

Выявление вероятных плейстоценовых микрорефугиумов на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье)

В. В. ЧЕПИНОГА^{1,2}, М. В. ПРОТОПОПОВА³, В. В. ПАВЛИЧЕНКО³

¹ *Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1
E-mail: Victor.Chepinoga@gmail.com*

² *Иркутский государственный университет
664003, Иркутск, ул. Карла Маркса, 1*

³ *Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
E-mail: marina.v.protopopova@gmail.com; vpravlichenko@gmail.com*

Статья поступила 30.07.2016

Принята к печати 31.07.2016

АННОТАЦИЯ

Природная зона широколиственных (неморальных) лесов имеет обширную дизъюнкцию на значительной части Сибири, однако в предгорьях барьерных хребтов Южной Сибири имеются места концентрации (рефугиумы) сохранившихся (реликтовых) фрагментов неморальных комплексов. Самый восточный рефугиум – северный макросклон хр. Хамар-Дабан. Проведено выявление вероятного расположения плейстоценовых микрорефугиумов на данной территории с использованием данных о современном распространении 27 неморальных реликтовых видов растений. Полученные результаты дают основание полагать, что основными микрорефугиумами являлись долины рек Утулик, Бабха, Снежная, Переменная и Мишиха. По принципу охвата современными ареалами выделенных микрорефугиумов, виды разделены на шесть групп. Вероятно, виды из разных групп отличались стратегиями переживания периодов оледенений и особенностями последующего расселения в межледниковья.

Ключевые слова: неморальный реликт, неморальный рефугиум, рефугиальная зона, реликтовые растения, хребет Хамар-Дабан.

Серия четвертичных оледенений на территории Северной Евразии привела к фрагментации некогда единого пояса широколиственных (неморальных) лесов и формированию на его месте двух независимых участков – европейского и восточноазиатского.

Основная дизъюнкция этой природной зоны в современном растительном покрове приходится на большую часть Сибири, где оледенения имели не площадной (покровный), а горно-долинный характер [Кузьмин, Ярмолюк, 2006]. Вопрос о масштабах горно-долин-

ных оледенений Южной Сибири до сих пор является дискуссионным [Ивановский, 2006]. Более глубокий анализ современного распространения реликтовых неморальных видов растений позволит приблизиться к решению этого вопроса.

Места с наибольшей концентрацией реликтовых видов рассматриваются в качестве рефугиумов, убежищ, в которых неморальные виды переживали катастрофические периоды плейстоцена и сохраняются в современных довольно суровых для них климатических условиях континентальной Сибири. В пределах Южной Сибири наиболее известные и четко выраженные рефугиумы выделяются в Алтае-Саянской горной области и отчасти Байкальской рифтовой зоне: Горная Шория, Северо-Восточный Алтай, Юго-Западный Алтай, Западный Саян, западные предгорья Восточного Саяна и хр. Хамар-Дабан [Малышев, Пешкова, 1984; Положий, Крапивкина, 1985]. Основной закономерностью расположения этих рефугиумов является их приуроченность к предгорьям и отрогам горных хребтов западной, северо-западной и отчасти северной экспозиции, выполняющих барьерную функцию на пути движения атмосферных масс с Атлантики. Перехват большего по сравнению с окружающими районами количества осадков обеспечивает формирование на этих территориях семигумидного или даже гумидного климата и частично сглаживает резкие перепады температур, характерные для континентальной Сибири.

Восточным форпостом сибирских неморальных рефугиумов является хр. Хамар-Дабан, входящий в состав горного обрамления оз. Байкал и протянувшийся вдоль его южного и юго-восточного побережья. Присутствие рефугиума на северном макросклоне хребта впервые показано Н. А. Еповой [1956] еще в середине XX в. С этого же времени известно, что основное разнообразие реликтовых видов приурочено к наиболее гумидному центральному сектору макросклона, выделяемому в самостоятельный геоботанический округ [Епова, 1960]. За прошедшие десятилетия объем информации о местонахождениях неморальных реликтов на хр. Хамар-Дабан существенно пополнился, и

стало очевидно, что далеко не все виды приурочены к его центральному участку.

