

- Лукашова Е.Н. Основные закономерности природной зональности и ее проявления на суше Земли // Вестн. МГУ. Сер. геогр. 1966. № 6. С. 11–25.
- Марков К.К. Полярная асимметрия географической оболочки // Изв. ВГО. 1963. Т. 95, № 1. С. 3–8.
- Манько Ю.И. Ель аянская. Л.: Наука, 1987. 280 с.
- Мильков Ф.Н. Основные проблемы физической географии. М.: Высш. школа, 1967. 251 с.
- Павлов Н.В. Владимир Леонтьевич Комаров. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 292 с.
- Павловский Е.Н. В.Л. Комаров и Географическое общество // Комаровские чтения. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. 10. С. 51–56.
- Пармузин Ю.Л. Тайга СССР. М.: Мысль, 1985. 303 с.
- Прозоровский А.В. Причины горизонтальной зональности растительного покрова // Сов. ботаника. 1936. № 1. С. 51–75.
- Сочава В.Б. Выдающийся русский ботаник, географ и путешественник В.Л. Комаров (1869–1945) // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 1. С. 121–127.
- Сочава В.Б. Работы В.Л. Комарова по ботанической географии Дальнего Востока и сопредельных территорий // Комаровские чтения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. 10. С. 57–69.
- Сочава В.Б. Ботанико-географические соотношения в бассейне Амура // Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). Л.: Наука, 1969. С. 5–15.
- Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1980. 256 с.
- Станюкович К.В. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе: Дониш, 1983. 316 с.
- Тидло А.А. Результаты высотных определений В.Л. Комарова // Изв. ИРГО. 1895. Т. 31, вып. 1. С. 18–26.
- Федина А.Е. Физико-географическое районирование. 2 изд. М.: МГУ, 1981. 128 с.
- Шишкин Б.К. В.Л. Комаров и «Флора СССР» // Комаровские чтения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. 10. С. 12–23.
- Якупутинь А.И. К вопросу о географическом районировании // Изв. ВГО. 1946. Т. 78, № 1. С. 91–108.

ПРЕДЛОЖЕНИЯ К ФЛОРИСТИЧЕСКОМУ РАЙОНИРОВАНИЮ СЕВЕРНОЙ АЗИИ НА ОСНОВЕ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА ФЛОРЫ НА РОДОВОМ УРОВНЕ

П.В. Крестов

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

1. Введение

Исследование организации растительного покрова на больших пространствах — одно из фундаментальных аспектов экологии и биогеографии и ключ к разгадке как современных, так и исторических процессов во флоре и растительности. Непрерывный широтный градиент лесной растительности в Азии, который начинается от климатической границы леса в Арктике на юг, до южной оконечности Малазийского полуострова, является самым протяженным (более 60 широтных градусов) континуумом лесной растительности в мире, а субдолготный градиент континентальности представлен всеми разновидностями растительного покрова от гумидных субтропических лесов юго-восточного Китая и Японии до холодных пустынь Монголии. Исключительно контрастные климатические условия, высокое видовое разнообразие и значительная часть третичных реликтов в растительном покрове на востоке Азии всегда были объектами внимания ботаников и биогеографов.

Растительный покров как объект данного исследования представляется совокупностью эволюционирующих растительных систем, организованных на территории более чем 11 000 000 км² в соответствии с эколого-климатическими и орोगрафическими особенностями региона. Уникальное для России биоразнообразие

восточной Азии обусловлено, с одной стороны, длительным непрерывным развитием растительных систем с третичного периода (на территории российского Дальнего Востока не было покровного оледенения в плейстоцене) и, с другой стороны, наличием двух ярко выраженных климатических градиентов, обуславливающих зональность и секторность (уровень континентальности) в растительном покрове. По уровню биоразнообразия Дальний Восток является абсолютным рекордсменом в России, а его южная часть (Приморье и юг Хабаровского края) характеризуется наиболее сложной организованностью и разнообразными экосистемами в мире в широтных пределах 40–50° с.ш. В то же время Дальний Восток России является также рекордсменом в неоднородности растительного покрова, обусловленной региональными климатами. Так, Камчатка и северные Курилы — одни из самых бедных в отношении биоразнообразия регионов в широтном пределе 50–60° с.ш. в мире, по сути, характеризуются субарктическими чертами растительности. Чукотка и Корякское нагорье унаследовали многие черты флоры и растительности от Древней Берингии. В отличие от Камчатки и северных Курил, растительный покров восточной Чукотки и северной Корьяки имеет для своей широты самое большое биоразнообразие.

В общих чертах зональность северной Азии выражается в последовательности климатически обусловленных растительных биомов: тропических, субтропических, умеренных и бореальных лесов, субарктических стелющихся лесов и арктических тундр (Колесников, 1961; Wu, 1980; Axelrod et al., 1996). Очевидно, что структура и состав флор также изменяются от зоны к зоне, что выражается в уменьшении числа видов и в увеличении видового богатства головной части спектра семейств с юга на север (Толмачев, 1974; Wu, 1980). Подобная последовательность растительных зон на данной территории существовала даже в период плейстоценовых оледенений, когда большая часть Северного полушария, включая регионы Европы и Северной Америки, была покрыта ледником (Pielou, 1991).

Происхождение широтного градиента растительного покрова в восточной Азии связано преимущественно с позднечетвертичным похолоданием. В раннетретичное время на всей территории Северного полушария преобладал теплый гумидный климат (Tiffney, 1985), а растительный покров был сложен представителями однородной «бореотропической флоры» (Wolfe, 1975), простиравшейся до современной Арктики и покрывавшей большую

часть Евразии и Северной Америки (Latham, Ricklefs, 1993). С похолоданием в третичный период наметился широтный градиентно богатству флоры: неадаптированные к холоду таксоны в высоких широтах вымерли или сместились в более южные широты, освободив ниши для холодоустойчивых видов бореотропической флоры и для новых видов, сформировавшихся в ходе эволюции в холодном климате (Leopold, MacGinitie, 1972; Wolfe, 1975; Tiffney, 1985; Xiang, Solitis, 2001).

