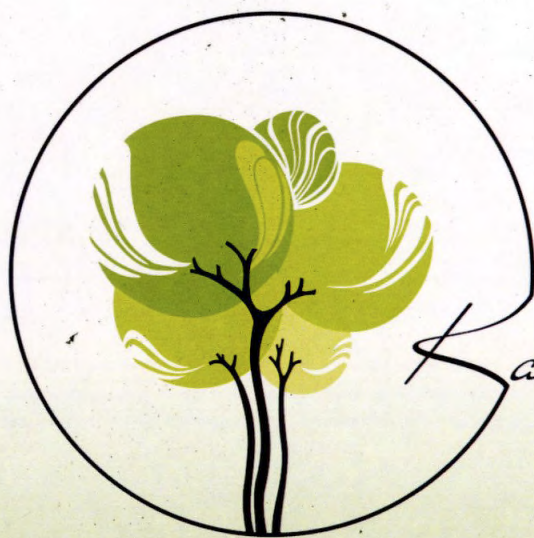


Ботанико-географические исследования



Каменские
чтения

Март 2019

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
ИМ. В. Л. КОМАРОВА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Ботанико-географические исследования

Камелинские чтения

Сборник научных трудов

*Под редакцией
д-ра биол. наук С. А. Овеснова,
д-ра биол. наук О.Г. Барановой*

Пермь
2019

УДК 581.9

И. Н. Поспелов¹, Е. Б. Поспелова²¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия² Заповедники Таймыра, Норильск, Россия

О ВОЗМОЖНОСТЯХ ИССЛЕДОВАНИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НА ОСНОВАНИИ АНАЛИЗА ГЕРБАРНЫХ СБОРОВ (ЦИФРОВОЙ ГЕРБАРИЙ MW)

Большое значение в исследовании флоры приобретают депозитарии гербарных коллекций, размещаемые в Internet, что резко повышает их доступность для конечного исследователя. В связи с этим проведено сопоставление данных оцифрованных гербарных коллекций Гербария Московского государственного университета (MW) с опубликованными данными по составу флор Таймырского (Долгано-Ненецкого) муниципального р-на Красноярского края. Флористические списки для столь крупного региона, полученные в результате анализа литературных и авторских источников и данных гербария, вполне сопоставимы по объему. В последнее время появилось достаточно много работ, посвященных распространению отдельных видов в регионах или даже реконструкции флор разного уровня исключительно по гербарным сборам. К сожалению, результаты не всегда корректны, особенно в отношении часто встречающихся видов, а также видов средней распространенности, которые при этом становятся редкими, т.к. не со всех мест произрастания имеются сборы. Поэтому нам представляется, что использование материалов гербариев во флористике ограничено и может служить для решения лишь некоторых конкретных задач.

Ключевые слова: цифровой гербарий; геопривязанные образцы.

I. N. Pospelov¹, E. B. Pospelova²¹ Institute of ecology and evolution named after A. N. Severtsova RAS, Moscow, Russian Federation² Nature Reserves Of Taimyr, Norilsk, Russian Federation

ABOUT THE POSSIBILITIES OF STUDY OF FLORISTIC DIVERSITY BASED ON THE ANALYSIS OF HERBARIUM FEES (DIGITAL HERBARIUM MW)

Of great importance in the study of flora are the depositories of herbarium collections placed on the Internet, which dramatically increases their availability for the final researcher. In this regard, the data of digitized herbarium collections of the Moscow state University (MW) were compared with the published data on the composition of the flora of the Taimyr (Dolgan-Nenets) municipal district of the Krasnoyarsk territory. Floristic lists for such a large region, obtained from the analysis of literary and author's sources and herbarium data, are quite comparable in volume. Recently, there have been a lot of works devoted to the distribution of certain species in the regions or even the reconstruction of flora of different levels exclusively on herbarium fees. Unfortunately, the results are not always correct, especially for frequently occurring species, as well as species of medium prevalence, which thus become rare, because not all habitats have fees. Therefore, it seems to us that the use of herbarium materials in floristry is limited and can serve only some specific tasks.

Key words: digital herbarium; georeferenced specimens.

В настоящее время все большее значение в исследовании флоры приобретают депозитарии гербарных коллекций, размещаемые в Internet, что резко повышает их доступность для конечного исследователя. В 2016–2018 гг. был оцифрован второй по объемам в России гербарий Московского государственного университета (MW) (<https://plant.depo.msu.ru/>). Начаты подобные работы и в гербарии ЦБС СО РАН (NS), Гербарии Биолого-Почвенного института ДВО РАН (DVO), отчасти в гербариях БИН РАН (LE) и ГБС РАН (МНА), отсканировал свои гербарные фонды ряд заповедников России. Это значительно облегчило доступ научного сообщества к данным материалам, не говоря уже о том, что теперь непосредственное исследование образцов необходимо только в сложных случаях, что повышает их сохранность. Кроме того, если раньше гербарные коллекции находились в основном в области интересов специалистов по систематике растений, то

теперь они представляют значительную ценность и для специалистов по флористике, так как существенно снизились трудозатраты для изучения региональных флор по гербарным образцам.

Первоначально отсканированные сборы выкладывались без географической привязки, но практически сразу же при организации информационного портала начала создаваться и ГИС по имеющимся сборам. В настоящее время геопривязаны более 1/3 образцов (315 671 из 886 419), в частности, автор самостоятельно осуществил привязку сборов сосудистых растений региона Средняя Сибирь (Красноярский край без гор крайней южной части) и ведет работу с образцами из других регионов. Практика показала, что при знании географии региона более 90 % образцов можно привязать к карте с точностью в 1–2 км [Pospelov, 2018]. Во время этой работы авторами был получен определенный опыт использования этих материалов для изучения и корректировки региональных флор. Наличие привязанных сборов дает возможность делать географические выборки по произвольным участкам с применением стандартного ГИС-инструментария. Ниже мы рассмотрим это на примере Таймырского (Долгано-Ненецкого) муниципального р-на Красноярского края (далее – Таймыра), изучением флоры которого авторы занимаются уже более 30 лет.

