

УДК 581.9(47) + 582 : 001.4

© Л. И. Малышев, К. С. Байков, В. М. Доронкин

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ ФЛОРЫ СИБИРИ
НА УРОВНЕ СЕМЕЙСТВ**L. I. MALYSHEV, K. S. BAIKOV, V. M. DORONKIN. TAXONOMIC SPECTRA
OF THE FAMILIES OF THE SIBERIAN FLORA

Выполненное исследование имеет в основном методическую направленность. По данным сводки «Флора Сибири» (1987—1997) изучена семейственно-видовая и семейственно-родовая структура 28 рабочих флористических районов Сибири. Для выявления филогенетических связей использован кластерный анализ со связыванием по методу Уорда (Ward) наряду с невзвешенным парно-групповым связыванием (UPGA). Более корректными оказались дендрограммы на основе вёсовых исходных данных (в %) для определения евклидовых расстояний по сравнению с ранжированными данными на основе коэффициента ранговой корреляции *гамма*. Выявлена филогенетическая информативность диаграмм, полученных из регрессионного анализа среднего содержания видов (и подвидов) или родов в семействах. Дендрограммы таксономической структуры флоры могут быть полезными для моделирования флористического районирования по иерархической схеме. При этом семейственно-родовая структура флоры отражает предположительно более глубинные, или древние, направления (тренды) в эволюции флоры по сравнению с семейственно-видовыми или тем более родо-видовыми спектрами. Понижение репрезентативности спектров при учете только более богатых (ведущих) таксонов во флоре все же не исключает использования таких спектров для получения предварительных заключений.

Углубленное изучение таксономической структуры флоры в форме родо-видовых, семейственно-видовых и семейственно-родовых спектров может быть полезным для разработки иерархической схемы флористического районирования Сибири на основе объективных количественных критериев наряду с учетом видового и подвидового состава флоры. Оно может иметь региональный интерес, но также и общее значение, связанное с поиском корректных и более информативных количественных методов анализа в сравнительной флористике. В то же время уместно вспомнить высказывание А. Л. Тахтаджяна (1978 : 23) о том, что для флористического районирования большое значение имеет статистический анализ флоры, для которого все чаще используются различные методы математической обработки, но при этом значение количественных методов нередко сильно переоценивается.

Задачей данной статьи является анализ семейственно-видовой и семейственно-родовой структуры флоры. Кроме того, особо были изучены закономерности пространственного разнообразия 10 семейств сосудистых растений, наиболее богатых видами и подвидами во флоре Сибири. Эти результаты из-за обширности материала опубликованы отдельно (Байков и др., 1998), но они учтены при обсуждении спектров в данной работе.

На пропорции между числом видов или родов и числом семейств во флоре как на характерный признак обратил внимание еще А. de Candolle (1855 : 1297). После него А. И. Толмачев (1970) вычислил процентное содержание видов в 10 наиболее богатых семействах для разных флор земного шара. Он пришел к выводу, что в северных флорах главные семейства включают относительно большее число видов (в %), чем в более богатых, южнее расположенных флорах. Вслед за ним многие ботаники приводили для своих флор спектры из 10 главных семейств по содержанию видов (иногда из 7, 15 или 20). В. М. Шмидт и некоторые другие исследователи

пошли дальше и использовали таксономические спектры (семейственно-видовые, иногда родо-видовые и очень редко семейственно-родовые) для моделирования флористического районирования посредством корреляционных плеяд и дендритов на основе коэффициентов ранговой корреляции (Малышев, 1972а,б, 1976; Заки, Шмидт, 1972, 1973а,б; Ребристая, Шмидт, 1972; Шмидт, 1974, 1975, 1980, 1984; Мартыненко, Шмидт, 1981).

Б. И. Семкин (1987) показал возможность использования кластерного анализа для построения дендрограмм наряду с корреляционными плеядами и дендритами или взамен их. По его примеру А. И. Пяк и А. А. Зверев (1997) построили дендрограммы на основе коэффициентов ранговой корреляции в семейственно-видовых спектрах для 10 локальных флор юго-востока Томской обл. Оказалось, что дендрограммы значительно различались для спектров из 10, 12, 15 и 20 семейств, а также в зависимости от подбора семейств, ведущих в общем списке (для региона в целом) или же ведущих только в сравниваемых парах.

Материал и методы

Таксономическая структура выявлена в отдельности для 28 рабочих флористических районов Сибири. Данные получены из сводки «Флора Сибири» (т. 1—13, 1987—1997). Учтены 4302 вида и подвида, 826 родов и 136 семейств сосудистых растений.

Принятые границы районов — физико-географические или совпадающие в ряде случаев с административными выделами.

Условные обозначения районов.

Западная Сибирь: ЯМ — Ямало-Ненецкий, ХМ — Ханты-Мансийский, ТБ — Тобольский, КУ — Курганский, Ом — Омский, ТО — Томский, НО — Новосибирский, КЕ — Кемеровский, БА — Барнаульский, ГО — Горноалтайский.

Средняя Сибирь: ТА — Таймырский, ПУ — Путоранский, ТН — Тунгусский, ХА — Хакасский, ВЕ — Верхнененецкий, ТУ — Тувинский.

Восточная Сибирь: АН — Ангарский, ПР — Приленско-Катангский (в Иркутской обл.), СЕ — Северобурятский, ЮЖ — Южнобурятский, КА — Каларский, ШИ — Шилкинско-Аргуньский, АР — Арктический, ОЛ — Оленевский, ВИ — Вилюйско-Верхленский (в Якутии), АЛ — Алданский, ЯН — Яно-Индигирский, КО — Колымский.

Информация по каждому району приведена в табл. 1—3.

Таксономические спектры на уровне семейств, или семейственные спектры, содержат или ранги семейств по богатству подчиненными таксонами (соответственно видами или подвидами или родами) в отдельных районах, либо же они включают относительные (весовые) значения семейств в промилле (‰) от общего числа видов (и подвидов) или родов в том или ином районе. Как было отмечено при изучении родо-видовых спектров, относительные весовые значения (в ‰) являются более информативными, нежели альтернативные им ранговые показатели. При анализе спектров со значениями в промилле для измерения различия применены евклидовы расстояния. Для измерения ранговой корреляции использован, как более корректный, коэффициент *гамма*, предложенный Гудман и Крускал. Он в основном аналогичен коэффициенту Кендэла и меньше совпадает с коэффициентом Спирмена (Nogušis, 1993 : 201—226). Примечательно также, что при сравнении спектров равного размера коэффициент линейной корреляции Бравэ—Пирсона совпадает по значению с коэффициентом ранговой корреляции Спирмена (Шмидт, 1987 и др.).