Одним из ключей к разгадке постплейстоценовой эволюции растительного покрова северной Азии является всесторонний анализ и сравнение флор данной территории для выявления существующих градиентов и их структурирования в иерархическую систему хорологических единиц. До настоящего времени к решению таких задач подходили с позиций районирования, а именно биогаико-географического, суть которого, независимо от того, флора или растительность является объектом районирования (критика такого понимания районирования была высказана И. И. Малышевым (1999), в использовании различных критериев (соморфологии, климата, физиогномии растительности и состава флоры) для выделения в определенной степени однородных хорологических единиц растительного покрова. При всей операционности и логичности разработанных схем (Геоботаническое..., 1947; Колесников, 1961; Шумилова, 1962; Тахтаджян, 1978; и др.) они являются лишь конечным результатом, наглядным выражением более длительных и глубоких процессов, происходящих на уровне флор и заключающихся в формировании, адаптивной реакции, регрессии и вымирании видов в определенных условиях биотической и абиотической среды. Основным методом их построения были экспертные выборы и оценка детерминирующих факторов, а основным методом анализа был дедуктивный метод (Малышев, 1999). С компьютеризацией и появлением возможным обработать большие массивы данных, с одной стороны, и с расширением инвентаризации флор на региональном уровне, с другой — назрела необходимость использовать базы данных для анализа биоразнообразия, а следовательно, появилась возможность оперировать только флористическими признаками при районировании.

Цель работы — выполнить сравнение флор предвительно выделенных районов, разработать иерархическую систему территориальных единиц флоры региона и показать важнейшие фитогеографические границы северной Азии.

2. Материалы и методы

2.1. База данных (БД)

В основу этой работы положена база данных (БД) флоры северной Пацифики (неопубл.), разработанная в лаборатории геоботаники БПИ ДВО РАН совместно с коллегами из США (H. Qian, Illinois State Museum) и Кореи (J. S. Song, Andong National University). БД содержит сведения по номенклатуре и распространению видов растений в пределах широта Северной Америки, российского Китая, северной Японии (Хоккайдо и северная часть Хонсю) и Кореи. Данные для БД взяты из большого числа источников, включая журнальные статьи, монографии, списки видов, атласы и региональные флоры, имеющие отношение к северной Азии. Основными источниками таксономической информации для флоры российской части Азии стали «Флора СССР» (1935–1964), «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996), «Флора Сибири» (1988–1997) и «Сосудистые растения России и сопредельных государств» (Черешнев, 1995), японской части Азии — «Flora Republicae Populivis Sinicae» (Anonymous, 1959–1998), «Flora of China» (Wu, Raven, 1994–2000), «Seed Plants of China» (Wu, Ding, 1999), «Clavis Plantarum Chinae Borealis-Orientalis» (Fu, 1995), «Flora of Taiwan» (Huang, 1994–2000) и «Flora of Xizangica» (Wu, 1983–1987), японской части Азии — «Flora of Japan» (Iwatsuki et al., 1993–1999), «New Flora of Japan» (Spermatophyta — Ohwi, Kitagawa, 1992), Pteridophyta Nakaike, 1992) и «Checklist of Higher Plants in Hokkaido» (Ho, Niinuma, 1985); корейской части Азии — «Illustrated Flora of Korea» (Lee, 1980), «Dictionary of Plant Names» (Ki, Hwang, 1984) and «Index-amenta Florae Koreae» (Lee, 1996), монгольской части — «Определитель сосудистых растений Монголии» (Грубов, 1982) и «Комплект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения)» (Грубов, 1996).

Распределение видов вне территории северной Азии устанавливалось по С.К. Черепанову (1995), П.К. Котельчу (1994) и по «Flora of North America Program» (1999).

В целом БД включает в себя более 29 000 названий сосудистых растений и информацию по распространению и численности формам более 8 000 таксонов шилового ранга.

2.2. Стандартизация ботанической номенклатуры

Существующие в различных источниках концепции вида и результаты работы над ними сильно различаются, поэтому видовые совокупности регионов не могут быть использованы для сравнений без номенклатурной унификации таксономических систем, принятых в разных источниках. Для целей фитогеографических исследований используется более «широкая» концепция вида, с тем чтобы сделать флоры регионов сравнимыми. Проблема стандартизации таксонов видового ранга, однако, не может быть решена технически (путем сопоставления номенклатур), главным образом из-за видов, изначально описанных с использованием «узкой» концепции. Решение данной проблемы — задача систематиков. Поэтому в нашем исследовании сравнение флор выполнено на родовом уровне, однако ссылки на видовое богатство и эндемизм различных таксономических и хорологических объединений, даже при настоящем уровне стандартизации видовой номенклатуры, также представляют интерес с точки зрения сравнения биоразнообразия. Стандартизация ботанической номенклатуры таксонов родового ранга проводилась в соответствии с R.K. Brummitt (1992), D.J. Mabberley (1997) и Т. Wielgorska (1995). Номенклатура семейств папоротникообразных принимается в соответствии с системой R.K. Brummitt (1992), голосеменных — Т. Wielgorska (1995) и покрытосеменных — A.L. Takhtajan (1997).

2.3. Район исследования и флористические районы

Северная Азия в данном исследовании принимается в пределах Азиатского сектора арктической и бореальной зон, а также северной полосы умеренной зоны к северу от 40° с.ш. Основной естественной южной границей северной Азии мы считаем такую же между вечнозелеными и листопадными лесами в Восточной Азии и южную границу умеренной пустынно-степной растительности в Континентальном секторе. С юго-запада территория Северной Азии ограничена районами Казахстана и Средней Азии.