Подобно другим горным системам Южной Сибири, оледенения на Хамар-Дабане затрагивали главным образом высокогорья [Ивановский, 2006; Кузьмин, Ярмолюк, 2006]. Очевидно, что в эти периоды, как и в настоящее время [Чепинога и др., 2015], неморальные растения тяготели к речным долинам, хотя их распространение на хребте оказалось более ограниченным. В периоды потеплений растения расселялись из таких убежищ с различной скоростью в двух направлениях вдоль береговой линии оз. Байкал: на запад и на восток. После последнего оледенения каждый из видов успел расселиться на разное расстояние, но до сих пор ареалы (либо их хамар-дабанские фрагменты) многих реликтов не выходят за пределы хребта, а у отдельных видов – ограничиваются долинами только нескольких рек. Такие виды, называемые Э. Хультеном “ригидными” [Hultén, 1937], маркируют положение плейстоценовых “микрорефугиумов”. Очевидно, что наиболее вероятными претендентами на роль таких микрорефугиумов будут долины рек, которые характеризуются наибольшим современным разнообразием реликтовых растений. Для конкретных видов рефугиальное значение могут иметь только те долины рек, которые находятся внутри их современных ареалов.

Исходя из этого, цель данной работы – выявление вероятного расположения плейстоценовых микрорефугиумов на хр. Хамар-Дабан с использованием данных о современном распространении неморальных реликтовых видов растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Северный макросклон хр. Хамар-Дабан, имеющий протяженность с запада на восток около 320 км, условно разбит на 32 приблизительно равных участка. На каждый участок пришлось от одного до пяти речных водотоков, к долинам которых приурочено нахождение большинства реликтов.

Из числа растений, традиционно признающихся неморальными реликтами [Малышев, Пешкова, 1984; Положий, Крапивкина, 1985;

Таблица 1
Распределение неморальных реликтовых видов растений на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан.

Вид	Участок макросклона																																Группа		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32			
<i>Cirsaea saulescens</i> (Kom.) Nakai ex H. Hara				+																															
<i>Aconitum sukaczewii</i> Steinb.				+																															
<i>Carex hancockiana</i> Maxim.				+							+																								
<i>Aegopodium latifolium</i> Turcz.				+							+																								
<i>Galium paradoxorum</i> Maxim.											+																								
<i>Eranthis sibirica</i> DC.				+							+																								
<i>Anemone altaica</i> Fisch. ex C. A. Mey.				+							+																								
<i>Anemone baicalensis</i> Turcz.											+																								
<i>Daphne mezereum</i> L.											+																								
<i>Epilobium montanum</i> L.				+							+																								
<i>Polystichum lonchitis</i> (L.) Roth				+							+																								
<i>Waldsteinia ternata</i> (Stephan) Fritsch.											+																								
<i>Dryopteris fdix-mas</i> (L.) Schott											+																								
<i>Primula pallasi</i> Lehm.											+																								
<i>Oreopteris limbosperma</i> Holub											+																								
<i>Corydalis bracteata</i> (Steph. ex Willd.) Pers.											+																								
<i>Botrychium virginianum</i> (L.) Sw.											+																								
<i>Festuca altissima</i> All.											+																								
<i>Galium triflorum</i> Michx.											+																								
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Fluds.) P. Beauv.											+																								
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.											+																								
<i>Eutrema cordifolium</i> Turcz.											+																								
<i>Camptosorus sibiricus</i> Rupr.	+																																		
<i>Festuca extremorientalis</i> Ohwi	+																																		
<i>Cirsaea quadrilobata</i> (Maxim.) Franch. et Sav.																																			
<i>Ulmus japonica</i> (Rehder) Sarg.																																			
<i>Gagea hiensis</i> Pasher																																			
	2	1	0	7	5	9	17	12	6	13	13	19	13	11	10	14	4	9	12	5	4	2	3	0	0	3	2	0	0	4	3	1			

Число видов на участке

Примечание. Темно-серым цветом выделены участки, к которым приурочены вероятные плейстоценовые микрофлоритумы

Красная книга..., 2010, 2013], в анализ включено 27 видов, встречающихся на Хамар-Дабане. Их распределение по выделенным участкам показано в табл. 1. Информация о местонахождениях видов получена из отечественных Гербариев (IRK, IRKU, LE, MW, NSK, ТК), литературных источников [Красная книга..., 2010, 2013], информационной системы локалитетов редких видов растений Республики Бурятия [Санданов, 2016], а также результатов собственных исследований 2014–2015 [Чепинога и др., 2015] и 2016 гг. (неопубл.) Всего учтено более 700 местонахождений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ данных показал, что наиболее богатые реликтами (более 10 видов) участки (см. табл. 1) и приуроченные к ним речные долины (см. табл. 2) находятся целиком в условно центральной части хребта. Предварительно можно выделить четыре участка, к которым приурочены микрорефугиумы.