Необходимо отметить, что флоры Арктического региона, наряду с другими районами России, чаще публиковались в виде списков в той или иной форме. Это связано как с высоким интересом к флоре Арктики, так и со сравнительно небольшими объемами этих флористических списков (редко более 300 видов в одной локальной флоре). В то же время чаще всего флористические списки составлялись по принципу «не собрано-не наблюдалось», то есть, если автор передавал все сборы в один гербарный фонд (а это, увы, не всегда так, в частности, из-за ограниченности помещений и др.), то даже опубликованный список, будучи подтвержденным геопривязанными сборами, является важным источником дополнительных данных о флоре района; например, для «адресного» мониторинга популяций отдельных видов. Такие флоры, составленные по гербарным образцам, полностью соответствуют опубликованным спискам, например, флоры о-ва Сибирякова [Куваев и др., 1994а], устья р. Гусиной [Куваев, Кожевникова, Шелгунова, 1994б], за исключением позднейших переопределений. Однако далеко не все ботаники поступают именно так, составляя сначала полевые списки, а затем расширяя их за счет определения сложных таксономических групп. Например, составленный авторами список флоры окрестностей оз. Левинсон-Лессинга, насчитывает 272 вида [Поспелова, 2000], а в MW представлено только 134 вида (правда, часть сборов передавалась в другие Гербарии, т.к. всего были собраны образцы 240 видов), аналогичная авторская флора Ары-Маса [Поспелова, Поспелов, 2005] представлена 270 из 313 видов. В таких случаях попытка реконструкции флоры района по гербарным сборам будет довольно одно-сторонней. Вообще, создание портала показало некоторую нежелательность имеющейся практики передачи сборов из одного района в разные коллекции; было бы более уместным, чтобы хотя бы одна из конечных коллекций имела полный набор образцов таксонов, найденных на территории работ.

Таймыр в коллекции MW на настоящий момент (март 2019 г.) представлен 10 390 образцами, это очень значительное число, составляющее более половины сборов из всего региона Средняя Сибирь, и, вероятно, одно из наибольших для регионов Российской Арктики (так, уже предварительная работа над геопривязкой образцов Западной Сибири показывает, что число сборов из близкого по площади Ямало-Ненецкого АО будет по меньшей мере вдвое ниже). Необходимо, правда, отметить, что более половины сборов (около 6000) с Таймыра в MW сделаны авторами или их коллегами в ходе многочисленных экспедиций.

По литературным источникам и собственным данным авторов на настоящее время флора Таймыра насчитывает 946 видов и подвидов, относящихся к 78 семействам и 294 родам. Этот регион в депозитарии MW представлен 911 видами (без учета образцов, определенных только до рода) из 68 семейств и 245 родов (правда, надо учесть, что систематика в области семейств, принятая на портале в MW, несколько отличается от принятой нами). Также в ряде случаев виды-синонимы присутствуют в списке MW дважды (*Carex hyperborea* Drej. = *C. arctisibirica* (Jurtzev) Czerep., *Carex algida* Turcz. ex V. Krecz. = *C. quasivaginata* (C.B. Clarke) Malyshev и др.). Определения 10–15 видов, приведенные на портале, нельзя считать полностью достоверными (*Poa cenisia* All. = *Poa deylii* Chrtek & V. Jirasek, *Oxytropis uralensis* (L.) DC., *Hieracium umbellatum* L., *Antennaria carpatica* (Wahlenb.) Bluff & Fingerh. и др.), но для точного определения необходим непосредственный контактный просмотр образца, поскольку дифференциальные признаки видов на имеющихся сканах не различаются. За вычетом ошибочно определенных таксонов и синонимов, флора Таймыра в гербарии MW составляет около 900 видов. Из видов, отмеченных нами, но отсутствующих в гербарии MW, большинство, вероятно, хранится в коллекции LE, некоторые – непосредственно у авторов. Тем не менее только при просмотре материалов MW флора Таймыра была пополнена 15 видами, не известными ранее из публикаций. В основном это относится к крайнему югу района, флористические списки из которого никогда не публиковались, также имеется ряд переопределений сборов монографами отдельных таксонов.

Как видно, флористические списки для столь крупного региона, полученные в результате анализа литературных и авторских источников и данных гербария, вполне сопоставимы по объему. Однако надо

отметить крайне неравномерную изученность региона (рисунок). При этом Таймыр – один из регионов Красноярского края с самой высокой плотностью гербарных сборов, более обследованы только некоторые районы юга края. По нашим данным (<http://byttanga.ru>) на Таймыре в той или иной мере изучены 148 локальных флор, из них 100 – относительно полно. 90 % сборов, имеющихся в коллекции, относятся именно к этим районам (в основном это участки, обследованные авторами и В. Б. Куваевым). В то же время за счет обменов фондами с другими гербариями (в частности LE), имеются и сборы из других районов, обследованных ботаниками БИН РАН и иных организаций. Таким образом, эти фрагменты при необходимости более детального изучения районов показывают, где хранятся основные сборы с данного участка.