Во флористических сводках, послуживших основой базы данных для этой работы, флористические районы использовались с единственной целью — привязки местонахождений видов к определенной территории. Однако принципы выделения районов разнились в тех или иных странах или на территориях, охватываемых

Основные характеристики флористических районов

Код	Регион	Общее число			Координаты средней точки	
		родов	семейств	видов	широта	долгота
F01	Чукотский	244	71	868	67,0	174,5
F02	Ано́йский	200	63	607	65,0	160,5
F03	Анады́рско-Пенжинский	239	69	692	63,5	169,0
F04	Корякский	249	73	715	62,0	170,5
F05	ДВ Колымский	270	71	749	63,5	152,0
F06	Охотский	376	89	1184	60,5	144,5
F07	ДВ Алданский	291	79	695	57,5	134,0
F08	Нюкжинский	176	62	360	56,0	122,5
F09	Даурский	356	105	788	54,5	122,5
F10	Камчатский	395	99	1123	56,5	159,5
F11	Командорский	191	62	376	55,0	166,0
F12	Северосахалинский	399	115	936	52,0	142,5
F13	Северокурильский	241	73	569	49,5	154,5
F14	Верхнезейский	368	110	918	55,0	128,5
F15	Нижнезейский	553	137	1355	52,0	128,5
F16	Буреинский	542	140	1380	49,5	132,5
F17	Амгунский	459	125	1136	53,0	136,0
F18	Уссурийский	805	165	2512	46,0	135,5
F19	Южно-Сахалинский	512	134	1225	48,5	142,5
F20	Южно-Курильский	510	138	1133	44,5	147,0
F21	Северокорейский	751	180	2050	40,0	126,5
F22	Хоккайдо	849	192	2760	43,5	142,5
F23	Большой Хинган	425	121	1161	47,0	127,5
F24	Чанбайшань	606	156	1872	43,0	126,0
F25	Ляонин	620	166	1605	42,0	122,0
F26	Внутренняя Монголия	521	137	1474	46,0	120,0
S01	Ямало-Ненецкий	227	68	601	66,0	72,0
S02	Ханты-Мансийский	273	81	599	61,0	73,0
S03	Тобольский	440	105	1034	56,0	64,0
S04	Курганский	421	95	976	51,1	59,9
S05	Омский	428	95	1003	55,5	72,5
S06	Томский	429	108	979	58,0	83,0
S07	Новосибирский	475	113	1158	54,5	80,0
S08	Кемеровский	465	107	1158	55,0	87,0

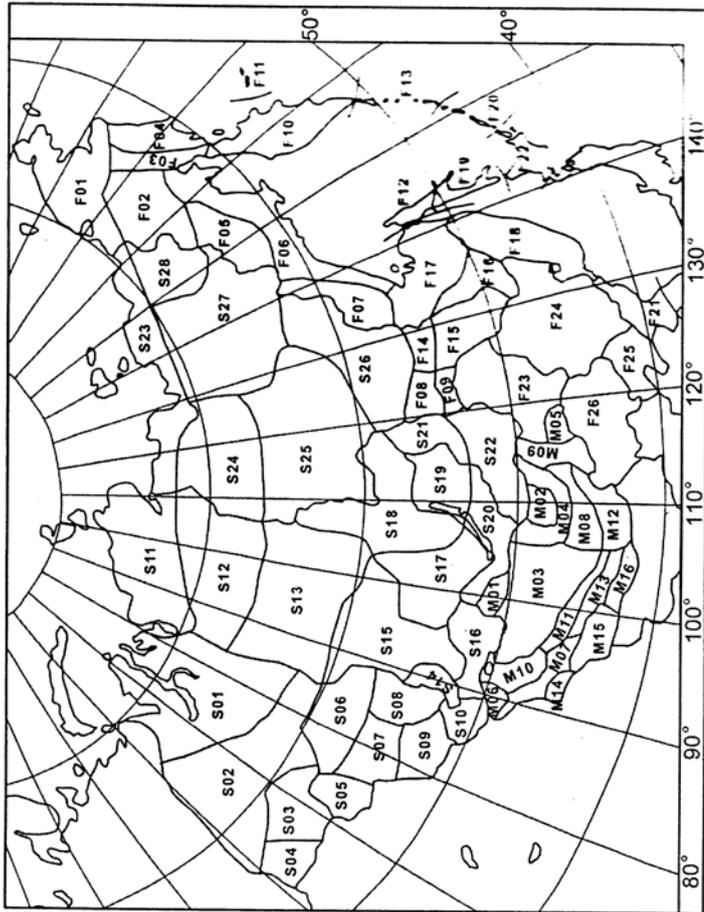


Рис. 1. Район исследования. Расшифровка индексов флористических районов приведена в табл. 1

различными сводками. Наиболее близки к естественным, несмотря на предвзятость, границы районов на Дальнем Востоке (Харкевич, 1985) и в Монголии (Грубов, 1982), поскольку они проводились в соответствии с основными границами геоботанического районирования с поправкой на экспертные оценки флористов. Смешанный административно-зонологический принцип флористического деления использован во «Флоре Сибири» (1988–1997), а административный принцип — во флорах Китая, Кореи и Японии.

Для достижения целей данного исследования флористический район выполняет функции исключительно как способа территориальной привязки родов и не несет в себе никакой флоро-идентификационной информации, т. е. является пробой флоры. Вся территория северной Азии в нашем исследовании включает 70 районов (рис. 1), основные характеристики которых приведены в табл. 1.

