 | 6/10.5 | 5/10.2 | 7/28.1 | 11/21.6 | 9.0 | 6.0 | 5.0 | 7.0 | 11.0 | 6.0 | 7.0 | 7.0 | 11.0 | |
| <i>Onocleaceae</i> | IX | XI–XIII | X–XII | – | IX | IX | 2/10.5 | 1/5.0 | 1/5.9 | – | 2/8.3 | 2/3.7 | 1/1.8 | 1/2.0 | – | 2/3.9 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | – | 1.0 | 1.0 | – | – | 1.0 | |
| <i>Athyriaceae</i> | VI–VII | VI | VI | III–IV | III–VI | III–VI | 2/10.5 | 2/10.0 | 2/11.8 | 2/14.3 | 3/12.5 | 4/7.5 | 4/7.0 | 4/8.2 | 4/12.5 | 5/9.8 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 1.7 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 1.7 | |
| <i>Dryopteridaceae</i> | IV | II–III | II | V–VIII | II | II | 2/10.5 | 2/10.0 | 2/11.8 | 1/7.1 | 3/12.5 | 7/13.0 | 9/15.8 | 8/16.3 | 2/6.3 | 7/13.7 | 3.5 | 4.5 | 4.0 | 2.0 | 3.5 | 4.5 | 4.0 | 2.0 | 3.5 | |
| <i>Polypodiaceae</i> | X–XII | VII–VIII | VIII–IX | V–VIII | X–XIII | X–XIII | 1/5.5 | 2/10.0 | 1/5.9 | 2/14.3 | 1/4.2 | 1/1.7 | 3/5.2 | 2/4.1 | 2/6.3 | 1/2.0 | 1.0 | 1.5 | 2.0 | 1.0 | 1.0 | 1.5 | 2.0 | 1.0 | 1.0 | |
| Всего | 19/100 | 20/100 | 17/100 | 14/100 | 24/100 | 24/100 | 53/100 | 57/100 | 49/100 | 30/100 | 2.8 | 2.9 | 2.8 | 2.9 | 2.1 | 2.0 | 2.8 | 2.9 | 2.9 | 2.1 | 2.0 | 2.8 | 2.9 | 2.1 | 2.0 | |

ценности родов видами (3.0–4.0) для БС, что показывает слабые автохтонные тенденции сложения птеридофлор. На остальные семейства в среднем приходится 30 % от общего числа видов, ранги VI–XIII, насыщенность родов ниже 3.0, что отражает общие аллохтонные закономерности формирования анализируемых флор.

Показатели систематического сходства рассматриваемых птеридофлор сведены в матричную табл. 4, на основании которой способом максимального корреляционного пути построен дендрит (рис. 2), имеющий по классификации П.В. Терентьева (1960) структурный тип “цепь”, что вполне характерно для высоких степеней корреляционных связей.

При повышении уровня связи в дендрите $\rho_s > 55$ вычленяется плеяда, состоящая из четырех птеридофлор (БС, Ал и КК, АО), отдаляющая их от птеридофлоры Мн, что связано с ее аридным и семиаридным климатом, мало пригодным для произрастания папоротникообразных. При повышении уровня корреляционных связей $\rho_s > 58$ вычленяется плеяда – Ал, БС, АО, демонстрирующая общие тенденции флорогенеза папоротникообразных именно этих трех регионов. Наибольшее систематическое сходство птеридофлоры БС обнаруживает с Ал (69 %) и АО (62 %), наименьшее – с Мн (55 %).

Близость исследуемой птеридофлоры с таковой Ал неоднократно отмечалась другими учеными: В.Б. Сочава с соавторами (1963), подчеркивая единство природных условий формирования ландшафтов и растительного покрова Южной Сибири, относит ее к целостному ботанико-географическому выделу – Южно-Сибирской горной области; Г.А. Пешкова (2001) также подтверждает единство растительного покрова и отождествляет Южно-Сибирскую горную область с Алтае-Саянской флористической провинцией, выделяемой А.Л. Тахтаджяном (1978).