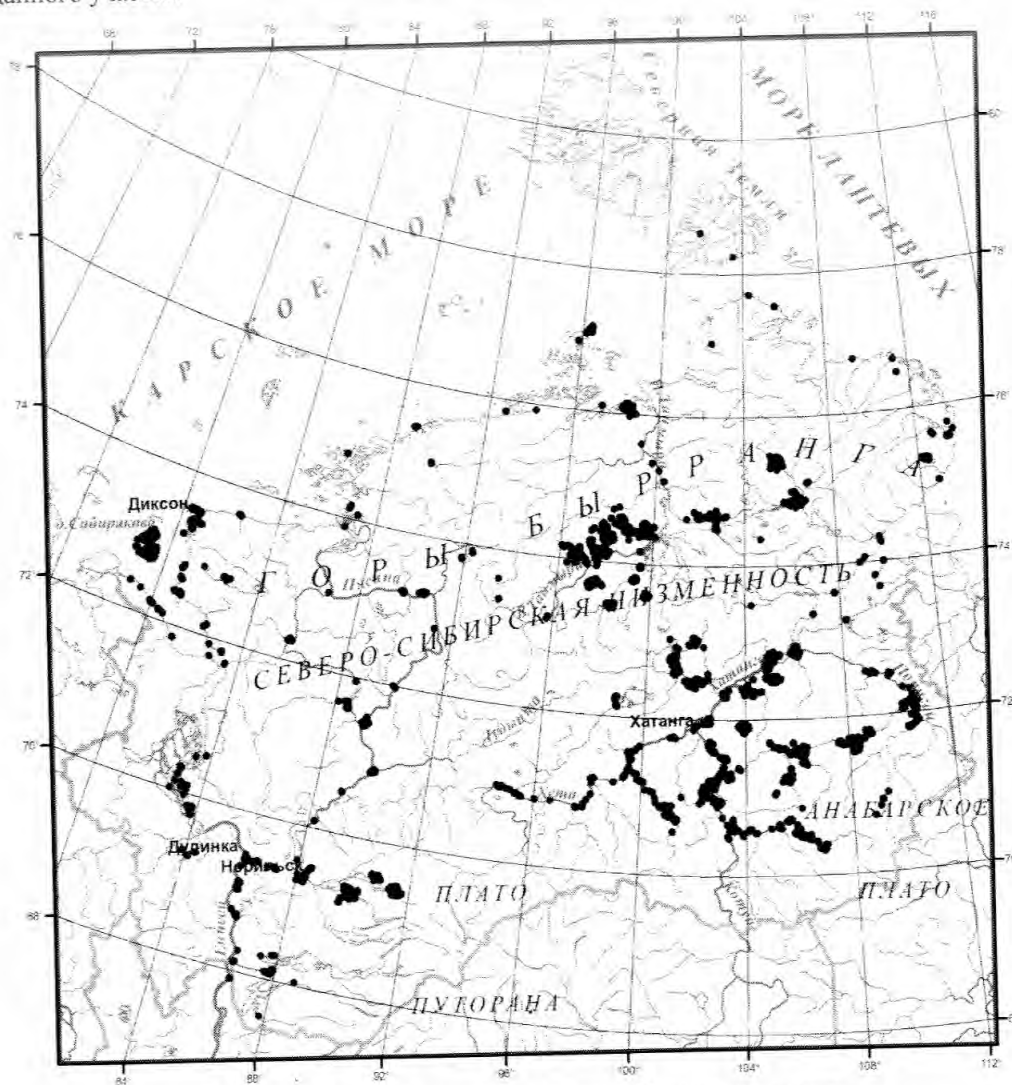


Рис. Гербарные сборы в коллекции MW на территории Таймырского (Долгано-Ненецкого) муниципального р-на (черные точки)

Особо надо сказать об отдельных районах сборов, сведения о которых в принципе отсутствуют в литературе или крайне фрагментарны. Например, в 1959 г. А. П. Тыртыковым была обследована зона затопления Хантайской ГЭС (современный г. Снежногорск), и полученный список, хотя и явно неполный (191 вид) никогда и нигде не публиковался. При анализе его сборов из этого района был отмечен ряд новых для Таймыра видов (*Nymphaea tetragona* Georgi, *Aconitum volubile* Pall. ex Koelle, *Ribes nigrum* L., *Potentilla chrysantha* Trevir., *Swertia obtusa* Ledeb. (также был найден образец из района с. Потапово), *Sacalia hastata* L., *Senecio erucifolius* L., *Corydalis bracteata* (Steph.) и ряд др.). Эти данные не только уникальны, но и могут являться основой для мониторинга флор. Кроме того, имеется ряд, в общем-то, случайных сборов вне территорий массовых обследований, также расширяющий представления о распространении известных видов. Например, сплав А. Н. Яндовского по р. Хета от с. Волочанки до с. Хатанги в 1936 г., упоминаний о котором вообще нет в литературе, позволил выявить ряд новых (и довольно неожиданных – *Pedicularis compacta* Stephan ex Willd., *Agrostis gigantea* Roth) находок видов

в этом районе. Всего по итогам анализа коллекции MW с Таймыра было выявлено более 100 ранее не известных местонахождений уже выявленных видов, в том числе значительно расширяющих их ареал на Таймыре.

Особняком стоят образцы, даже довольно старые, переопределенные монографами. Так, например, при анализе сборов для Таймыра были отмечены *Juncus grubovii* Novikov, *Sparganium probatovae* Tzvelev, *Luzula kjellmaniana* Miyabe & Kudo, определенные из старых сборов опытными систематиками.

В последнее время появилось достаточно много работ, посвященных распространению отдельных видов в регионах или даже реконструкции флор разного уровня исключительно по гербарным сборам. К сожалению, результаты не всегда корректны, особенно в отношении часто встречающихся («фоновых») видов, а также видов средней распространенности, которые при этом становятся редкими, т.к. не со всех мест произрастания имеются сборы. Поэтому нам представляется, что использование материалов гербариев во флористике ограничено и может служить для решения лишь нескольких конкретных задач.

Во-первых, это выявление общего характера ареалов отдельных видов, а при условии достаточной точности привязок – их ландшафтной приуроченности. В частности, путем анализа гербарных материалов хорошо выявляются северные пределы распространения видов. На северном пределе нахождения, виды, как правило, коллектируются и попадают в Гербарии. В этом отношении показательно, например, что почти все (!) сборы кедр (*Pinus sibirica* Du Tour) из Красноярского края сделаны в районе северной границы распространения.