Для построения дендрограмм путем кластерного анализа использована компьютерная программа Statistica. При этом корректными для таксономических спектров оказались дендрограммы по методу невзвешенной парно-групповой средней связи (UPGA) или же путем связывания по методу Уорда (J. Ward). Из них нами принят метод Уорда (Ольдендорфер, Блэзфильд, 1989). Альтернативный ему метод невзвешенной парно-групповой средней связи является популярным в исследованиях по таксономии растений и отличается от метода взвешенной парно-групповой усредненной связи (WPGA). Однако «невзвешенное» и «взвешенное» связывания исследователи понимают по-разному (Abbott et al., 1985:157). Возможно, методы «невзвешен-

ТАБЛИЦА 1

Число видов (и подвидов) в каждом из 21 семейства, представленного на территории Сибири более 40 видами и подвидами, для 28 рабочих районов

Семейства	Западная Сибирь										Средняя Сибирь								Восточная Сибирь									
	ЯМ	ХМ	ТБ	КУ	ОМ	ТО	НО	КЕ	БА	ГО	ТА	ПУ	ТЛ	ХА	ВЕ	ТУ	АН	ПР	СЕ	ЮЖ	КА	ШИ	АР	ОЛ	ВИ	АЛ	ЯН	КО
<i>Ariaceae</i>	13	18	23	33	28	26	39	37	48	47	6	8	12	41	48	36	44	28	36	47	20	37	9	9	23	25	11	7
<i>Asteraceae</i>	66	71	132	124	130	106	141	137	204	256	51	68	71	179	200	234	198	123	142	197	78	167	64	50	104	75	70	48
<i>Borraginaceae</i>	5	2	22	17	20	19	21	22	41	39	5	12	13	30	35	39	31	20	20	29	10	22	6	1	14	15	8	6
<i>Brassicaceae</i>	31	19	48	55	54	45	52	46	83	98	53	61	31	63	72	89	84	45	71	90	40	61	56	21	45	47	37	27
<i>Caryophyllaceae</i>	27	16	43	48	33	41	43	33	60	65	26	33	16	50	62	61	58	42	44	57	28	44	39	10	31	28	23	15
<i>Stenopodiaceae</i>	3	5	22	41	37	14	51	23	62	46	5	6	7	33	27	55	29	13	17	30	3	31	4	2	22	8	7	4
<i>Syringaceae</i>	67	64	61	49	68	64	75	76	93	117	35	82	72	112	126	121	139	118	146	149	101	114	68	60	113	106	83	74
<i>Fabaceae</i>	20	23	47	57	48	48	63	52	93	139	21	36	27	106	101	136	105	57	75	112	33	88	34	17	43	35	26	15
<i>Gentianaceae</i>	2	1	4	3	4	7	8	9	15	29	5	7	7	22	22	28	24	18	21	25	8	19	6	5	12	13	9	6
<i>Juncaceae</i>	21	13	13	9	8	10	12	10	17	25	12	20	16	18	23	29	25	21	25	27	15	23	13	7	18	22	10	12
<i>Lamiaceae</i>	6	8	29	26	27	30	31	37	47	56	4	10	15	46	53	60	41	26	33	46	9	37	7	9	34	16	11	4
<i>Liliaceae</i>	7	6	14	10	15	17	24	24	48	53	6	9	11	37	40	44	34	28	32	44	19	46	8	8	24	19	10	8
<i>Orchidaceae</i>	7	11	30	23	29	28	26	24	20	27	1	6	16	22	29	20	26	16	24	26	7	22	2	4	16	13	5	6
<i>Poaceae</i>	56	46	94	88	99	76	96	108	131	178	66	82	60	153	179	193	171	117	152	193	66	140	80	47	105	86	73	53
<i>Polygonaceae</i>	19	27	34	27	34	26	27	28	35	31	12	28	22	32	46	35	46	29	44	47	19	43	15	11	29	27	22	9
<i>Ranunculaceae</i>	41	34	45	45	41	58	58	65	76	94	34	49	48	79	87	101	83	72	89	101	51	84	42	30	70	66	38	36
<i>Rosaceae</i>	30	34	54	42	44	59	48	65	66	120	19	36	41	75	91	97	81	54	79	94	48	81	36	22	57	57	45	25
<i>Salicaceae</i>	26	27	17	20	17	17	16	27	24	37	17	30	26	35	42	40	45	39	51	47	44	35	33	31	34	44	40	27
<i>Saxifragaceae</i>	15	11	2	0	0	2	2	5	7	19	19	15	10	12	14	18	22	19	24	20	20	18	23	12	7	23	25	17
<i>Scrophulariaceae</i>	22	13	35	30	33	32	32	41	45	68	23	27	22	50	56	63	53	24	49	57	22	49	22	15	24	23	24	17
<i>Violaceae</i>	2	1	8	6	5	8	11	9	10	20	3	4	5	12	19	10	23	15	14	17	5	14	2	2	11	13	2	0

ТАБЛИЦА 2

Число родов в 30 семействах, представленных на территории Сибири более чем 3 родами, для 28 рабочих районов