Таблица 4

Матрица коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (ρ_s) для семейственных спектров сравниваемых птеридофлор

| Птеридофлора | Байкальская Сибирь | Алтайский край | Амурская область | Красноярский край | Монголия |
|--------------------|--------------------|----------------|------------------|-------------------|----------|
| Байкальская Сибирь | – | 0.69 | 0.62 | 0.58 | 0.45 |
| Алтайский край | 0.69 | – | 0.28 | 0.37 | –0.03 |
| Амурская область | 0.62 | 0.28 | – | 0.20 | 0.04 |
| Красноярский край | 0.58 | 0.37 | 0.20 | – | 0.55 |
| Монголия | 0.45 | –0.03 | 0.04 | 0.55 | – |

Интересно, что флоры Ал и АО близки между собой лишь на 28 %, из чего нами сделан вывод, что птеридофлора БС формируется под действием двух потоков, обходящих засушливые и холодные районы Мн: 1) собственно восточного, по которому двигаются виды из Китая через АО; 2) условно западного потока видов, распространяющихся из Китая в БС через Ал.

Птеридофлоры Ал и Мн наиболее удалены и имеют отрицательный коэффициент, так же как далеки флоры Мн и АО. Следовательно, птеридофлора Мн формируется заимствованиями из КК и напрямую из Китая. Впрочем, еще В.Л. Комаров (1908) считал монгольскую флору мало самостоятельной.

Флора папоротникообразных КК наиболее сходна с таковой БС (58 %) и Мн (55 %).

Семейственный спектр воплощает наиболее общие особенности флоры, сопряженные с ее зональным положением, и отражает отдельные этапы флорогенеза. Родовые спектры больше демонстрируют провинциальные черты флоры в связи с более поздним флорогенезом (Малышев, 1976).

Распределение видов по родовым спектрам сравниваемых птеридофлор имеет более сложную картину, чем в семейственных спектрах (рис. 3). Детализация родовых спектров отражена в табл. 5.

В целом родовые спектры сравниваемых птеридофлор выявляют, за небольшим исключением, систематическое сходство. Наибольшим богатством видов отличаются шесть родов (*Woodsia*, *Asplenium*, *Dryopteris*, *Botrychium*, *Cystopteris*, *Gymnocarpium*), на которые приходится 67.1 % от общего числа видов БС, и от 62.9 до 68.9 % – для других сопредельных регионов, за исключением АО

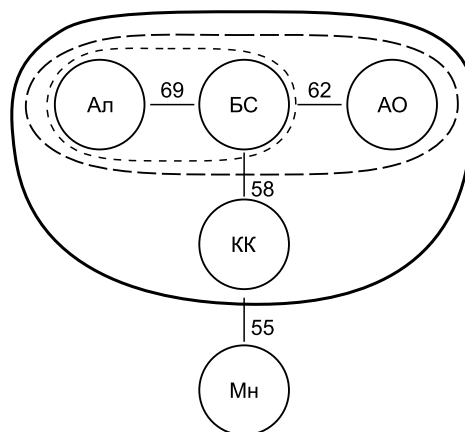


Рис. 2. Дендрит и корреляционные плеяды, отражающие степень сходства (%) семейственных спектров сравниваемых птеридофлор:

БС – Байкальская Сибирь, Ал – Алтайский край, КК – Красноярский край, Мн – Внешняя Монголия, АО – Амурская область.

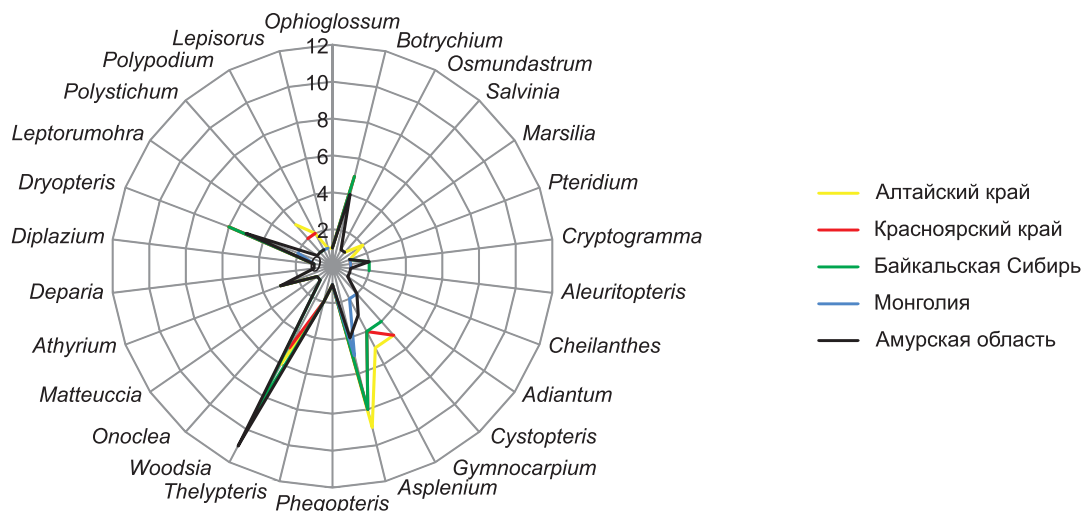


Рис. 3. Диаграмма сходства спектров родов птеридофлор БС и сопредельных регионов.