Код	Регион	Общее число			Координаты средней точки	
		родов	семейств	видов	широта	долгота
S09	Барнаульский	561	122	1577	52,0	82,0
S10	Горноалтайский	550	122	1936	51,0	86,5
S11	Таймырский	196	64	516	74,0	95,0
S12	Пutorанский	283	78	800	69,0	95,5
S13	Тунгусский	300	85	722	62,0	96,0
S14	Хакасский	502	112	1509	53,5	90,0
S15	Верхнеенисейский	562	119	1753	56,6	94,0
S16	Тувинский	526	118	1838	51,5	94,0
S17	Ангаро-Саянский	548	118	1710	55,5	100,5
S18	Приленско-Катангский	432	102	1186	58,0	108,0
S19	Северобурятский	462	113	1467	55,5	112,0
S20	Южно-Бурятский	550	122	1799	51,5	107,0
S21	Каларский	309	82	813	55,5	118,0
S22	Шилко-Аргунский	506	121	1514	51,0	116,5
S23	Якутско-Арктический	217	66	653	70,5	135,0
S24	Оленекский	202	65	481	69,5	120,0
S25	Вилуйский	405	96	1085	63,5	120,0
S26	Сибирско-Алданский	368	94	1007	58,5	125,0
S27	Яно-Индигирский	255	73	727	66,5	140,0
S28	Сибирско-Кольмский	213	68	538	68,0	155,0
M01	Прихубугульский	324	87	930	51,0	100,0
M02	Хэнтэйский	406	102	1086	49,0	108,0
M03	Хангайский	458	108	1462	48,0	100,0
M04	Монгольско-Даурский	440	110	1129	47,5	107,0
M05	Прихинганский	338	95	766	47,0	118,0
M06	Хобдосский	341	80	895	49,5	90,0
M07	Монгольско-Алтайский	405	85	1141	46,5	93,5
M08	Среднехалхинский	284	81	684	46,5	109,5
M09	Восточно-Монгольский	355	94	881	47,0	113,5
M10	Большезерский	319	81	790	47,5	94,5
M11	Долина Озер	209	53	429	47,5	102,0
M12	Восточно-Гобийский	187	50	404	44,0	107,5
M13	Гобь-Алтайский	304	71	781	45,0	100,5
M14	Гобь-Джунгарский	304	71	744	45,5	92,0
M15	Гобь-Заалтайский	175	51	552	41,5	97,0
M16	Гобь-Алашаньский	135	43	240	41,0	105,0
Северная Азия в целом		1351	218	8110		

2.4. Анализ данных

Флористические отношения между различными районами Дальнего Востока на уровне видов, родов и семейств были определены с помощью индексов сходства Сёренсена (Sørensen, 1948):

$$I_{Ser} = \frac{2a}{2a + b + c} \quad (1)$$

и Симпсона (Simpson, 1960):

$$I_{Sim} = \frac{a}{a + b}, \quad (b \leq c), \quad (2)$$

где a — число таксонов общих для двух районов, b — число таксонов, встречающихся только в первом районе, c — число таксонов, встречающихся только во втором районе. Если I_{Sim} умножить на 100, то этот коэффициент показывает процент общих таксонов в районе с меньшим числом видов, по сравнению с флорой района с большим числом видов.

Для демонстрации флористических градиентов использовался метод неметрического многомерного шкалирования (NMDS) (Pripitice, 1977). Графически флористические градиенты показаны в пространстве, заданном первыми тремя осями NMDS. Дистанция (D) для пар региональных флор определялись по формуле:

$$D = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2 + (z_1 - z_2)^2}, \quad (3)$$

где x_1 и x_2 , y_1 и y_2 , z_1 и z_2 — значения NMDS для пары сравниваемых флор по первой, второй и третьей осям соответственно.

Кластерный анализ использовался для оценки уровня различий между группами регионов со сходными флорами. Дистанции между группами, найденные с помощью коэффициента Сёренсена, использовались как меры различия между региональными флорами. Связывание кластеров осуществлялось методом Уорда (Ward, 1963). Группы районов, объединившихся при кластерном анализе, на карте были отграничены друг от друга линиями, значимость которых соответствует дистанции, рассчитанной для пары сравниваемых групп. Достоверность неоднородности градиентов, выделенных NMDS, проверялась с помощью теста Монте-Карло для 300 перестановок (Zag, 1984).

Для выполнения NMDS и теста Монте-Карло использовался пакет программ PC-ORD (version 3.0; McCune, Mefford, 1997). Расчеты матриц по формулам 1–3 производились с помощью V-TAB Ecosystem reporter (ver. 199907a; Emanuel, 1999). Кластерный анализ выполнен с использованием пакета Statistica 6.0.

3. Результаты и обсуждение

3.1. Общее таксономическое разнообразие и флористические связи

Естественная флора северной Азии включает 218 семейств, 1351 род и 8130 видов сосудистых растений. Из них папоротникообразные составляют 5,7 %, голосеменные – 1,1 % и покрытосеменные – 93,2 % на родовом и 4,4, 0,7 и 94,9 % – на видовом уровне от всей флоры северной Азии. Около 37 % видов и только 13 % родов флоры распространены в одном или двух из 70 районов; 29 родов сосудистых растений распространены во всех 70 районах. Максимальное число районов, в которых распространены один вид, достигает 67 из 70, в 65–67 районах распространены виды *Aporocisurus aequalis*, *Bistorta vivipara*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cicuta virosa*, *Eleocharis palustris*, *Epilobium palustre*, *Festuca rubra*, *Hippuris vulgaris*, *Juncus bifonius*, *Rorippa palustris* и *Sanguisorba officinalis*. Наиболее самобытен Восточно-Азиатский сектор, в котором более 900 видов являются эндемиками. Из них 585 распространены в южной части, в теплоумеренной зоне (Qian et al., 2003b), 87 – в средней (холодноумеренная и бореальная зоны) и 70 в северной части (субарктическая и арктическая зоны).

Восточная Азия имеет более тесные флористические связи с ледяными к западу районами Евразии (39 % видов встречаются в Сибири и 24 % – в Европе), чем с Северной Америкой (16 % встречаются на западе и 12 % на востоке). Доля видов, общих с более южными флорами, варьирует от 61 % в теплоумеренных до 35 % в субтропических и 5% в тропических флорах (Qian et al., 2003b).