В последнее время появилось достаточно много работ, посвященных распространению отдельных видов в регионах или даже реконструкции флор разного уровня исключительно по гербарным сборам. К сожалению, результаты не всегда корректны, особенно в отношении часто встречающихся («фоновых») видов, а также видов средней распространенности, которые при этом становятся редкими, т.к. не со всех мест произрастания имеются сборы. Поэтому нам представляется, что использование материалов гербариев во флористике ограничено и может служить для решения лишь нескольких конкретных задач.

Во-вторых, это выявление общего характера ареалов отдельных видов, а при условии достаточной точности привязок – их ландшафтной приуроченности. В частности, путем анализа гербарных материалов хорошо выявляются северные пределы распространения видов. На северном пределе нахождения, виды, как правило, коллектируются и попадают в Гербарии. В этом отношении показательно, например, что почти все (!) сборы кедр (*Pinus sibirica* Du Tour) из Красноярского края сделаны в районе северной границы распространения.

Во-вторых, гербарные коллекции, как уже было сказано, служат прекрасной основой для мониторинга локальных флор, особенно при условии достаточно точной привязки образцов. Практически всегда собираются образцы редких для района видов, и места этих находок можно повторно обследовать через определенный промежуток времени и оценить состояние популяции вида.

В-третьих, географическая выборка сборов из окрестностей района будущих полевых работ позволит составить первичный список вероятных находок в районе и будет служить для предварительного планирования работ. Например, на основе географической выборки из близкого по ландшафтной структуре района можно выявить наиболее флористически богатые экотопы и сосредоточиться на их обследовании. Естественно, подобную работу надо проводить, сочетая привязанные точки гербарных сборов с картографическими материалами и спутниковой съемкой.

Наконец, на основании гербарных коллекций могут составляться относительно полные флористические списки крупных административных или географических регионов. Например, флора плато Путорана по материалам MW составляет 651 вид, по нашим данным – 641 вид, но мы не учитывали несколько видов только с юга плато и адвентивные виды.

И лишь в очень редких случаях массивы гербарных коллекций из определенного района могут быть относительно близки к полноценной локальной флоре. Мы в нашей работе наблюдаем один такой пример, хотя и не относящийся непосредственно к Таймыру – это район г. Игарка на Енисее. Флора этого района никогда не публиковалась, тем не менее отсюда (с площади около 200 км²) имеется 951 сбор – коллекторы А. П. Тыртыков, А. И. Зотов, В. Б. Куваев и другие, представляющий 347 видов сосудистых растений, что, по нашей оценке, примерно соответствует возможному объему территориально однородной равнинной локальной флоры в районе северного предела тайги; таксономический ее спектр показывает достоверное распределение ведущих семейств и родов. Правда, даже расположенная севернее флора окрестностей г. Дудинка насчитывает 446 видов, но этот район имеет более высокое ландшафтное разнообразие, а ботанические исследования здесь проводились почти 150 лет, но не всегда с чисто флористической направленностью.

Следует также отметить, что геопривязанные материалы MW постоянно интегрируются в Глобальную информационную систему по биоразнообразию (GBIF), что обеспечивает доступ к данным не только из конкретной коллекции, но и о встречах тех же таксонов во всем мире. С оцифровкой и обеспечением общего доступа к другим коллекциям гербариев России (в особенности LE) ситуация, конечно,

изменится в лучшую сторону, но уже имеющийся опыт работы позволяет оценить возможности этого сравнительно нового метода во флористических исследованиях.

Библиографический список

- Куваев В.Б., Кожеевникова А.Д., Шелгунова М.Л. Флора и растительность окрестностей бухты Книповича (Северный Таймыр) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., ИПЭЭ РАН, 1994б. Т. 2. С. 44–74.
- Поспелова Е.Б. Экологический анализ флоры сосудистых растений и классификация экотопов района оз. Левинсон-Лессинга (г. Бырранга, Центральный Таймыр) // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 8. С. 44–60.
- Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. Программа долгосрочного мониторинга локальных флор Арктики: дополнения и изменения во флоре Ары-Маса (Восточный Таймыр) // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 2. С. 145–164.
- Растительный покров острова Сибирякова. Опыт комплексного флористического и геоботанического исследования / В.Б. Куваев [и др.]. М., ИПЭЭ РАН, 1994а. 138 с.
- Флора Таймыра. Информационно-справочная система [Электронный ресурс]. URL: <http://byrranga.ru> (дата обращения: 15.03.2019).
- Цифровой гербарий МГУ [Электронный ресурс]. URL: <https://plant.depo.msu.ru> (дата обращения: 15.03.2019).
- Pospelov I.N. The experience of geographical fixing Central Siberia herbarium collections from the Moscow State University (MW) collection // Information Technologies in the Research of Biodiversity (BIT – 2018): Abstracts of the conference. Irkutsk: ISDCT SB RAS, 2018. P. 105–106.

Поступила в редакцию 20.03.2019

УДК 581.9 (571.51)

Е. Б. Поспелова¹, И. Н. Поспелов²

¹ Заповедники Таймыра, Норильск, Россия

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

К ВОПРОСУ О ВОЗМОЖНОМ ГЕНЕЗИСЕ ГОРНЫХ ФЛОР СЕВЕРА СРЕДНЕЙ СИБИРИ

В результате проведенного сравнения видового состава флор гор Бырранга, плато Путорана, Анабарского и Котуйского, располагающихся на севере Средней Сибири, было выяснено, что на процесс формирования флор гор Бырранга значительную роль сыграла миграция видов с востока по осушенному арктическому шельфу. Флора Котуйско-Анабарского массива вообще весьма специфична, она значительно обогащена восточноазиатскими видами, общими, в частности, с Якутией, в основном за счет миграций с востока и юго-востока. В западной части региона флоры в основном формировались естественным путем – миграциями видов с юга по мере потепления климата, а также по речным долинам. Также имеет место новейший процесс расселения видов с севера в высокогорья и нивальные экотопы, особенно ярко проявляющийся в высокогорьях Путорана.