(56.5 %). Средняя насыщенность родов видами составляет от 2.0 до 2.9.

Необходимо отметить, что *Woodsia* насчитывает 9 видов и выходит на первое место (16.9 % от общего числа видов) в родовом спектре БС, также

имеет значительное число для других сравниваемых флор, особенно для АО и Мн. По нашему мнению, территория БС является частью ареала видообразования американо-азиатского рода *Woodsia* и находится на его северо-западном пределе.

Таблица 5

Спектры родов птеридофлор Байкальской Сибири и сопредельных регионов

| Род | Ранг | | | | | Число видов/доля видов, % | | | | |
|-----------------------|--------|----------|---------|----------|--------|---------------------------|--------|--------|--------|---------|
| | БС | Ал | КК | Мн | АО | БС | Ал | КК | Мн | АО |
| <i>Ophioglossum</i> | XI–XIX | XII–XX | XI–XVII | – | X–XXIV | 1/1.8 | 1/1.8 | 1/2.0 | – | 1/2.0 |
| <i>Botrychium</i> | IV | IV–VI | III–V | IV–VII | III–IV | 5/9.3 | 5/8.7 | 5/10.3 | 2/6.3 | 4/7.8 |
| <i>Osmundastrum</i> | – | – | – | – | X–XXIV | – | – | – | – | 1/2.0 |
| <i>Salvinia</i> | XI–XIX | XII–XX | – | – | X–XXIV | 1/1.8 | 1/1.8 | – | – | 1/2.0 |
| <i>Marsilia</i> | – | IX–XI | – | – | – | – | 2/3.5 | – | – | – |
| <i>Pteridium</i> | XI–XIX | XII–XX | XI–XVII | VIII–XIV | X–XXIV | 1/1.8 | 1/1.8 | 1/2.0 | 1/3.1 | 1/2.0 |
| <i>Cryptogramma</i> | VIII–X | XII–XX | XI–XVII | VIII–XIV | VII–IX | 2/3.7 | 1/1.8 | 1/2.0 | 1/3.1 | 2/3.8 |
| <i>Aleuritopteris</i> | VIII–X | XII–XX | XI–XVII | VIII–XIV | X–XXIV | 2/3.7 | 1/1.8 | 1/2.0 | 1/3.1 | 1/2.0 |
| <i>Cheilanthes</i> | – | – | – | – | X–XXIV | – | – | – | – | 1/2.0 |
| <i>Adiantum</i> | – | – | – | – | X–XXIV | – | – | – | – | 1/2.0 |
| <i>Cystopteris</i> | V–VI | IV–VI | III–V | IV–VII | VII–IX | 4/7.4 | 5/8.7 | 5/10.3 | 2/6.3 | 2/3.8 |
| <i>Gymnocarpium</i> | V–VI | IV–VI | VI | IV–VII | V–VI | 4/7.4 | 5/8.7 | 4/8.2 | 2/6.3 | 3/5.9 |
| <i>Asplenium</i> | II | I | I | II | III–IV | 8/14.8 | 9/15.8 | 8/16.4 | 5/15.7 | 4/7.8 |
| <i>Phegopteris</i> | XI–XIX | XII–XX | XI–XVII | VIII–XIV | X–XXIV | 1/1.8 | 1/1.8 | 1/2.0 | 1/3.1 | 1/2.0 |
| <i>Thelypteris</i> | VIII–X | IX–XI | VIII–X | – | VII–IX | 2/3.7 | 2/3.5 | 2/4.0 | – | 2/3.8 |
| <i>Woodsia</i> | I | II–III | III–V | I | I | 9/16.9 | 6/10.5 | 5/10.3 | 9/28.0 | 11/21.5 |
| <i>Onoclea</i> | XI–XIX | – | – | – | X–XXIV | 1/1.8 | – | – | – | 1/2.0 |
| <i>Matteuccia</i> | XI–XIX | XII–XX | XI–XVII | – | X–XXIV | 1/1.8 | 1/1.8 | 1/2.0 | – | 1/2.0 |
| <i>Athyrium</i> | VII | VII–VIII | VII | III | V–VI | 3/5.6 | 3/5.2 | 3/6.2 | 3/9.4 | 3/5.9 |
| <i>Deparia</i> | – | – | – | – | X–XXIV | – | – | – | – | 1/2.0 |
| <i>Diplazium</i> | XI–XIX | XII–XX | XI–XVII | VIII–XIV | X–XXIV | 1/1.8 | 1/1.8 | 1/2.0 | 1/3.1 | 1/2.0 |
| <i>Dryopteris</i> | III | II–III | II | IV–VII | II | 6/11.3 | 6/10.5 | 6/12.3 | 2/6.3 | 5/9.7 |
| <i>Leptorumohra</i> | – | – | – | – | X–XXIV | – | – | – | – | 1/2.0 |
| <i>Polystichum</i> | XI–XIX | VII–VIII | VIII–X | – | X–XXIV | 1/1.8 | 3/5.2 | 2/4.0 | – | 1/2.0 |
| <i>Polypodium</i> | XI–XIX | IX–XI | VIII–X | VIII–XIV | X–XXIV | 1/1.8 | 2/3.5 | 2/4.0 | 1/3.1 | 1/2.0 |
| <i>Lepisorus</i> | – | XII–XX | – | VIII–XIV | – | – | 1/1.8 | – | 1/3.1 | – |
| <i>Всего</i> | | | | | | 54/100 | 57/100 | 49/100 | 32/100 | 51/100 |