На наиболее западном участке 7 в долинах трех рек отмечено 17 видов. В пределах этого участка наибольшим разнообразием отличаются реки Утулик и Бабха (по 14 видов). Поскольку между устьевыми участками этих рек всего 1,5–4 км, они могут рассматриваться как единый микрорефугиум.

Следующий участок под номером 11. На его территории протекают три реки: две не-

больших (Бол. и Мал. Мангылы) и р. Снежная, наиболее крупная на макросклоне и наиболее богатая реликтами. На этом участке найдено 19 реликтовых видов, из которых два (*Galium odoratum*, *Eutrema cordifolium*) известны в пределах хр. Хамар-Дабан только с р. Снежной. По-видимому, долина именно этой реки могла играть ключевую роль в сохранении большинства реликтов в плейстоцене. Пережившие оледенение виды могли расселяться из долины р. Снежной на запад (участок 10) и на восток (участки 12 и 13), чем может объясняться повышенное разнообразие реликтов на указанных участках.

Третий возможный микрорефугиум находится на участке 15, объединяющем четыре реки, из которых по числу реликтов наиболее сильно выделяются реки Осиновка (танхойская) и Переемная. Поскольку к р. Переемной приурочено наибольшее разнообразие (12 из 14 видов участка 15), можно предположить, что долина именно этой реки являлась микрорефугиумом в периоды оледенений.

В качестве четвертого микрорефугиума можно выделить долину р. Мишиха, расположенную на участке 18. Это одна из четырех рек участка, однако именно к ней приурочены все 12 реликтов, найденные на участке в целом. Долины соседних рек крайне бедны реликтовыми видами, либо не имеют их вовсе. Ближайшей, достаточно богатой на реликты рекой является Осиновка (малиновская), расположенная в 13 км от Мишихи (участок 17). В долине этой реки отмечены все девять видов, характерных для данного участка, в том числе четыре добавленные по результатам исследований 2016 г. Однако очевидно, что Осиновка имеет подчиненное значение, испытывающее влияние со стороны более богатой реликтами р. Мишиха.

Остальные 14 участков макросклона, расположенные к востоку от участка 18, разнообразием реликтов не отличаются, и содержат в основном наиболее активно расселяющиеся виды.

Таким образом, выделяется пять рек, долины которых могли играть роль убежищ в ходе плейстоценовых оледенений: Утулик и Бабха (участок 7), Снежная (участок 11),

Т а б л и ц а 2

Реки северного макросклона хр. Хамар-Дабан, в долинах которых отмечено наибольшее количество неморальных реликтовых видов

Река	Номер участка	Количество видов
Утулик	7	14
Бабха	7	14
Солзан	8	10
Хара-Мурин	10	13
Снежная	11	19
Большой Мамай	12	11
Выдриная	13	11
Осиновка (танхойская)	15	10
Переменная	15	12
Мишиха	18	12

Переменная (участок 15) и Мишиха (участок 18). Все перечисленные реки являются наиболее крупными на северном макросклоне Хамар-Дабана, и их хорошо развитые в нижнем течении долины могли обеспечить необходимое разнообразие экотопов. Это подтверждается наибольшим разнообразием реликтов именно в долинах этих рек, в то время как на участках шириной 25–40 км, разделяющих реки, наблюдается выраженное снижение разнообразия.

На втором этапе мы проанализировали состав неморальных реликтов, чтобы установить, для каких из них могли играть роль убежища в периоды похолоданий плейстоцена те или иные микрорефугиумы. Исходя из особенностей распределения реликтов вдоль макросклона, виды разделены на шесть условных групп (см. табл. 1).