Ключевые слова: флоры горных массивов; горы Бырранга; плато Путорана; Котуйское плато; Анабарский щит.

E. B. Pospelova¹, I. N. Pospelov²

¹ Nature Reserves Of Taimyr, Norilsk, Russian Federation

² Institute of ecology and evolution named after A. N. Severtsova RAS, Moscow, Russian Federation

TO THE QUESTION ABOUT THE POSSIBLE GENESIS OF MOUNTAIN FLORAS OF THE NORTH OF MIDDLE SIBERIA

As a result of the comparison of the species composition of floras of the mountains Byrranga, Putorana plateau, Anabar and Kotui, located in the North of Middle Siberia, it was found that the formation of Flor Byrranga mountains played a significant role the migration of species from the East on the Arctic shelf are drained. Flora Kotui-Anabar massif in General is very specific, it is significantly enriched in East-Asian species, is common, particularly with Yakutia, mainly due to migration from the East and South-East. In the Western part of the region, the flora is mainly formed naturally – migration of species from the South as the climate warms, as well as river valleys. Also, there is a recent process of settling species from the North to the highlands and Nival ecotopes, which is particularly evident in the highlands of Putorana.

Key words: the flora of the mountain ranges; Byrranga mountains; Putorana plateau; Kotui plateau, the Anabar shield.

Флора любой территории представляет собой полную исторически сложившуюся совокупность таксонов растений. Ее формирование обусловлено «не только современными экологическими условиями данной территории, но и совокупностью процессов эволюции, расселения и взаимодействия растений на той же территории, соседних и весьма удаленных территориях в прошлые геологические эпохи» [Юрцев, Камелин, 1991]. Таким образом, рассматриваемые нами различия в составе и структуре флор горных массивов севера Средней Сибири – гор Бырранга, плато Путорана, Анабарского и Котуйского – связаны не только с их географическим положением и, соответственно, принадлежности к разным климатическим поясам, но и с историей их формирования, особенностями геологического строения и ландшафтной структурой. Возможные пути становления этих региональных флор можно в какой-то мере проследить на основе сравнительного анализа.

Между горами Бырранга, относящимися к тундровой зоне (типичные и арктические тундры) и северотаежными южными горами простирается обширная Северо-Сибирская низменность. Бырранга – горная система герцинского возраста, сложенная алевролитами с интрузиями долеритов, в центральной и восточной части распространены массивы палеозойских известняков. С запада на восток горы становятся выше, в самой западной части, примыкающей к Енисейскому заливу, их средняя высота составляет 200–300 м, в центральной – 400–500, и в наиболее восточной, простирающейся от Нижней

Таймыры до побережья моря Лаптевых – 600–700 м. Горы прорезаны многочисленными, узкими, часто каньонообразными долинами рек и крупных ручьев, имеются разломные и ледниковые озера. С юга и с севера основная часть гор окаймлены предгорьями – равнинами с выходами горных останцов. В растительном покрове преобладают кустарничково-моховые и травяно-кустарничковые пятнистые тундры; в верхнем поясе и на неустойчивых осыпных склонах они сменяются куртинно-сетчатыми, где растительность почти не сомкнута. Основные эдификаторы – кустарнички (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*), корневищные и дерновинные травы (*Novosieversia glacialis*, *Papaver polare*, *Luzula nivalis*), выше 500–600 м – эпилитные и эпигейные лишайники, и только в некоторых сообществах речных долин – кустарники. На крутых инсолированных склонах обычны разнотравно-кустарничковые тундры в сочетании со злаково-разнотравными, иногда остепненными лугами, реликтовыми сообществами, сохранившимися со времени одного из голоценовых потеплений, как и высокоствольные ивняки, обнаруженные в долинах рек в центральной части гор, предгорные и горные ольховники [Поспелова, Поспелов, 2000, 2002].

Базальтовое (трапповое) плато Путорана, сформировавшееся в триасе, имеет вулканическое происхождение. Платообразные поверхности высотой 800–900 м разделены тектоническими расколами – глубокими каньонами, часто с водопадами, на дне долин многочисленны разломные озера, обычно проточные. Склоны гор крутые, залесенные, вершины заняты горными тундрами и каменными россыпями. В западной части у озер имеются высокие террасы. Восточнее условного водораздела рек бассейнов морей Карского (Енисей, Пясина) и Лаптевых (Котуй – Хатанга) располагается наиболее высокая (до 1700 м) и наименее расчлененная и заозеренная часть плато, с более континентальным мезоклиматом. Леса наиболее разнообразны в западной части плато, где они составлены лиственницами сибирской и, в меньшей степени, Гмелина, елью и березой извилистой, с развитым кустарниковым ярусом из ольховника, смородины, разнообразных ив, ерника, шиповника и др. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют вересковые кустарнички (брусника, черника, голубика, багульник), *Empetrum subholarticum*, *Linnaea borealis*. Выше границы леса развит подгольцовый пояс – ольховники с примесью ив, ерника, чередующиеся с горными лугами, далее сменяющийся горными дриадово-осоково-моховыми пятнистыми или куртинными тундрами. Самые высокие участки плато и гребни заняты каменными россыпями с разреженным покровом из мелких мхов, эпигейных лишайников и отдельных трав.