Семейства	ЯМ	ХМ	ТБ	КУ	ОМ	ТО	НО	КЕ	БА	ГО	ТА	ПУ	ТН	ХА	ВЕ	ТУ	АН	ПР	СЕ	ЮЖ	КА	ШН	АР	ОЛ	ВН	АЛ	ЯН	КО
<i>Ariaceae</i>	10	15	20	28	23	22	28	28	33	31	6	7	10	26	31	24	27	20	21	28	17	24	8	8	18	16	9	6
<i>Asteraceae</i>	26	30	48	52	50	43	54	48	61	63	17	22	37	56	58	59	58	43	44	55	32	50	15	35	26	20	16	
<i>Borraginaceae</i>	3	2	15	13	14	13	13	13	19	16	2	6	7	15	18	16	16	10	10	16	5	13	3	1	8	8	2	4
<i>Brassicaceae</i>	13	13	28	30	31	26	28	28	42	47	21	30	17	34	36	42	39	27	34	41	20	33	22	15	30	30	22	18
<i>Caprifoliaceae</i>	3	4	4	3	3	4	4	4	4	4	0	2	3	4	4	3	4	3	3	3	3	4	1	1	3	3	2	1
<i>Caryophyllaceae</i>	10	11	21	22	17	22	20	18	23	20	10	15	11	20	26	17	23	18	17	20	13	16	14	7	13	13	9	9
<i>Chenopodiaceae</i>	1	2	8	14	13	5	15	9	18	15	1	3	2	11	9	18	10	6	7	10	1	9	3	1	8	2	2	2
<i>Crassulaceae</i>	1	2	1	1	1	2	2	3	4	3	1	1	3	3	3	3	3	3	4	3	3	3	1	0	2	3	3	3
<i>Cyperaceae</i>	5	7	5	5	9	9	9	8	10	8	4	5	4	9	10	9	9	10	10	11	8	10	4	5	9	7	5	5
<i>Dipsacaceae</i>	0	0	4	4	4	3	4	2	4	1	0	0	0	2	3	1	2	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Ericaceae</i>	11	9	6	6	5	5	6	7	5	7	7	9	7	6	10	7	9	10	10	9	11	6	8	8	10	11	10	8
<i>Fabaceae</i>	6	7	14	17	12	12	15	13	18	14	5	8	8	14	16	16	14	11	11	16	7	17	8	5	12	11	5	5
<i>Gentianaceae</i>	2	1	3	2	3	4	5	5	8	10	5	7	5	10	10	10	10	9	9	10	5	8	5	6	8	6	6	6
<i>Hydrocharitaceae</i>	1	1	3	3	3	3	3	3	3	2	0	0	0	0	4	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Iridaceae</i>	0	0	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	2	3	1	2	1	1	1	1	1	1
<i>Lamiaceae</i>	4	7	18	17	16	18	19	19	23	22	2	3	10	20	21	22	19	13	13	18	5	16	2	1	16	8	5	3
<i>Liliaceae</i>	5	4	7	5	7	11	12	13	14	14	5	7	8	14	14	14	16	12	12	14	9	14	5	6	12	11	7	6
<i>Malvaceae</i>	0	0	3	2	3	2	3	2	4	2	0	0	0	1	3	1	1	1	1	1	0	2	0	0	1	0	0	0
<i>Onagraceae</i>	2	2	4	4	4	3	3	4	4	3	2	2	3	3	4	3	4	3	3	3	3	3	2	2	4	3	2	2
<i>Orchidaceae</i>	5	9	19	15	19	19	16	16	15	17	1	6	12	16	19	15	20	15	20	19	7	17	2	4	13	12	5	5
<i>Pinaceae</i>	4	4	4	1	4	4	4	4	3	4	1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	2	3	4	4	2	2
<i>Poaceae</i>	19	19	39	36	41	34	39	39	43	44	22	26	24	44	47	45	51	37	40	45	24	45	21	20	40	31	28	18
<i>Polygonaceae</i>	8	7	7	6	9	8	7	9	7	9	13	6	11	8	12	13	10	10	10	12	10	13	5	5	9	10	9	3
<i>Primulaceae</i>	2	4	6	6	6	6	6	6	7	6	4	3	7	7	8	7	7	7	7	7	2	6	4	5	7	6	3	2
<i>Pyrolaceae</i>	2	4	4	4	4	4	4	4	4	3	2	3	3	4	4	3	4	3	3	3	3	3	2	2	4	3	2	2
<i>Ranunculaceae</i>	10	13	18	17	17	19	19	21	22	23	9	14	16	25	25	25	24	20	22	27	17	23	14	13	19	18	14	13
<i>Rosaceae</i>	14	15	16	16	15	17	16	19	21	23	7	13	17	21	22	22	22	19	21	25	19	23	11	11	19	19	15	10
<i>Saxifragaceae</i>	2	2	2	0	0	2	1	3	3	3	2	2	3	3	4	3	4	4	4	4	4	3	2	2	3	4	3	2
<i>Scrophulariaceae</i>	6	9	12	10	12	12	12	12	15	11	5	7	7	12	12	10	14	10	11	13	6	14	4	5	8	7	6	7
<i>Solanaceae</i>	0	2	2	3	3	2	2	3	4	4	0	1	1	3	2	3	3	2	2	3	0	3	0	0	2	1	0	0

ТАБЛИЦА 3

Суммарные данные о флоре районов Сибири

Район	Показатели					
	1	2	3	4	5	6
ЯМ	67	223	623	9.30	3.33	62.31
ХМ	77	266	599	7.78	3.45	60.60
ТБ	96	430	1026	10.69	4.48	57.79
КУ	88	418	963	10.94	4.75	60.43
ОМ	89	425	998	11.21	4.78	58.91
ТО	100	428	980	9.80	4.28	57.04
НО	106	468	1143	10.78	4.42	58.26
КЕ	100	461	1159	11.59	4.61	57.29
БА	113	556	1567	13.87	4.92	58.45
ГО	115	550	1966	17.10	4.78	60.57
ТА	62	190	522	8.42	3.06	66.60
ПУ	75	274	800	10.67	3.65	63.20
ТН	83	305	730	8.80	3.67	57.53
ХА	106	497	1517	14.31	4.69	60.18
ВЕ	113	555	1761	15.58	4.91	58.31
ТУ	109	520	1864	17.10	4.77	61.96
АН	112	546	1744	15.57	4.88	58.40
ПР	98	423	1214	12.39	4.32	57.33
СЕ	107	458	1508	14.09	4.28	59.54
ЮЖ	115	549	1829	15.90	4.77	59.97
КА	78	307	819	10.50	3.94	62.39
ШИ	115	501	1521	13.23	4.36	57.26
АР	66	217	683	10.35	3.29	69.64
ОЛ	63	198	478	7.59	3.14	63.73
ВИ	90	396	1093	12.14	4.40	58.24
АЛ	88	357	1002	11.39	4.06	57.04
ЯН	70	251	720	10.29	3.59	64.02
КО	65	208	536	8.25	3.20	63.24

Примечание. 1 — число семейств, 2 — число родов, 3 — число видов и подвидов, 4 — среднее число видов в семействах, 5 — среднее число родов в семействах, 6 — видовое богатство 10 главных для района семейств в % от суммы всех видов флоры района.

ного парно-группового связывания» (Sneath, Sokal, 1973) и «взвешенного среднего арифметического связывания» (Семкин, 1987; Пяк, Зверев, 1997) тождественны.

При оформлении дендрограмм нами принято древовидное ветвление (под острыми углами) как альтернативное прямоугольному. Первое из них более наглядно для восприятия иерархии районирования, зато второе хорошо ориентировано на шкалу расстояний.