3.2. Сравнительный анализ региональных флор и фитоохории

Кластерный анализ, проведенный на уровне родов для всей флоры на основе индекса Сёренсена (1), позволил установить ряд

групп флористически сходных районов, связанных на разных уровнях сходства. Полученный дендрит (рис. 2) отражает иерархическую систему фитоохористических единиц, предположительно рангов флористических областей, подобластей, провинций и округов. Проведенный тест Монте-Карло показывает достоверную обособленность только на уровне областей, подобластей и провинций. Флористические округа, хотя и выделяются на дендрите флористического сходства на уровне родов, должны быть в будущем подтверждены анализом флор на видовом уровне. Ниже приводится полный список выделенных хорологистических единиц:

T: Восточно-Азиатская область (Тахтаджян, 1978)

T-EA: Маньчжуро-Хоккайдская провинция

a: Северокорейско-Хоккайдский округ (предварительно)

b: Маньчжурский округ (предварительно)

B: Бореальная область (= Циркумбореальная область по: Тахтаджян, 1978)

NB: Северобореальная подобласть

B-SA: Арктобореальная провинция

a: Арктобореальный округ (предварительно)

B-SB: Циркумбореальная провинция

a: Охотский округ (предварительно)

b: Нижнейско-Буреинский округ (предварительно)

c: Северобореальный округ (предварительно)

d: Восточно-Сибирский бореальный округ (предварительно)

SB: Южно-бореальная подобласть

B-ES: Евро-Сибирская провинция

a: Южно-западносибирский округ (предварительно)

B-AS: Горная Южно-Сибирская провинция

a: Южно-Сибирский округ (предварительно)

b: Северомонгольский округ (предварительно)

SM: Южно-Монгольская подобласть (северная часть Ирано-Туранской области ?)

B-SM: Южно-Монгольская провинция

a: Среднемонгольский округ (предварительно)

b: Гобийский округ (предварительно)

Поскольку стандартизация видовой номенклатуры еще далека от совершенства, а именно анализ флор на видовом уровне является необходимым условием для выделения флористических округов, округа, представленные в схеме, носят предварительный

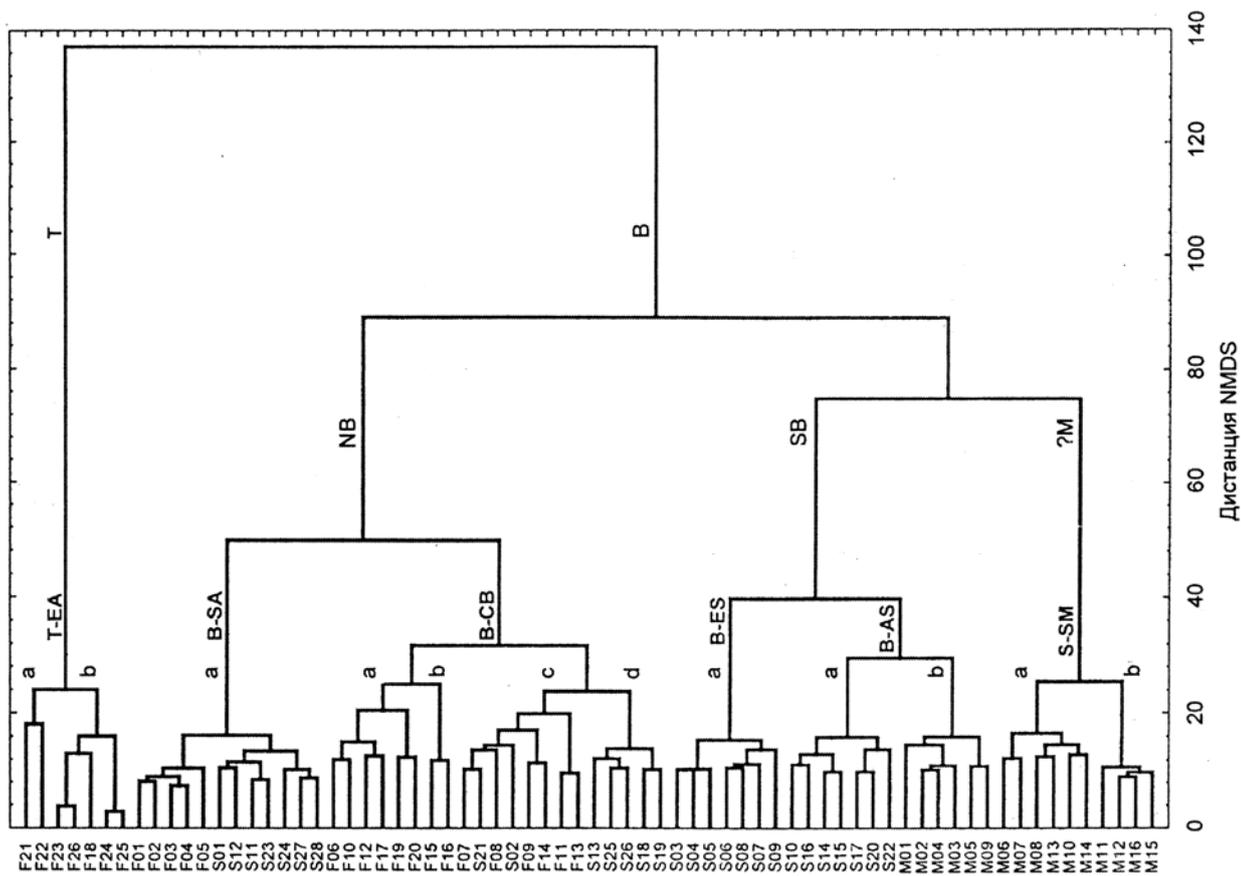


Рис. 2. Дендрограмма сходства 70 флористических районов (обозначения см. в табл. 1). Дистанции рассчитаны методом многомерного неметрического шкалирования (NMDS) на основе индексов сходства Сёрренсена