Примыкающее с востока к Путоране Котуйское плато отличается сложным геологическим строением, это резко расчлененные среднегорья с высотами до 450 м и более, сложенные материалом разнообразного состава, возраста и генезиса (трапповые излияния, интрузивные массивы, выходы палеозойских известняков). Восточнее расположен Анабарский щит, сложенный архейскими кристаллическими породами, с севера и запада он оконтурен плосковершинными массивами среднепротерозойских песчаников и раннепалеозойских карбонатных пород высотой до 500–570 м, расчлененных только в придолинных частях, они также прорваны многочисленными интрузиями кристаллических пород. В отличие от Путорана территория изобилует реками, наиболее крупная – р. Котуй с многочисленными притоками и местами с широкой, часто заболоченной долиной, на востоке развитую долину имеет также р. Попигай. Вершины гор заняты травяно-дриадовыми тундрами или группировками на каменных россыпях, на известняках – *Dryas cremulata*, *Baeothryon uniflorum*, *Carex trautvetteriana*. На Анабарском щите отдельные деревья лиственницы доходят до 500 м, лишь выше обычны медальонные тундры и каменные россыпи. Склоны залесенные, иногда между вершинами и лесным поясом развит фрагментарный пояс ольховников, чередующихся с лугами или своеобразными рододендроновыми тундрами. Лиственничные леса из *Larix gmelinii* представлены преимущественно моховыми разностями с багульником, голубикой, ерником, на дренированных участках – лишайниковыми с шикшей, арктоусом; в логам и по склонам к долинам рек – ольховые, иногда со смородиной; на сырых уступах в нижнем поясе – заболоченные. Луга фрагментами встречаются на высокой пойме и низких террасах рек. На сухих инсолированных участках склонов развиты фрагменты горных остепненных лугов с очень богатым флористическим составом. Болота приурочены в основном к долинам.

На формирование растительного покрова горных территорий севера Средней Сибири существенное влияние оказала геологическая история плейстоцена, характеризовавшаяся сменами климатических условий – чередованиями теплых и холодных периодов, сопровождавшихся оледенениями и морскими трансгрессиями и регрессиями. Рассматриваемые территории при этом в отдельные периоды существовали в разных условиях. Так, если Анабарское и Котуйское плато практически не подвергалось плейстоценовым оледенениям, то на Путоране их было несколько, в том числе последнее, почти полностью покрывавшее его поверхность, что подтверждается наличием характерных ледниковых форм. Горы Бырранга также испытали несколько оледенений, но в четвертичное время на востоке массива они были не сплошными, а имели горно-долинный или сетчатый характер. Значительную отрицательную роль в расселении растений сыграли морские трансгрессии – верхнеплейстоценовые Казанцевская и Каргинская, бореальная в раннем голоцене, при которых вся Северо-Сибирская низменность или ее

часть были покрыты морем. Напротив, в периоды оледенений имело место регрессия океана и осушение шельфа, служившего «мостом» миграции восточноазиатских видов на запад [Толмачев, Юрцев, 1970]. Миграция растений в направлении севера была доступна в периоды потеплений, в частности, голоценового потепления в атлантическом периоде, когда леса и редколесья были распространены значительно севернее, чем в настоящее время, почти до оз. Таймыр [Антропоген..., 1982; Украинцева, 2002]. Таким образом, можно считать, что для расселения растений между северной и южными горными системами было несколько основных «путей» (рисунок) – с востока из северо-восточной Азии и Америки по берингийскому мосту или по материковой суше (В), с севера на юг в периоды похолоданий (Д), с юго-востока Сибири по свободной от ледников территории (Г), и с юга на север, в более поздние теплые периоды голоцена, после освобождения Путорана и западной части Бырранги от сплошного ледникового покрова (А, Б).

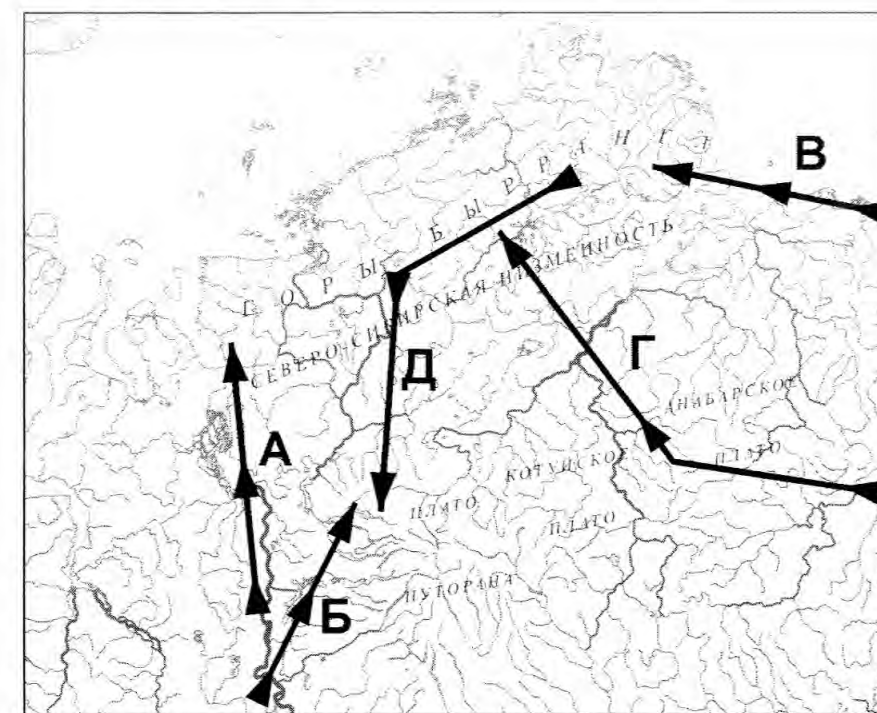


Рис. Вероятные пути расселения видов в горах севера Средней Сибири.
А, Б – распространение с юга на север при потеплении климата; В – по континентальному шельфу с востока в периоды регрессии океана; Г – с юго-востока из континентальной Сибири;
Д – распространение арктических видов в более южные высокогорья в периоды похолоданий

Флора этих горных районов на настоящее время изучена достаточно полно. По данным наших исследований 1990–2018 гг., а также имеющихся литературных источников и гербарных материалов, в целом на территории гор и предгорий произрастает 804 вида и подвида сосудистых растений [Флора ...]. Имея в наличии обширный фактический материал – 35 списков локальных флор из гор и северных и южных предгорий Бырранги, 20 – с территории Котуйско-Анабарского-массива и 18 с плато Путорана, мы сочли возможным провести сравнение этих 3 горных региональных флор как в целом, так и флор их отдельных участков, упомянутых выше.