Результаты и их обсуждение

Семейственно-видовые спектры

На составленной по методу Уорда дендрограмме для полного семейственно-видового спектра (для 136 семейств) с весовыми оценками числа видов и подвидов (в %) флора Сибири разделяется на 2 хорошо обособленных кластера равного размера (рис. 1). Один из них включает более теплые по климату (термофитные) районы, приуроченные к подзонам южной тайги, лесостепной и степной. Другой кластер

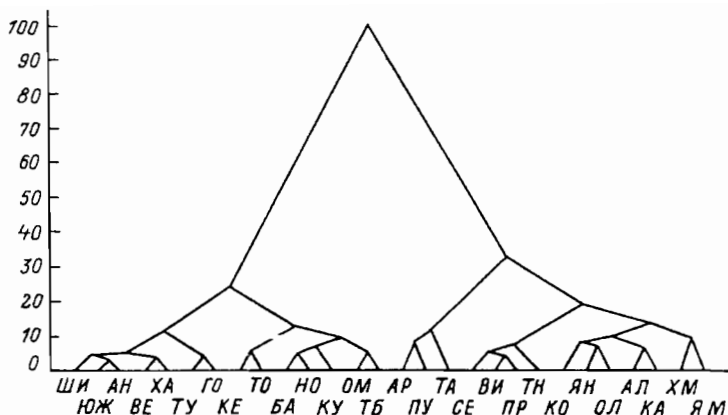


Рис. 1. Дендрограмма видового богатства в промилле 136 семейств Сибири. Связывание евклидовых расстояний по методу Уорда.

По горизонтальной оси на рис. 1—9 — районы.

объединяет более холодные по климату (криофитные) районы, приуроченные в основном к арктической, субарктической подзонам, а также к северной и средней тайге. Термофитные районы подразделяются на 2 подкластера тоже равного размера, соответствующие районам южной полосы Западной Сибири (ТБ, КУ, ОМ, ТО, НО, КЕ, БА) и районам южной полосы Средней и Восточной Сибири, включая Горноалтайский (ГО, ХА, ВЕ, ТУ, АН, ЮЖ, ШИ).

Таксономическая близость отдельных районов выявляется в системе дальнейшего ветвления. В Западной Сибири сочетаются районы ТБ и ОМ, НО и БА, также КУ, ТО и КЕ, занимающие обособленное положение. В Средней и Восточной Сибири сочетаются районы: ГО и ТУ, занимающие вместе обособленное положение; ХА и ВЕ; АН и ЮЖ, также ШИ.

Среди криофитных территорий прежде всего отделяются в особый подкластер арктические районы: Таймырский (ТА), затем Арктический Якутии (АР) и Путоранский (ПУ), но без Ямало-Ненецкого (ЯМ). На более низком уровне отделяются подкластер районов Среднесибирского плоскогорья и северного Прибайкалья (ПР, СЕ, ВИ, также ТН) и подкластер районов северного Забайкалья, северной и восточной Якутии (КА, ОЛ, АЛ, ЯН, КО), а также, но более обособленно северотаежные и

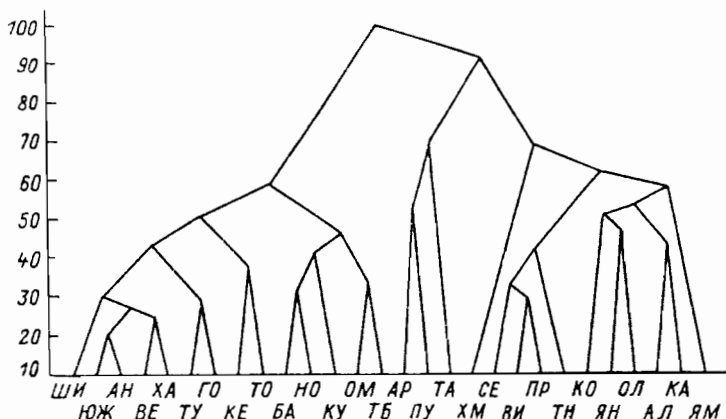


Рис. 2. Дендрограмма видового богатства в промилле 136 семейств Сибири. Незвешенное парно-групповое усредненное связывание евклидовых расстояний.

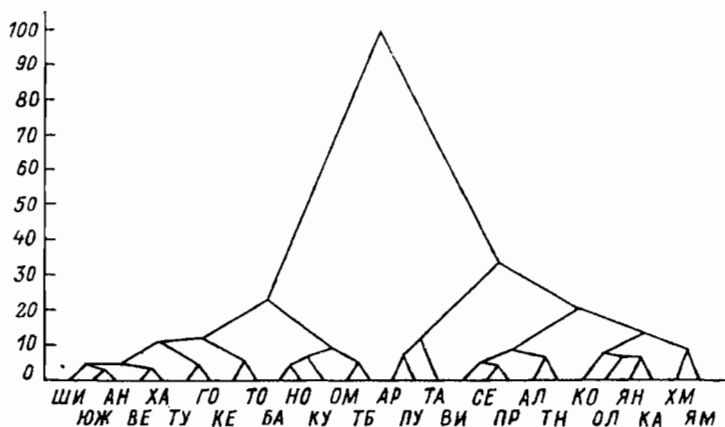


Рис. 3. Дендрограмма видового богатства в промилле 21 главного семейства Сибири. Связывание евклидовых расстояний по методу Уорда.

арктические районы Западной Сибири — Ямало-Ненецкий и Ханты-Мансийский (ЯМ, ХМ).

Дендрограмма в целом соответствует общему представлению о закономерностях пространственного разнообразия флор в Сибири. Она может быть полезной в качестве модели при разработке иерархической схемы флористического районирования на основе объективных критериев наряду с использованием родово-видовых и семейственно-родовых спектров и с учетом состава непосредственно видов и подвидов.

Конфигурации диаграмм, полученных связыванием по методу Уорда (рис. 1) и невзвешенным парно-групповым связыванием (рис. 2), оказались сходными, кроме двух случаев. Именно на второй диаграмме сопряженная пара из Томского и Кемеровского районов (ТО, КЕ) переместилась из подкластера южных районов Западной Сибири к подкластеру южных районов Средней и Восточной Сибири. Примечательно, что оба района в отличие от других южных районов Западной Сибири являются преимущественно таежными, а не степными или лесостепными. Другой случай касается перемещения Ханты-Мансийского района (ХМ) от соседства с Ямало-Ненецким районом (ЯМ) на особое место (как особый подкластер) между арктическими районами и остальными северными районами Средней и Восточной Сибири. Возможно, это связано с тем, что Ханты-Мансийский район в основном северотаежный, но включает также часть Уральских гор с арктоальпийской флорой.

Интересны головные части спектров, состоящие только из ведущих семейств, более богатых видами и подвидами. В Сибири в целом 21 ведущее семейство содержит каждое более 40 видов и подвидов. Вместе они включают в себя 3498 из 4302 видов и подвидов, или 813 % всей флоры. Дендрограмма по весовым характеристикам этих семейств со связыванием по методу Уорда (рис. 3) оказалась весьма сходной с полученной для всех 136 семейств (рис. 1). В отличие от этого в Западной Сибири южнотаежные районы Томский (ТО) и Кемеровский (КЕ) отделились от лесостепных районов и переместились к южным среднесибирским и восточно-сибирским районам. В Восточной Сибири Алданский район (АЛ) из соседства с Каларским (КА) оказался перемещенным к Тунгусскому (ТН). Это небольшое различие дендрограмм вызвано уменьшением репрезентативности спектров при неполном наборе семейств.