Группа I объединяет пять видов, которые концентрируются вокруг самого западного микрорефугиума на реках Утулик и Бабха. Большинство видов этой группы имеют схожие ареалы, протянувшиеся от 4 до 11 участка. Восточная граница распространения этих видов проходит по р. Снежной, поэтому маловероятно, что микрорефугиум в долине этой реки играл существенную роль в их сохранении в условиях оледенения. Вероятнее всего, виды I группы лишь достигли р. Снежной в ходе своего расселения в голоцене. Следует отметить, что к I группе относятся также два вида (*Circaea caulescens*, *Aconitum sukaczevii*), ареалы которых значительно уже, чем у остальных видов этой группы. Мы полагаем, что распространение этих видов в настоящее время остается до конца не выявленным и для них следует ожидать новых находок.

Группа II включает пять видов с наиболее широкими (до 200 км) ареалами. Почти вся группа (исключая *Daphne mezereum*) распространена как в лесном, так и субальпийском поясах. По-видимому, ареалы этих видов в пределах хребта имеют непрерывный характер [Чепиного и др., 2015] и даже маркируют пределы основной рефугиальной зоны на Хамар-Дабане [Солодянкина и др., 2016]. Для видов II группы рефугиальное значение могут иметь все пять рек, выделенные нами в качестве микрорефугиумов.

К III группе относятся три вида, имеющие ареалы протяженностью около 150 км. Их основное различие с видами II группы заключается в том, что рефугиальное значение для них могут иметь только четыре реки: Утулик, Бабха, Снежная и Переменная, поскольку по пятой (р. Мишиха) у них проходит восточная граница ареала. К тому же, высотный диапазон этих видов не так широк: он ограничен лесным поясом.

Группа IV наиболее многочисленна. Она объединяет семь видов, с еще более узкими (до 120 км) ареалами. Восточная граница распространения этих видов совпадает с таковой III группы, а западная проходит в пределах участка 7 – все они не выходят за пределы долины р. Утулик. Для данной группы в качестве плейстоценовых убежищ могут рассматриваться только реки Снежная и Переменная. Интересно отметить, что *Dryopteris filix-mas*, *Oreopteris limbosperma* и *Pritula pallasii* встречаются как в лесном, так и в субальпийском поясах, однако, по всей видимости, определенные биологические и физиологические особенности не позволили им расселиться так же широко, как видам II группы.

Виды V группы приурочены почти исключительно к р. Снежной, в долине которой в нижней части лесного пояса, очевидно, они и переживали периоды оледенений.

Виды, относящиеся к последней, VI группе, видимо, имеют другие историко-биогеографические связи, поскольку на основную часть макросклона, где распространены все остальные реликты, у видов VI группы приходится широкая дизъюнкция. Основное разнообразие этой группы приурочено к рощам из вяза японского (*Ulmus japonica*) в пойме р. Селенга, в субширотном направлении пересекающей участки 30–32. Рощи из *U. japonica* здесь являются фрагментами восточноазиатских мезофильных пойменных лесов, оторванных от основного ареала не менее чем на 400 км [Плешанов и др., 2002]. Два вида VI группы появляются также на западной оконечности хр. Хамар-Дабан (участок 1). Один из них, *Camptosorus sibiricus*, неизвестный из других участков макросклона, произрастает в трещинах затененных скал в отличие от остальных видов группы,

являющихся лесными или лесолуговыми растениями. Наличие видов этой группы на западе Хамар-Дабана связано уже, по-видимому, с другим рефугиальным комплексом, приуроченным к Тункинской долине, которая разделяет Хамар-Дабан и Восточный Саян.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основании материалов о распространении неморальных видов растений на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан в настоящее время можно выделить центральную гумидную рефугиальную зону и восточный мезофильный рефугиум (участки 30–32). Центральная рефугиальная зона протянулась вдоль хребта на 250 км от р. Малая Быстрая (участок 2) до р. Тимлюй (участок 26) и имеет наибольшее значение для сохранения разнообразия неморальных реликтовых растений. Характер распределения видов вдоль хребта говорит в пользу отсутствия плейстоценовых ледников в долинах рек, по меньшей мере, в предгорьях и низкогорьях Хамар-Дабана. Так, в пределах центральной рефугиальной зоны выделяется четыре микрорефугиума, в которых, по-видимому, неморальные реликты пережили катастрофические периоды плейстоцена: “Утулик–Бабха”, “Снежная”, “Переемная”, “Мишиха”. Дальнейшие исследования будут направлены на уточнение и расширение наших представлений о путях распространения (расселения) реликтовых видов в послеледниковье с использованием современных методов, в частности, молекулярно-генетических подходов [Протопопова и др., 2015].