Флора гор Бырранга включает 420 видов и подвидов, относящихся к 48 семействам и 131 роду, достоверно произрастающих непосредственно в горах, а также в южных и северных (арктических) предгорьях, где имеются выходы кристаллических пород. Наибольшее видовое разнообразие свойственно наиболее возвышенной основной части горной системы – 387 видов, в западных низкогорьях (от побережья Енисейского залива до бассейна р. Пясины) произрастает 323 вида. Это может быть связано как с более высоким ландшафтным разнообразием первой, так и с благоприятными условиями флористического обмена с южными и восточными территориями второй. По соотношению широтных фракций (63 % видов арктической и 13 % бореальной), а также ведущих надвидовых таксонов (высокая роль сем. Brassicaceae, родов *Draba*, *Saxifraga*, *Ranunculus*) эту региональную флору можно отнести к низкоарктическому подтипу арктического типа.

Флора плато Путорана отличается наиболее высоким разнообразием, она содержит 643 вида и подвида в 68 семействах и 213 родах, область произрастания которых простирается с запада от Норильских гор и Лонтокойского камня до верхнего течения р. Хеты. При этом флора западного сектора значительно

богаче восточного (598 видов против 386), в ее составе заметно резкое преобладание бореальных видов (48 % при доле арктической 30,5 %), во флоре восточного сектора доминируют виды арктической фракции (46 %), скорее всего за счет миграции с севера, а бореальная фракция составляет всего 28 %. В целом флору плато мы относим к гипоаркто-бореальному подтипу гипоарктического типа, но при этом флора западного сектора по этим показателям относится к бореальному типу, а восточного – к умеренно-гипоарктическому подтипу гипоарктического типа. Несомненно, это обусловлено различиями в рельефе и наборе экотопов этих территорий, поскольку восток Путорана – высокогорья, где практически отсутствуют развитые долины, преобладающая площадь занята горно-тундровыми ландшафтами, а на западе имеются широкие котловины и приозерные террасы, кроме того сказывается и разница мезоклиматов.

Флора Котуйско-Анабарского массива не намного беднее Путорана (637 видов и подвигов, 71 семейство, 199 родов). Как в предыдущем случае здесь выделяется 3 участка, различающиеся по характеру геологического строения и рельефа – собственно Котуйское плато, Анабарский щит и северо-восточное низкоромное обрамление последнего в бассейне р. Попигай. Наибольшее разнообразие свойственно флоре Котуйского плато (590 видов), наименьшее – Анабарскому (406); флора Попигайского участка содержит 497 видов. В отличие от Путорана, здесь широко представлены виды криофитно-степной группы, особенно облигатные и умеренные кальцефилы, встречающиеся только здесь (*Dryas crenulata*, *Baeothryon uniflorum*, *Rhododendron adamsii*, *Gypsophila sambukii*, *Thesium refractum* и др.), или здесь и в горах Бырранга (*Lesquerella arctica*, *Braya siliquosa*, *Carex trautvetteriana* и др.). Эта региональная флора относится к гипоаркто-монтанному подтипу гипоарктического типа, но высокая доля видов бореальной фракции во флоре самого западного котуйского участка (почти 40 %) позволяет отнести именно ее к гипоаркто-бореальному.

Рассчитаны коэффициенты сходства между флорами горных систем в целом, а также между отдельными участками в их пределах. Естественно, что наиболее высокое сходство (80 %) имеется между флорами Путорана и Котуйско-Анабарского массива, поскольку эти системы лежат в одной подзоне. В то же время сходство между региональными флорами Бырранга и Путорана – 61 %, с флорой Котуйско-Анабарского массива в целом – 68 % (коэффициент Серенсена-Чекановского). Более подробно связи между этими флорами можно проследить на основании анализа полного списка, где виды были сгруппированы по районам произрастания. Из всего списка 326 видов отмечены во всех районах, 109 свойственно только горам Путорана, 76 – только горам Котуйско-Анабарского массива, 47 – только горам Бырранга; 195 видов произрастают только на обоих южных горных участках.

Наибольший интерес представляют группы видов, общих для гор Бырранга и Котуйско-Анабарского плато и более нигде не отмеченных (43) или, соответственно, только в горах Путорана и Бырранга (9). Из них лишь 20 свойственно непосредственно горам, остальные встречаются на лежащих между северными и южными горами равнинах. Из 43 быррангско-котуйских видов лишь 14 истинно горных (*Lesquerella arctica*, *Artemisia czezanovskiana*, *Potentilla pulviniformis*, *P. subvahlana*, *Draba barbata*, *D. groenlandica* и др.), из быррангско-путоранских – 6 (*Poa abbreviata*, *P. pseudoabbreviata*, *Oxygraphis glacialis*, *Oxytropis putoranica*, *Saxifraga glutinosa*, *S. setigera*).

Исходя из проведенного анализа мы попытались рассмотреть возможные пути становления рассмотренных горных региональных флор, учитывая их общность и различия, и предположить возможные пути миграции видов в процессе их формирования, указанные на рисунке.