Составление неполных таксономических спектров менее трудоемко, но при этом снижается репрезентативность списков. Поэтому спектры из ведущих таксонов лишь приближенно отражают общие закономерности. В то же время они удобны для зрительных сопоставлений даже без углубленного статистического анализа.

Дендрограмма для 21 ведущего семейства с ранговыми данными, использованными для получения коэффициентов корреляции γ (рис. 4), по основной конфигура-

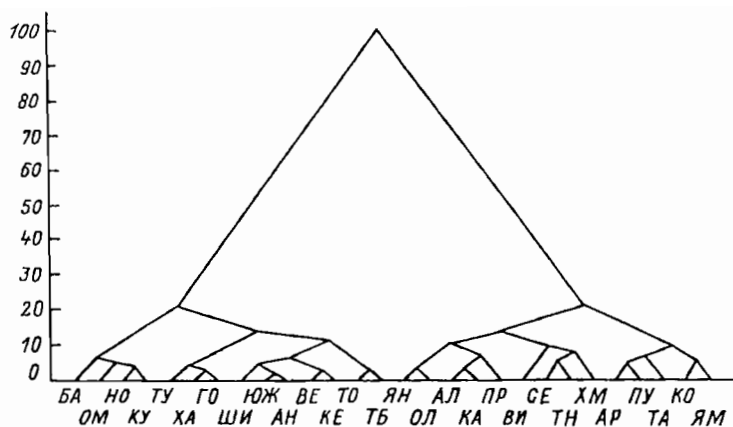


Рис. 4. Дендрограмма ранжированного видового богатства 21 главного семейства Сибири. Связывание коэффициентов корреляции γ по методу Уорда.

ции более или менее сходна с дендрограммами для семейственно-видовых спектров с весовыми данными (см. выше), в ней выделены в особый кластер южные районы Западной Сибири, кроме Кемеровского (КЕ). Остальные районы делятся на подкластер южной и средней полосы Западной и Восточной Сибири (с включением Кемеровского района) и на подкластер северных и северо-восточных районов. При этом арктические районы оказались менее обособленными, чем при использовании весовых характеристик.

Можно заключить, что неполные ранжированные спектры полезны в сравнительной флористике для получения лишь ориентировочных заключений, поскольку ранговая корреляция уменьшает информативность данных для анализа по сравнению с весовыми характеристиками (в долях единицы, процентах или промилле). В итоге дендрограммы на основе ранговой корреляции менее пригодны для моделирования флористического разнообразия, чем построенные по весовым данным. Предварительный перевод исходных данных о числе видов в проценты, но с последующим ранжированием (Заки, Шмидт, 1972, 1973а, б, и др.) не увеличивает их информативность, так как ранги в обоих случаях останутся прежними.

Семейственно-родовые спектры

Семейственно-родовая структура флоры в отличие от семейственно-видовой и родо-видовой не связана с учетом видов (и подвидов), являющихся основой таксономической классификации. Вероятно, поэтому исследователи уделяли меньшее внимание изучению семейственно-родовых спектров. Тем не менее наряду с семейственно-видовыми спектрами были получены и истолкованы 10-членные семейственно-родовые спектры для 10 Курильских о-вов (Шмидт, 1974), 10 флор южного Средиземноморья (Шмидт, 1980 : 73—117) и 12 бореальных конкретных флор на северо-востоке Европейской России (Мартыненко, Шмидт, 1981). Полученные данные оказались интересными для сопоставления с результатами анализа семейственно-видовых спектров и коэффициентов сходства по спискам видового состава.

В дендрограмме полного семейственно-родового спектра, в которой содержание родов для 136 семейств оценено в промилле (рис. 5), более обособленными оказались горные северо-восточные (ОЛ, ЯН, АЛ, КО) и арктические (ТА, ПУ, АР) районы. Вслед за ними обособились гипоарктические в основном районы (ТН, ХМ, ЯМ, КА). Остальные районы разделились на преимущественно лесостепные Южной Сибири (ТБ, КУ, ОМ, НО, БА) и горные степные и лесостепные Средней Сибири (ГО, ТУ), с одной стороны, и на преимущественно южнотаежные и лесостепные районы осталь-

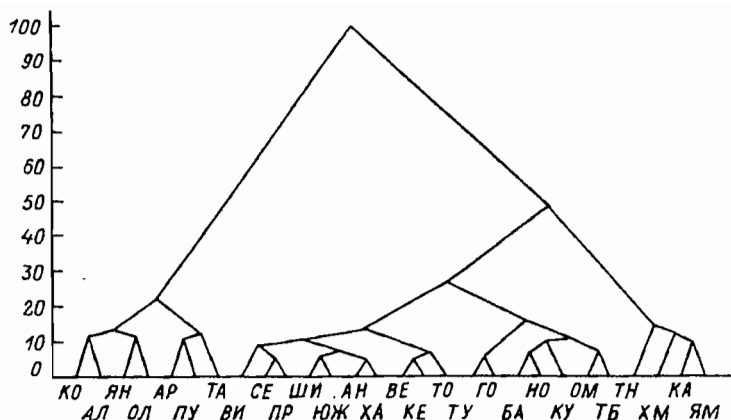


Рис. 5. Дендрограмма родового богатства в промилле 136 семейств Сибири. Связывание евклидовых расстояний по методу Уорда.

ной территории — с другой. Они группируются в подкластеры: южнотаежный «приенисейский» (ТО, КЕ, ВЕ), лесостепной Средней и Восточной Сибири (ХА, АН, ЮЖ, ШИ), верхнеленский и северобайкальский (ВИ, ПР, СЕ).

Дендрограмма для 30 семейств, более богатых родами (в %) во флоре Сибири в целом (рис. 6), сходна с полученной для полного семейственно-родового спектра. Но Вилуйский район (ВИ) из соседства с Приленским и Северобайкальским районами (ПР, СЕ) переместился к Алданскому району (АЛ).