Гемикосмополитный род *Asplenium* (Wu et al., 2013), включающий 8 видов (14.8 % от общего числа видов) и имеющий ранг II для БС, также важен для сложения птеридофлор сопредельных территорий, особенно для Ал и КК (15.8 и 16.4 %).

Наибольший интерес представляет китайский комплекс видов (ранее идентифицируемый как *Asplenium sarelii* Hook. s. l.), в который входят *Asplenium altajense* (Kom.) Grubov, *A. sajanense* Gudoschn. et Krasnob., *A. nesii* Christ, *A. tenuicaule* Hayata, и встречающиеся исключительно в Китае – *Asplenium sarelii* Hook. s. str., *A. pekinense* Hance, *A. tenuifolium* D. Don, *A. kukkonenii* Viane et Reichstein и др. Особенности распространения этих видов подтверждают флорогенетическую тенденцию движения видов по условно западному потоку (из Китая через Ал в БС), отмеченного нами выше.

Таким образом, представленность родов *Woodsia* и *Asplenium* выражают автохтонные тенденции флорогенеза БС и сильное влияние флоры горных систем Внутренней Азии.

Род *Dryopteris* с гемикосмополитным распространением, но преимущественно с огромнейшим разнообразием в Азии (Wu et al., 2013) занимает III место в родовом спектре БС и II – в АО, Ал и КК и показывает общие для этих регионов тенденции формирования птеридофлор.

Аналогичные связи птеридофлоры БС с рассматриваемыми территориями демонстрирует *Vortrichium*. Отмечаемая исследователями (Малышев, Пешкова, 1984; Hulten, 1962) реликтовость его представителей, разрывающих свой ареал в при-саянской части БС, указывает на древность этих связей.

Заметное и примерно одинаковое значение в сравниваемых флорах имеют космополитный *Cystopteris* и американо-азиатский *Gymnocarpium* (Rothfels et al., 2013), представители которых широко распространены в умеренных и умеренно хо-

лодных зонах. При этом мы считаем, что участие обоих родов в сложении птеридофлоры БС определено условно западным переносом видов.

Маловидовых родов, включающих 1–3 вида, насчитывается 13 в БС (14 в Ал, 11 в КК, 9 в Мн) и больше всего 16(!) в АО. Доля маловидовых родов составляет 32.9 % для БС (37.1 % для Ал, 32.2 % для КК, 31.1 % для Мн) и 43.5 % для АО, что подтверждает наличие условно западного и собственно восточного переноса видов и транзитность территорий Ал и АО для формирования птеридофлоры БС.