Из трех региональных флор наиболее специфична флора гор Бырранга. Достаточно сказать, что 11 % ее состава – виды, свойственные только этому району Таймыра, при этом многие – эндемики или субэндемики (*Puccinellia byrrangensis*, *P. gorodkovii*, *Taraxacum byrrangicum*, *Draba taimyrensis* и др.), это наиболее высокое их содержание из всех региональных флор видов этой группы – 7 % против 1,5–1,7 % в южных горных флорах. В процессе формирования этой горной флоры значительную роль сыграла миграция видов по осушенному арктическому шельфу [Петровский, Чиненко, 2014], что подчеркивается наличием во флоре значительного количества восточноазиатских и восточноазиатско-американских видов (34 %), преимущественно относящихся к арктической фракции. В качестве примера можно привести виды, имеющие западный предел ареала на Таймыре, будучи широко распространенными на северо-востоке Азии – *Potentilla anachoretica*, *Papaver schamurini*, *Leymus interior*, *Gastrolychnis ostenfeldii*, *Artemisia arctisibirica* и др. С другой стороны, обогащение флоры Бырранга шло и с юга, особенно по восточной окраине региона, свободной от сплошного оледенения. В качестве примера можно привести *Ranunculus turneri*, *Artemisia furcata*, *Puccinellia neglecta*, *Eremogone formosa*, *Kobresia simpliciuscula*, *K. sibirica* и др. Только в центральной части Бырранга отмечены наиболее продвинутые к северу такие виды, как *Ranunculus reptans*, *Hedysarum dasycarpum*, *Comastoma tenellum*, *Erigeron silenifolius*.

В то же время можно предполагать, что в периоды похолоданий происходила и миграция с севера на юг, благодаря чему в горы юго-восточного Таймыра продвинулись такие обычные арктические виды, как

Dupontia fischeri, отсутствующая во флоре Путорана, *Cochlearia arctica*, *Pedicularis villosa*, *Ranunculus pallasii*, *Papaver paucistaminum*. Флора Котуйско-Анабарского массива вообще весьма специфична, она значительно обогащена восточноазиатскими видами, общими, в частности, с Якутией, во многом это виды горно-степного комплекса – *Phylagrostis mongholica*, *Zigadenus sibiricus*, *Anemone ochotensis*, *Neotorularia humilis*, *Potentilla jacutica*, *Phlox sibirica*, *Castilleja tenella* и др. Только для этого горного массива отмечено 76 видов, отсутствующих в других. Тем не менее, связь его флоры с флорой Путорана, особенно восточной части последнего, достаточно высокая – сходство 64–65 %.

Флора Путорана в ее современном составе – самая молодая, поскольку плато наиболее долго находилось под воздействием почти покровного оледенения. С учетом более мягкого атлантического климата объяснимо, почему западная часть плато значительно богаче восточной, кроме того, контакты с приенисейскими флорами по Норильско-Рыбинской депрессии обуславливали активную миграцию с юга и запада, поэтому эта флора максимально обогащена евразийскими и восточноевропейско-азиатскими видами (23,5 %). Эти виды, вероятнее всего, распространились на север естественным путем по мере голоценового потепления климата. Именно поэтому столь ничтожна доля видов, общих с горами Бырранга; скорее всего вышеуказанные 9 видов расселились на Путорана именно с севера, из арктических районов, поскольку здесь встречаются исключительно в высокогорных флорах. Косвенное подтверждение этого – распространение арктического *Pleuropogon sabinii*, который, кроме Арктики и Субарктики, встречен только в высокогорьях Алтая, и скорее всего, будучи водным видом, был занесен мигрирующими водоплавающими птицами. Также интересно распространение такого эндемика Средней Сибири, как *Oxytropis putoranica*, весьма вероятно, что он сформировался как вид именно в горах Бырранга, где довольно широко распространен на известняковых плато, а на Путорана, где отмечено всего 2 небольших популяции, проник в позднейшее время.

Из всего этого следует, что пути становления флор горных систем севера Средней Сибири были различны. В западной части региона флоры в основном формировались естественным путем – миграциями видов с юга по мере потепления климата, а также по речным долинам. В юго-восточной части флора обогащалась в основном за счет миграций с востока и юго-востока. Наконец, для флор гор Бырранга основное значение имели миграции видов с востока по шельфу в период существования Мегаберингии [Юрцев, 1986], а также с юго-востока в периоды потеплений. Также имеет место новейший процесс расселения видов с севера в высокогорья и нивальные экотопы, особенно ярко проявляющийся в высокогорьях Путорана.

Библиографический список

- Антропоген Таймыра / отв. ред. Н.В. Кинд, Б.Н. Леонов. М.: Наука, 1982. 181 с.
- Петровский В.В., Чиненко С.В. Возможность реконструкции истории растительного покрова осушающегося арктического шельфа с использованием флористических данных // Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН): тр. междунар. науч. конф. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2014. С. 154–159.
- Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. Реликтовые высокостольные кустарниковые сообщества на северном пределе распространения (центральная часть гор Бырранга, Таймыр) // Известия РАН. Серия: Географ. 2000. № 4. С. 92–97.
- Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. Особенности флоры сосудистых растений гор Бырранга, Таймыр // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 12. С. 1–16.
- Толмачев А.И., Юрцев Б.А. История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозой. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1970. С. 87–100.
- Украинцева В.В. Растительность и климат Сибири эпохи мамонта. Красноярск, 2002. 192 с.
- Флора Таймыра. Информационно-справочная система [Электронный ресурс]. URL: <http://byrranga.ru> (дата обращения: 15.03.2019).
- Юрцев Б.А. Мегаберингия и криоксерические этапы ее растительного покрова // Комаровские чтения. Вып. 33. Владивосток: Дальнаука, 1986. С. 3–53.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики: учеб. пособие. Пермь, 1991. 80 с.

Поступила в редакцию 20.03.2019