Больше отличается диаграмма для 10 ведущих семейств, основанная на коэффициентах ранговой корреляции *гамма* (рис. 7). В ней вся флора делится на южные районы и свойственные северной и средней полосе Сибири. Из них кластеры южных районов подразделяются на относящиеся к Западной Сибири (ТБ, КУ, ОМ, НО, ТО, БА) и к Средней и Восточной Сибири. При этом ко второму подкластеру причленяется также западно-сибирский Кемеровский район (КЕ), чтобы оказаться рядом с соседним горностепным Хакасским районом (ХА) Средней Сибири. Последний в свою очередь тесно связан с Ангарским районом (АН) островных степей. Среди этих южных и переходных к северу районов Средней и Восточной Сибири более

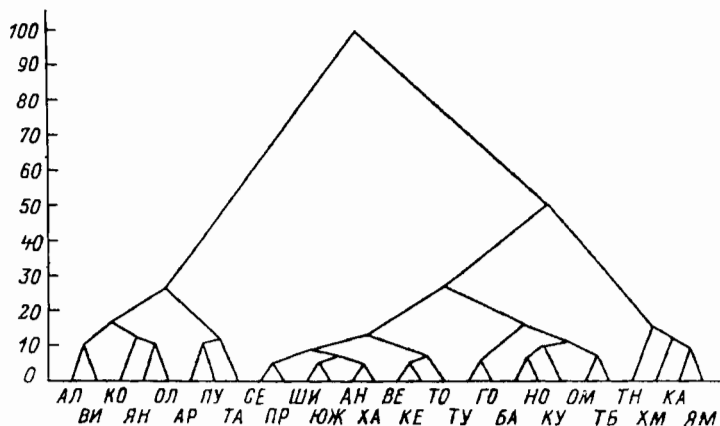


рис. 6. Дендрограмма родового богатства в промилле 30 главных семейств Сибири. Связывание евклидовых расстояний по методу Уорда.

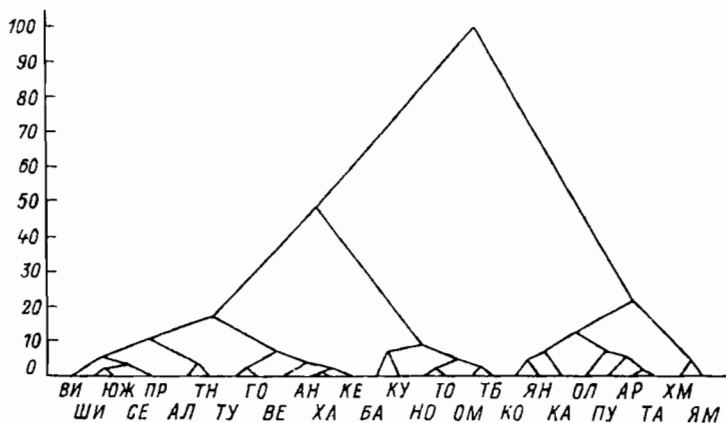


Рис. 7. Дендрогамма ранжированного родового богатства 30 главных семейств Сибири. Связывание коэффициентов корреляции гамма по методу Уорда.

обособлены среднетаежные районы (ТН, АЛ). В северном кластере прежде всего отделяются арктические и гипоарктические районы Западной Сибири (ЯМ, ХМ), тогда как в Восточной Сибири арктические и собственно субарктические районы (ТА, АР, ПУ, ОЛ) отделяются от нагорных северо-восточных (ЯН, КО, КА). Деление в целом выглядит правдоподобным, но акценты в нем все же другие, чем в диаграмме, основанной на весовых характеристиках. В частности, прежде всего обращает на себя внимание запоздалое обособление северных (арктических и собственно субарктических) и северо-восточных нагорных районов.

Выявленное деление на основе семейственно-родовых спектров, видимо, отражает более древние и соответственно глубинные флорогенетические связи по сравнению с дендрогаммами по семейственно-видовым (рис. 1) и тем более по родово-видовым спектрам. Последние обсуждаются в отдельной статье. Сейчас же отметим, что по полным родово-видовым спектрам (рис. 8) прежде всего обособляется южная полоса Сибири от северной и средней полосы. Кластер южной полосы в свою очередь разделяется на районы Западной Сибири и на районы Средней и Восточной Сибири вместе с Горноалтайским (ГО). Кластер средней и северной полосы Сибири развет-

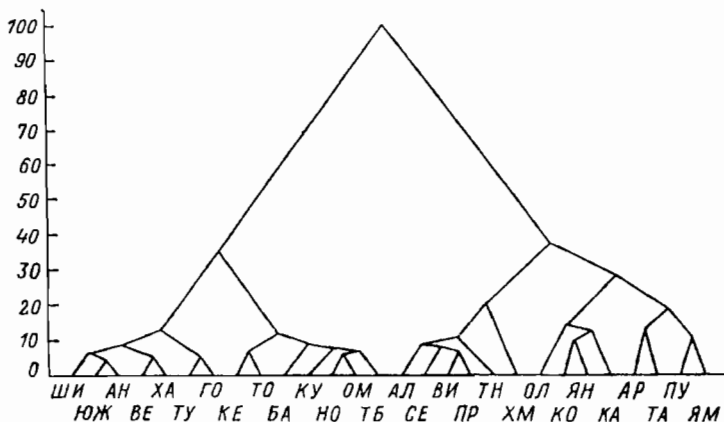


Рис. 8. Дендрогамма видового богатства в промилле 826 родов Сибири. Связывание евклидовых расстояний по методу Уорда.

вляется на таежные и горно-таежные районы и на арктические и горные гипоарктические районы. Из них второй подкластер делится: 1) на арктические и субарктические районы (ТА, АР, ЯМ, ПУ) и 2) на горные гипоарктические районы (ОЛ, ЯН, КО, КА).

Некоторые сравнительные показатели особенностей флоры

Многие исследователи флор предпочитают для анализа спектры из 10 ведущих семейств. Во флоре Сибири 10 семейств из числа ведущих в конкретных районах содержат от 57.0 до 69.6 % всего состава видов и подвидов в районе (табл. 3). При этом, как и ожидалось (Толмачев, 1970), более репрезентативными оказались спектры северных районов (от 62.3 до 69.6 %): ЯМ, ТА, ПУ, АР, ОЛ, ЯН, КО (рис. 9: сплошная линия и кружки).

Высокая репрезентативность выявлена также в случае трех южнее расположенных районов: Горноалтайского (60.6 %), Тувинского (62.0 %) и Каларского (62.4 %). Они отличаются многопоясным растительным покровом и хорошо выраженными высокогорьями с аркто-альпийскими и альпийскими растениями. Можно предполагать, что флора этих районов формировалась при усиленной автохтонной тенденции, когда некоторые семейства оказались особо богатыми по содержанию видов. Именно эти районы отличаются от других южных также повышенным средним содержанием видов и подвидов в полном наборе семейств (рис. 9: штриховая линия и ромбики).