Авторы благодарят акад. М. И. Кузьмина за ценные замечания по тексту рукописи статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 16-05-00783, 16-34-60135 мол_а_дк, 14-04-31350 мол_а).

ЛИТЕРАТУРА

Епова Н. А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв. Биол.-геогр. НИИ

при Иркут. гос. ун-те им. А. А. Жданова. Иркутск, 1956. Т. XVI, вып. 1-4. С. 25–61.

Епова Н. А. Опыт дробного геоботанического районирования Хамар-Дабана (южная часть Средней Сибири) // Проблемы ботаники: мат-лы по флоре и растительности высокогорий. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. С. 47–61.

Ивановский Л. Н. Псевдолодниковые формы рельефа в долине р. Выдриной (Южное Прибайкалье) // Геогр. и прир. ресурсы. 2006. № 4. С. 161–167.

Красная книга Иркутской области / под ред. О. Ю. Гайковой и др. Иркутск: Время странствий, 2010. 480 с.

Красная книга Республики Бурятия: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / под ред. Н. М. Пронина и др. 3-е изд. перераб. и доп. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. 688 с.

Кузьмин М. И., Ярмолюк В. В. Горообразующие процессы и вариации климата в истории Земли // Геол. и геофиз. 2006. Т. 47, № 1. С. 7–25.

Мальшев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири. Предбайкалье и Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.

Плешанов А. С., Плешанова Г. И., Шаманова С. И. Ландшафтно-климатические закономерности пространственного размещения рефугиев в Байкальском регионе // Сиб. экол. журн. 2002. № 5. С. 603–610.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 1985. 158 с.

Протопопова М. В., Павличенко В. В., Гнутиков А. А., Адельшин Р. В., Чепиного В. В. Использование генетических маркеров для оценки состояния реликтовых видов растений Байкальской Сибири // Вестн. РУДН. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2015. № 4. С. 28–36.

Санданов Д. В. Геоинформационный анализ распространения редких сосудистых растений на территории Бурятии // Учен. зап. ЗабГУ. 2016. Т. 11, № 1. С. 38–45.

Солодянкина С. В., Истомина Е. А., Сороковой А. А., Чепиного В. В. Моделирование потенциального ареала ветреницы байкальской (*Anemone baicalensis*, Ranunculaceae) с использованием данных тематических карт // Геогр. и прир. ресурсы. 2016. № 5 (в печати).

Чепиного В. В., Мишина А. В., Протопопова М. В., Павличенко В. В., Быстров С. О., Вилор М. А. Новые данные о распространении некоторых неморальных

реликтовых растений в предгорьях хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Ботан. журн. 2015. Т. 100, № 5. С. 478–489.

Hultén E. Outline of the history of Boreal and Arctic biota during the Quaternary Period. Stockholm, 1937. 168 p.

Detection of the Most Probable Pleistocene Microrefugia on the Northern Macroslope of the Khamar-Daban Ridge (Southern Prebaikalia)

V. V. CHEPINOGA^{1,2}, M. V. PROTOPOVA³, V. V. PAVLICHENKO³

¹ V. B. Sochava Institute of Geography, SB RAS
664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya str., 1
E-mail: Victor.Chepinoga@gmail.com

² Irkutsk State University
664003, Irkutsk, Karl Marks str., 1

³ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS
664033, Irkutsk, Lermontova str., 132
E-mail: marina.v.protopopova@gmail.com; vpavlichenko@gmail.com

Currently, the natural zone of broad-leaved (nemoral) forests in Eurasia has a wide disjunction that falls on the most continental part of Siberia. However, there are several well-distinguished sites of high concentration (refugia) of nemoral relict species on the foothills of some mountains in South Siberia. The easternmost refugium is the northern macroslope of the Khamar-Daban Ridge. We analyzed present-day distribution of 27 nemoral relict plant species on the Khamar-Daban Ridge to detect the most probable Pleistocene microrefugia. Our results revealed that the microrefugia are most probably confined to the valleys of the Utulik, Babkha, Snezhnaya, Pereemnaya and Mishikha rivers. Based on the ranges of species within the distinguished microrefugia, six groups of relicts were identified. Evidently, species from those groups differed in their survival strategies during glaciations, as well as subsequent reexpansion during the interglacial time.

Key words: nemoral relict, nemoral refugium, refugial zone, relict plant species, Khamar-Daban Ridge.