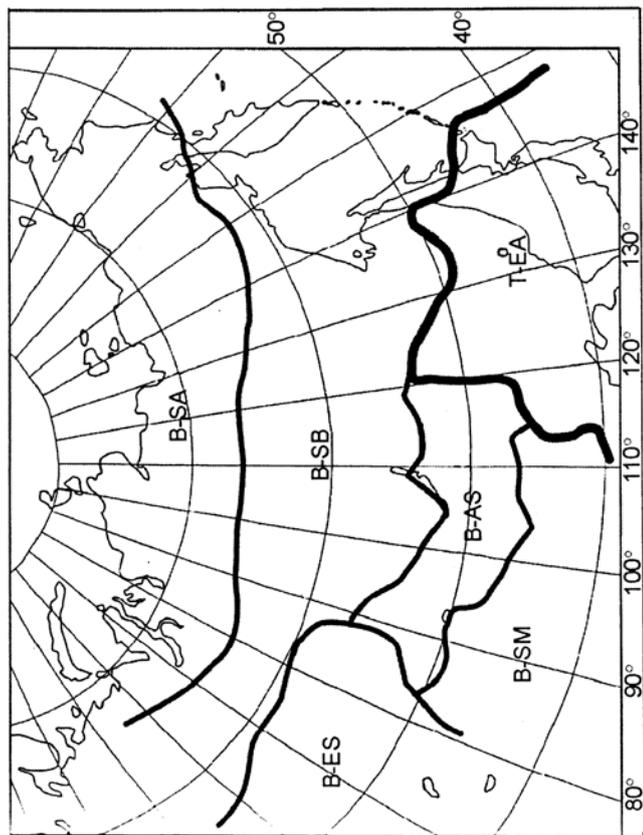


Рис. 3. Флористические области и провинции северной Азии

характер. Далее основным объектом данной работы будут хронологические единицы урвня провинции.

Полученные фитохории урвня провинций и областей показаны на схеме (рис. 3). Для каждой провинции и для флоры северной Азии в целом были составлены спектры семейств (табл. 2)

Таблица 2

Головная часть спектров семейств для провинций и для флоры северной Азии в целом

Семейство	T-EA	B-CB	B-SA	B-ES	B-AS	B-SM	Северная Азия
ASTERACEAE	1 395	1 233	1 579	1 281	1 507	1 301	1 1101
POACEAE	2 332	2 198	2 448	2 179	2 336	3 191	2 736
FABACEAE	6 121	5 97	4 230	3 128	3 329	2 237	3 598
CYPERACEAE	3 320	3 151	3 359	4 121	5 201	7 77	4 478
ROSACEAE	4 173	7/ 86	6 214	6 100	4 202	6 79	5 399
RANUNCULACEAE	5 173	6 92	5 220	7 88	6 161	8 74	6 359

Семейство	T-EA	B-CB	B-SA	B-ES	B-AS	B-SM	Северная Азия
BRASSICACEAE	11 88	4 108	7 155	5 101	7 159	4 109	7 293
CARYOPHYLLACEAE	9 97	8 82	8 144	8 81	8 120	9 73	8 253
LAMIACEAE	8 109	18 25	9 140	10 66	9 120	10 60	9 252
SCROPHULARIACEAE	13 84	12 41	11 110	12 55	10 98	12 55	10 199
APIACEAE	12 86	15 27	12 96	11 59	13 80	13 52	11 178
POLYGONACEAE	7 113	11 52	10 133	14 47	14 69	11 60	12 178
CHENOPODIACEAE	24 31	20 17	19 49	9 67	11 87	5 88	13 147
SALICACEAE	10 91	9 55	13 93	15 37	15 59	16 35	14 144
SAXIFRAGACEAE	18 52	10 53	14 89	29 8	22 30	21 12	15 123
BORAGINACEAE	26 28	19 22	17 57	13 49	12 82	14 39	16 121
ORCHIDACEAE	14 83	23 14	15 74	16 30	18 40	26 5	17 107
VIOLACEAE	16 61	25 11	20 49	21 18	20 35	27 5	18 88
JUNCACEAE	17 53	13 38	16 61	18 24	17 42	19 19	19 79
ERICACEAE	15 66	16 26	18 51	26 12	28 20	30 1	20 74

Примечание. Жирным шрифтом показано место семейства в спектре, рядом дано число видов в семействе для данной территории.

и родов (табл. 3). Сходство между флорами провинций определено с помощью подсчета общего числа родов для каждой пары сравниваемых флор (табл. 4), а также с помощью индексов Сёрена

Таблица 3

Головная часть спектров родов для провинций
и для флоры северной Азии в целом

Род	T-EA	B-CB	B-SA	B-ES	B-AS	B-SM	Северная Азия
<i>Carex</i>	1 216	1 127	1 272	1 86	1 146	4 48	1 340
<i>Oxytropis</i>	25 9	5 41	4 71	19 11	2 112	3 69	2 189
<i>Astragalus</i>	20 15	13 21	10 45	3 35	4 92	1 95	3 169
<i>Artemisia</i>	3 49	8 33	3 72	6 29	3 95	2 85	4 152
<i>Potentilla</i>	7 33	4 42	5 70	5 32	5 73	6 36	5 127
<i>Salix</i>	2 78	2 51	2 78	4 33	8 50	8 31	6 126
<i>Saussurea</i>	4 42	22 12	8 55	20 11	7 53	7 32	7 118
<i>Hieracium</i>	29 3	3 19	9 49	2 40	9 43	29 3	8 84
<i>Saxifraga</i>	10 28	3 44	6 67	28 4	23 21	19 11	9 82
<i>Poa</i>	8 33	6 36	7 55	15 16	12 35	10 19	10 75
<i>Allium</i>	18 17	29 2	18 30	8 25	6 55	5 37	11 72