Наличие видов из родов *Aleuritopteris*, *Onoclea*, *Deparia*, *Leptorumohra*, *Lepisorus*, имеющих преимущественно азиатское распространение, дополнительно свидетельствует о сильном влиянии птеридофлоры Китая на рассматриваемые территории.

Наряду с ранжированием семейственных спектров, аналогичная процедура проведена нами и для родовых спектров. Вычисления сведены в матричную табл. 6, построен дендрит (рис. 4), наглядно отражающий степень близости сравниваемых флор.

Выстроенный дендрит отражает высокие степени корреляционных связей. При повышении уровня связи в дендрите $\rho_s > 38$ формируется плеяда из четырех птеридофлор (БС, Ал и КК, Мн).

Родовая структура птеридофлоры АО, в отличие от семейственной, имеет самые низкие показатели сходства: наибольшая близость структур выявлена с БС (38 %), наименьшая (отрицательная) – с Мн.

При повышении уровня корреляционных связей $\rho_s > 68$ выделяется плеяда – Ал, БС, КК, выражающая общие тенденции современного флорогенеза папоротникообразных именно этих трех регионов. Таким образом, родовый спектр БС наи-

Таблица 6

Матрица коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (ρ_s) родовых спектров сравниваемых птеридофлор

| Птеридофлора | Байкальская Сибирь | Алтайский край | Амурская область | Красноярский край | Монголия |
|--------------------|--------------------|----------------|------------------|-------------------|----------|
| Байкальская Сибирь | – | 0.78 | 0.38 | 0.76 | 0.42 |
| Алтайский край | 0.78 | – | 0.29 | 0.73 | 0.51 |
| Амурская область | 0.38 | 0.29 | – | 0.07 | –0.19 |
| Красноярский край | 0.76 | 0.73 | 0.07 | – | 0.68 |
| Монголия | 0.42 | 0.51 | –0.19 | 0.68 | – |

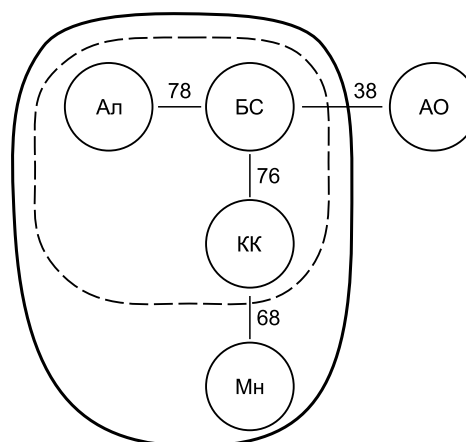


Рис. 4. Дендрит и корреляционные плеяды, отражающие степень сходства (%) родовых спектров сравниваемых птеридофлор.

Пояснения см. рис. 2.

более близок с таковым Ал, наименее – АО. Коэффициент сходства родовых спектров Ал и КК также высок (73 %).

Ранжирование родовых спектров с последующим построением дендрита сходства при

проведении анализа определенных систематических групп флоры (в данном случае – птеридофлоры) наглядно демонстрирует как степень близости, так и различия в региональных компонентах.

ВЫВОДЫ

Подводя итог, отметим, что определенный вклад в особенности таксономической структуры птеридофлоры БС и сопредельных территорий внесли миграционные процессы.

Птеридофлора БС формируется в рамках общих тенденций регионального флорогенеза. Основным путем распространения видов в первую очередь служат горные системы Северной и Восточной Азии, представляющие звенья Великого Трансзиатского горного пути плейстоцен-голоценовых миграций сосудистых растений (Комаров, 1908; Криштофович, 1958; Малышев, 1976; Малышев, Пешкова, 1984; Кожевников, Кожевникова, 2007). В отличие от горных массивов западной части Южной Сибири, БС значительно меньше была подвержена оледенениям (Базаров, 1986).

При этом необходимо отметить, что БС является ключевой территорией как в отношении флоры папоротникообразных, так и других сосудистых растений. В.Б. Сочава (1948, с. 26) считал, что “байкальское поле в палеоботанической перспективе могло иметь значение геоботанического узла, в границах которого, видимо, преобладали миграционные процессы...”

Расположенная в центре Азии на рубеже Сибири, Монголии, Дальнего Востока и Северо-Восточного Китая, БС выполняет роль глобальной границы (экотона высшего порядка) как в физико-географическом, так и в биогеографическом (фитоценохорологическом) отношениях (Малышев, Пешкова, 1984; Пешкова, 1985; Намзалов, 2012).