Северные флоры, как более бедные, характеризуются невысоким средним содержанием видов и подвидов в полном наборе семейств. Так, в арктическом Таймырском районе 10 главных семейств включают в себя 66.6 % видового состава. Полный набор семейств там содержит в среднем по 8.4 вида и подвида. В расположенном на сходной долготе, но много южнее Ангарском районе 10 главных семейств включают лишь 58.4 % видового и подвидового состава. Зато каждое из всех семейств там содержит в среднем почти вдвое больше видов и подвидов, чем в Таймырском районе (по 15.6 против 8.4).

Зависимость среднего числа видов в семействах (y) от видового богатства флоры (x) подчиняется линейной регрессии и для флоры Сибири выражается эмпирической формулой: $y = 5.151 + 0.006x$. На диаграмме (рис. 10) 2 района оказались за верхним контуром эллипса: Арктический (в Якутии) и Тувинский (АР, ТУ). Эти аутлайеры [outliers] отличаются относительно высоким средним видовым богатством семейств

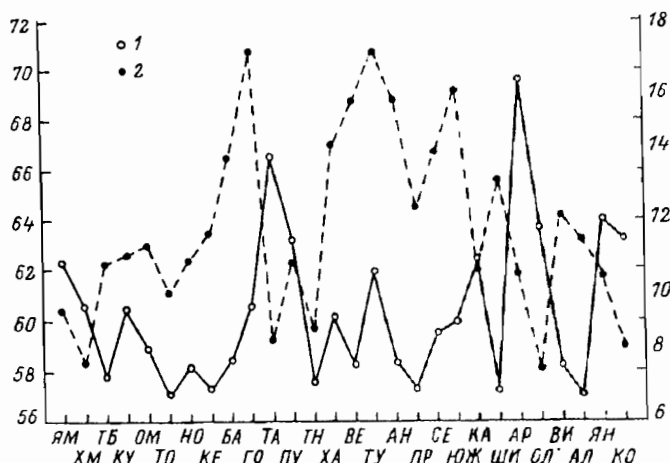


Рис. 9. Видовое богатство 10 главных семейств (1) и среднее число видов во всех семействах (2).

По вертикальным осям: слева — видовое богатство, %; справа — число видов, шт.

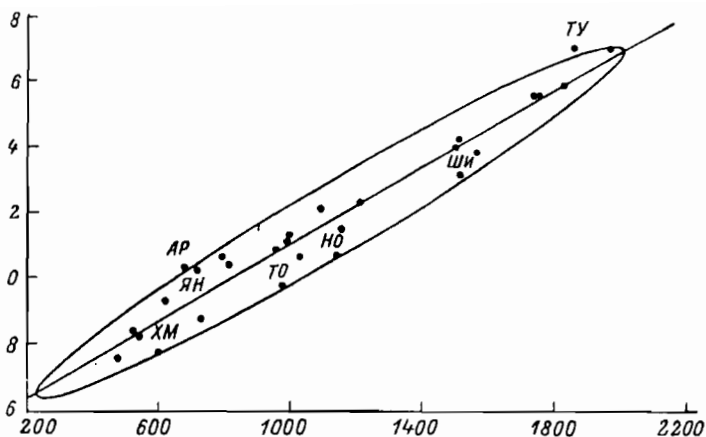


Рис. 10. Регрессия числа видов и их среднего содержания в семействах. Эллипс для коэффициентов 0.85.

По вертикальной оси — среднее число видов в семействе, по горизонтальной — общее число видов.

(10.3 и 17.3 соответственно для 683 и 1864 видов), что свидетельствует о преобладании автохтонной тенденции в генезисе флоры. При этом близкое положение к Арктическому району занимает на диаграмме географически сопредельный с ним Яно-Индибирский район (ЯН). Названные выше аутлайеры (АР, ТУ), кроме того, также отличаются высокой видовой репрезентативностью 10 главных семейств (см. выше).

Преобладание прямо противоположной, аллохтонной тенденции во флорогенезе прослеживается в случае Ханты-Мансийского, Томского, Новосибирского и Шилкинско-Аргуньского районов (ХМ, ТО, НО, ШИ). На диаграмме (рис. 10) они приближаются к нижнему контуру эллипса вследствие пониженного среднего содержания видов в семействах относительно общего видового богатства. Эволюционной причиной может быть пограничное ботанико-географическое положение Шилкинско-Аргуньского района (на периферии Маньчжурии), а в случае Ханты-Мансийского, Томского и Новосибирского районов — интенсивные плейстоценовые флювиогляциальные пертурбации флоры на Западно-Сибирской низменности.

На неполных спектрах некоторые из семейств являются ведущими в генеральном списке (во флоре Сибири в целом), но не главными в отдельных районах. Примером могут быть 2 очень контрастных района: Ямало-Ненецкий (флору образуют 623 вида и подвида) и Курганский (963 вида и подвида). Оба расположены на Западно-Сибирской низменности, но в разных подзонах: один в Арктике, Субарктике и северной тайге, другой — в лесостепной и степной подзонах. В 15-членных спектрах не являются ведущими одновременно в обоих районах по 3 семейства. При сравнении спектра для Ямало-Ненецкого района из 15 ведущих семейств со спектром для Курганского района, где ведущими оказались лишь 13 семейств и 3 неведущими, коэффициенты ранговой корреляции Кендэла и Спирмена равны соответственно 0.53 и 0.76. Но при обратном сравнении 15-членный спектр включает все ведущие семейства для Курганского района, а для Ямало-Ненецкого, наоборот, 13 ведущих и 3 неведущих. В этом случае коэффициенты оказываются другими: 0.43 и 0.71. При увеличении же спектров до 18 членов, когда каждый список включает по 15 ведущих и 3 неведущих семейства, коэффициенты уменьшаются лишь до величин 0.42 и 0.70. Следовательно, увеличение размера спектров сопровождалось незначительным повышением различия во флоре районов.

В спектрах из 10 семейств, ведущих во флоре Сибири в целом, лишь 6 оказываются ведущими во всех районах без исключения. При этом ведущие семейства

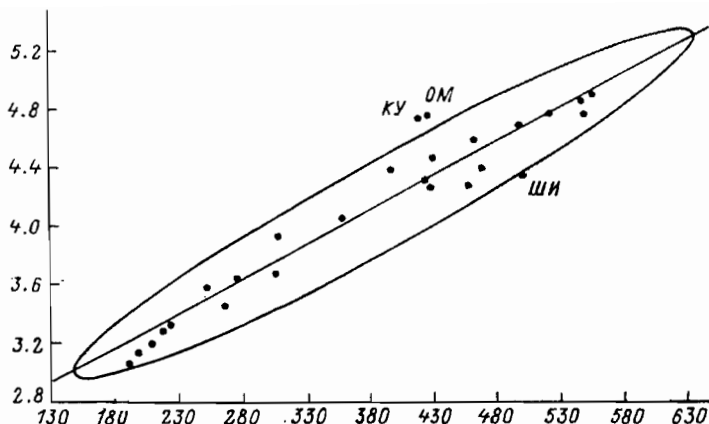


Рис. 11. Регрессия числа родов и их среднего содержания в семействах. Эллипс для коэффициента 0.85.