Род	T-EA	B-CB	B-SA	B-ES	B-AS	B-SM	Северная Азия
<i>Pedicularis</i>	16 20	9 32	15 36	10 19	11 36	9 26	12 71
<i>Aconitum</i>	6 36	25 4	14 39	23 8	20 23	21 9	13 69
<i>Ranunculus</i>	12 25	7 34	11 40	7 25	13 34	13 13	14 63
<i>Juncus</i>	5 38	14 20	12 40	11 18	14 31	14 13	15 54
<i>Alchemilla</i>	30 1	28 3	30 14	9 22	10 39	27 5	16 52
<i>Calamagrostis</i>	9 29	20 15	13 40	17 13	18 24	23 8	17 51
<i>Festuca</i>	21 14	21 15	17 30	18 13	15 29	16 12	18 51
<i>Papaver</i>	28 5	11 26	22 23	30 0	25 18	25 7	19 50
<i>Draba</i>	24 11	10 27	20 28	29 4	26 17	15 13	20 46

Примечание. Жирным шрифтом показано место рода в спектре, рядом дано число видов в роде для данной территории.

сена (1) и Симпсона (2) (табл. 5). Для показа градиентов во флоре северной Азии флористические районы были ранжированы в пространстве, заданном тремя первыми осями NMDS. Для графического показа результатов NMDS дистанции между флористическими районами были рассчитаны по формуле (3). Так как эйген-значения (ось 1 — 0,678; ось 2 — 0,497; ось 3 — 0,132) резко убывают начиная с третьей оси, результаты ординации показаны в двух первых осях (рис. 4).

Для демонстрации различий флор провинций на уровне родов были выявлены родовые комплексы, характеризующие каждую из провинций. Они названы диагностическими группами родов и объединяют те роды, встречаемость которых в данной про-

Таблица 4

Числа родов во флоре провинций (диагональные элементы) и число общих родов для пары сравниваемых флор

Провинция	T-EA	B-CB	B-SA	B-ES	B-AS	B-SM
T-EA	1083					
B-CB	368	405				
B-SA	781	396	861			
B-ES	528	333	534	652		
B-AS	601	371	625	580	748	
B-SM	406	279	410	418	483	558

Индексы сходства флор провинций на родовом уровне

	T-EA	B-CB	B-SA	B-ES	B-AS	B-SM
T-EA						
B-CB	0,91					
B-SA	0,91	0,80				
B-ES	0,81	0,98	0,49			
B-AS	0,81	0,84	0,63	0,61		
B-SM	0,73	0,74	0,69	0,75	0,66	0,50
					0,78	0,58
					0,64	0,58
					0,83	0,69
					0,89	0,74
					0,75	0,87

Примечание. В правом верхнем углу – индекс Сёрсенена, в левом нижнем углу – индекс Симпсона.

винции высока (более чем в двух третях районов), а в остальных провинциях они либо не встречаются, либо их встречаемость не превышает одной пятой от всей совокупности районов провинции. Диагностические группы родов приведены в табл. 6.

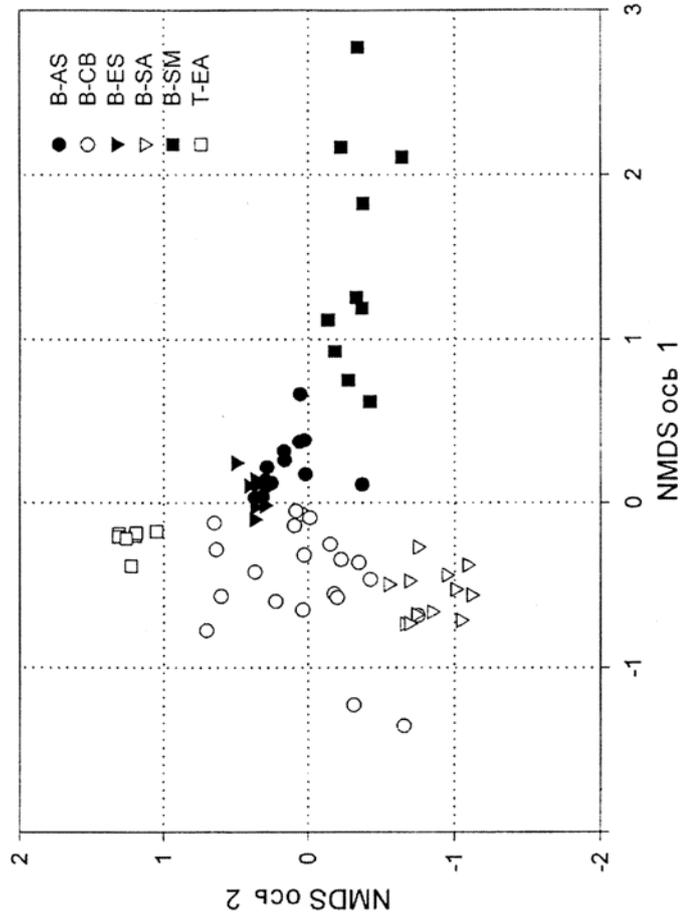


Рис. 4. Ординация 70 флористических районов в пространстве, заданном двумя первыми осями многомерного неметрического шкалирования (NMDS)