ЛИТЕРАТУРА

- Базаров Д.-Д.Б.** Кайнозой Прибайкалья и Западного Забайкалья. Новосибирск, 1986. 182 с.
- Бобров А.Е.** Жизнь растений. Порядок Osmundales / Гл. редактор акад. А.Л. Тахтаджян. М., 1978. Т. 4. С. 180–183.
- Губанов А.И.** Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения) / Под ред. Р.В. Камелина. М., 1996. 136 с.
- Калюжный С.С., Виньковская О.П.** Конспект птеридофлоры Байкальской Сибири // Вестн. КрасГАУ. 2015. Вып. 4. С. 102–112.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В.** Флора бассейна реки Амур (российский Дальний Восток): Таксономическое разнообразие и пространственное изменение таксономической структуры // Комаровские чтения. 2007. Вып. LV. С. 104–183.
- Комаров В.Л.** Введение к флорам Китая и Монголии // Тр. Импер. С.-Петербургского ботан. сада. 1908. Т. 29, вып. 2. С. 179–388.
- Крещенок И.А.** Птеридофлора Амурской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2007. 23 с.
- Крещенок И.А.** Конспект папоротников Амурской области // Turczaninowia. 2011. Т. 14, № 1. С. 23–44.
- Криштофович А.Н.** Происхождение флоры Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 7–41.
- Малышев Л.И.** Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 163–186.
- Малышев Л.И., Пешкова Г.А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 264 с.
- Мочалов А.С.** Птеридофлора как объект изучения // Вестн. Курган. гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2013. Вып. 6, № 3 (30). С. 10–14.
- Намзалов Б.Б.** К вопросу о реликтах во флоре и растительности степных экосистем Байкальской Сибири // Раст. мир Азиатской России. 2012. № 2 (10). С. 94–100.
- Определитель растений юга Красноярского края /** Отв. ред. И.М. Красноборов. Новосибирск, 1979. 670 с.
- Пешкова Г.А.** Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1985. 145 с.
- Пешкова Г.А.** Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Сочава В.Б.** Географические связи растительного покрова на территории СССР // Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. Герцена. 1948. Т. 73. С. 3–51.
- Сочава В.Б., Ряшин В.А., Белов А.В.** Главнейшие природные рубежи в южной части Восточной Сибири // Докл. Ин-та геогр. Сибири и ДВ. Иркутск, 1963. Вып. 4. С. 19–24.
- Тахтаджян А.Л.** Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.
- Терентьев П.В.** Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // Применение математических методов в биологии. Л., 1960. С. 27–36.
- Толмачев А.И.** Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Флора Алтая /** Отв. ред. Р.В. Камелин. Барнаул, 2005. Т. 1. 340 с.

- Чепинога В.В.** Рабочее районирование территории Байкальской Сибири для характеристики распространения сосудистых растений // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. 2009. Т. 2, № 1. С. 3–7.
- Шмаков А.И.** Определитель папоротников России. 2-е изд. перераб. и доп. Барнаул, 2009. 126 с.
- Шмаков А.И.** Папоротники Северной Азии. Барнаул, 2011. 209 с.
- Шмидт В.М.** Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.
- Шмидт В.М.** Математические методы в ботанике: Учеб. пособие. Л., 1984. 288 с.
- Christenhusz M.J.M., Chase M.W.** Trends and concepts in fern classification // *Ann. Bot.* 2014. V. 113. P. 571–594.
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.-C., Schneider H.** A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns // *Phytotaxa*. 2011. V. 19. P. 7–54.
- Hulten E.** The circumpolar plants. 1. Vascular Cryptogams, Conifers, Monocotyledons. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Stockholm, 1962. Bd. 8, N 5. 275 S.
- Rothfels C.J., Windham M.D., Pryer K.M.** A plastid phylogeny of the cosmopolitan fern family Cystopteridaceae (Polypodiopsida) // *Syst. Bot.* 2013. V. 38 (2). P. 295–306.
- Tryon R.M., Tryon A.F.** Ferns and allied plants: with special reference to tropical America. N. Y., 1982. 857 p.
- Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y., eds.** Lycopodiaceae through Polypodiaceae [Электронный ресурс] // *Flora of China*. Sci. Press. St. Louis, 2013. V. 2–3.