По вертикальной оси — среднее число родов в семействе, по горизонтальной — общее число родов.

в районах порознь образуют в совокупности список из 16 семейств. Ведущие во всех районах 6 семейств, как наиболее репрезентативные, представляют особый интерес для сравнительного анализа флор (Байков и др., 1998). Уместно напомнить, что состав ведущих родов варьирует в родово-видовых спектрах гораздо больше, чем в семейственно-видовых, а их видовая и подвидовая репрезентативность значительно меньше. Так, во флоре Сибири в целом 42 главных рода включают 42.7 % вида и подвида, а 10 главных родов — лишь 19.8 %.

Соотношение числа родов во флоре районов (x) и среднего их содержания в семействах (y) выражается линейной регрессией по эмпирической формуле: $y = 2.314 + 0.005x$. На диаграмме (рис. 11) у верхнего контура эллипса оказываются аутлайерами районы Курганский (418 родов) и Омский (425 родов), как отличающиеся относительно высоким средним содержанием родов в семействах (4.75 и 4.78). Это можно объяснить тем, что в данных районах (КУ, ОМ) в плиоцене преобладала автохтонная тенденция во флорогенезе в связи с эволюцией Туранской флоры. В противоположность этому в Шилкинско-Аргунском районе (ШИ) преобладала аллохтонная тенденция на уровне родового состава флоры, вероятно, в связи с крайним положением его в Маньчжурии. В результате среднее содержание родов в семействах там относительно низкое (4.36) и на диаграмме регрессии район находится около нижнего контура эллипса. Сходное положение найдено для Шилкинско-Аргунского района также при анализе соотношения между видовым богатством и средним числом видов в семействах (см. выше).

Выводы

1. Таксономические спектры могут быть использованы для выявления эволюционных направлений (трендов), имевших место в формировании структуры флор. При этом семейственно-родовые спектры отражают более древние филогенетические связи между флористическими районами, чем семейственно-видовые спектры. В свою очередь последние соответствуют более древним филогенетическим связям по сравнению с родово-видовыми спектрами.

2. Составленные по таксономическим спектрам дендрограммы могут быть полезными при моделировании флористического районирования по иерархической схеме наряду с учетом эндемизма и общего состава видов и подвидов.

3. Применения таксономических спектров с относительными (весовыми) показателями (в долях единицы, процентах или промилле от общего числа в районе таксонов

подчиненного ранга) дает более информативные результаты по сравнению с ранжированными данными с последующим определением по ним коэффициентов корреляции.

4. Понижение репрезентативности неполных таксономических спектров, составленных только из богатых (ведущих) членов, снижает корректность дендрограмм. Но такие дендрограммы, полученные «экспресс-методом», все же могут быть полезными для предварительных заключений.

5. Для суждения о генезисе флоры с помощью регрессионного анализа важным индикатором являются «аутлайеры» среди районов, как расположенные вне контура эллипса на диаграммах среднего содержания видов и родов в семействах относительно общего числа видов и родов в конкретных районах.

Авторы признательны Л. З. Лукмановой (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН) за помощь при составлении таблиц видов и подвидов растений по сводке «Флора Сибири» (1987—1997).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-50029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байков К. С., Доронькин В. М., Малышев Л. И. Пространственное разнообразие десяти ведущих семейств сосудистых растений во флоре Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1998. Вып. 4. С. 49—62.

Захи М. А., Шмидт В. М. О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья, 1—3 // Вестн. ЛГУ. 1972. № 9. С. 57—69; 1973а. № 9. С. 47—57; 1973б. № 21. С. 44—53.

Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972а. С. 17—40.

Малышев Л. И. Особенности и генезис флоры // Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск, 1972б. С. 150—189.

Малышев Л. И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 163—186.

Мартыненко В. А., Шмидт В. М. Биометрическое сравнение бореальных конкретных флор Коми АССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 353—370.

Ольдендорфер М. С., Блэзифильд Р. К. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. С. 139—215.

Пляк А. И., Зверев А. А. Опыт сравнительного анализа локальных флор с помощью прикладного статистического пакета *Biostat* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 64—75.

Ребристая О. В., Шмидт В. М. Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1353—1363.

Семкин Б. М. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 149—163.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с., карта.

Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах Земного шара // Вестн. ЛГУ. 1970. № 15. С. 62—74.

Флора Сибири. Т. 1—13. Новосибирск, 1987—1997.

Шмидт В. М. Количественная характеристика флоры Курильских островов // Вестн. ЛГУ. 1974. № 15. С. 55—63.

Шмидт В. М. Сравнение систематической структуры флор Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1225—1236.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Шмидт В. М. О некоторых приемах сравнения систематической структуры флор // Теоретические и методические приемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 163—167.

Abbott L. A., Bisby F. A., Rogers D. J. Taxonomic analysis in biology: computers, models, and databases. New York, 1985. 336 p.

- De Candolle A.* Géographie botanique raisonnée. T. 1—2. Paris; Geneve, 1855. 1366 p.
Norušis M. J. SPSS for Windows: Base system user's guide (Release 6.0). Chicago, 1993. 828 p.
Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. San Francisco, 1973. 573 p.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 8 I 1998

SUMMARY

The family-species and family-genus structure of 28 provisional floristic districts of Siberia, basing on the manual «Flora Sibiriac» (1987—1997) have been investigated. In the cluster analysis, the Ward's method was adopted, and also, for the comparison, the Unweighted Pair-Group Average linkage [UPGA]. Weighted initial data (per mille, %) were found more instructive on the evaluation of Euclidean distances than the coefficients of rank correlation *Gamma*. Also suggestive to the phylogenetic trends in the local floras were the diagrams of regression between the mean number of species (and subspecies) of genera per family and the number of species or genera in the districts. The dendrograms of taxonomic structure are promising in the modelling of hierarchical floristic subdivisions. Accordingly, the family-genus spectra reveal more ancient trends in the floristic evolution, than the family-species and, especially, the genus-species spectra. The representativity abasement of spectra, compiled only for the most rich (or leading) taxa in a flora, does not exclude their utility for provisional conclusions.