Диагностические роды провинций

Провинция	T-EA	B-CB	B-SA	B-ES	B-AS	B-SM
Число районов	7	21	12	7	13	10
*T-EA – Маньжуро-Хоккайдская провинция						
<i>Arthaxon</i>	V
<i>Asyneura</i>	V
<i>Deutzia</i>	V
<i>Eletonia</i>	V
<i>Hemarthria</i>	V
<i>Hylomeson</i>	V
<i>Kimmerowia</i>	V
<i>Murdannia</i>	V
<i>Nelumbo</i>	V
<i>Phtheirospermum</i>	V
<i>Siphonostegia</i>	V
<i>Viscum</i>	V
<i>Adenocaulon</i>	V	I
<i>Amphicarpaea</i>	V	I
<i>Astilbe</i>	V	I
<i>Brasenia</i>	V	I
<i>Chloranthus</i>	V	I
<i>Dioscorea</i>	V	I
<i>Kyllinga</i>	V	I
<i>Metaplexis</i>	V	I
<i>Phryma</i>	V	I
<i>Pogonia</i>	V	I
<i>Pterygocalyx</i>	V	I
<i>Pyrus</i>	V	I
<i>Trapella</i>	V	I
<i>Triadenium</i>	V	I
<i>Acalypha</i>	V	I
<i>Agastache</i>	V	I
<i>Arisaema</i>	V	I
<i>Chylocalyx</i>	V	I
<i>Fleurothococcus</i>	V	I
<i>Hosta</i>	V	I

Продолжение табл. 6

Провинция	Т-ЕА	В-СВ	В-СА	В-ЕС	В-АС	В-SM
Число районов	7	21	12	7	13	10
<i>Juglans</i>	V	I
<i>Maackia</i>	V	I
<i>Mimulus</i>	V	I
<i>Miscanthus</i>	V	I
<i>Schizopeton</i>	V	I
<i>Syringa</i>	V	I
<i>Vitis</i>	V	I
<i>Actinostemma</i>	V	I	.	.	I	.
<i>Corylus</i>	V	I	.	.	I	.
<i>Eriochloa</i>	V	.	.	I	.	.
<i>Adiantum</i>	V	I
<i>Aralia</i>	V	I
<i>Codonopsis</i>	V	I	.	.	.	I
<i>Disporum</i>	V	I
<i>Doellingeria</i>	V	I
<i>Eupatorium</i>	V	I
<i>Glycine</i>	V	I
<i>Oreorchis</i>	V	I
<i>Phellodendron</i>	V	I
<i>Pseudocystopteris</i>	V	I
<i>Caulophyllum</i>	V	II
<i>Leptorumohra</i>	V	II
<i>Habenaria</i>	V	I	.	.	I	.
<i>Mazus</i>	V	I	.	.	I	.
<i>Lindernia</i>	V	I	.	I	.	.
<i>Zizania</i>	V	I	.	.	I	.
<i>Securinega</i>	V	.	.	.	II	.
<i>Ajuga</i>	V	I	.	.	I	.
<i>Platycodon</i>	V	I	.	.	I	.
<i>Acer</i>	V	II
<i>Eriocaulon</i>	V	II
<i>Fraxinus</i>	V	II
<i>Osmundastrum</i>	V	II
<i>Schisandra</i>	V	II
<i>Acomastylis</i>	.	II	V	.	.	.
В-СВ – Циркумбореальная провинция						
В-СА – Арктобореальная провинция						

Продолжение табл. 6

Провинция	Т-ЕА	В-СВ	В-СА	В-ЕС	В-АС	В-SM
Число районов	7	21	12	7	13	10
<i>Achoriphragma</i>	.	III	V	.	I	.
<i>Arctophila</i>	.	II	V	.	.	.
<i>Phippsia</i>	.	I	IV	.	.	.
<i>Lesquerella</i>	.	.	III	.	.	.
<i>Douglasia</i>	.	I	III	.	.	.
<i>Pleuropogon</i>	.	.	III	.	.	.
<i>Cochlearia</i>	I	II	III	.	I	.
<i>Dupontia</i>	.	.	III	.	.	.
<i>Wilhelmsia</i>	.	I	III	.	.	.
В-ЕС – Евро-Сибирская провинция						
<i>Stratiotes</i>	.	.	.	V	I	.
<i>Thyselium</i>	.	I	I	V	I	.
<i>Frangula</i>	.	I	.	V	I	.
<i>Conium</i>	I	.	.	V	.	.
<i>Chaerophyllum</i>	.	I	.	V	II	.
<i>Eryngium</i>	I	.	.	V	I	.
<i>Althaea</i>	.	.	.	V	I	.
<i>Succisa</i>	.	.	.	V	I	.
<i>Coccyganthe</i>	.	I	.	V	II	.
<i>Myosurus</i>	.	.	.	IV	.	.
<i>Silium</i>	.	.	.	IV	.	.
<i>Lavatera</i>	.	.	.	IV	I	.
<i>Dipsacus</i>	I	.	.	IV	.	.
<i>Syrenia</i>	.	.	.	IV	.	I
<i>Datura</i>	I	.	.	IV	I	.
<i>Myosoton</i>	I	.	.	IV	I	.
<i>Acinos</i>	I	I	.	IV	I	.
<i>Chaiturus</i>	.	.	.	III	.	.
<i>Olaiston</i>	.	.	.	III	.	.
В-АС – Горная Южно-Сибирская провинция						
<i>Inagalidium</i>	.	I	.	II	V	.
<i>Vertigeron</i>	IV	I
<i>Hainsenia</i>	.	I	.	.	IV	.
<i>Paronicum</i>	.	I	.	I	IV	I

Продолжение табл. 6

Провинция	Т-ЕА	В-СВ	В-СА	В-ЕС	В-АС	В-SM
Число районов	7	21	12	7	13	10
В-SM – Южно-Монгольская провинция						
<i>Lagochilus</i>	I	V
<i>Asterothamnus</i>	II	V
<i>Reaumuria</i>	II	V
<i>Acroptilon</i>	.	.	.	I	.	V
<i>Agriophyllum</i>	I	V
<i>Anabasis</i>	.	.	.	I	II	V
<i>Arnebia</i>	.	.	.	I	I	V
<i>Micropeplis</i>	II	V
<i>Peganum</i>	II	V
<i>Zygophyllum</i>	II	V
<i>Calligonum</i>	IV
<i>Cistanche</i>	IV
<i>Synrepeta</i>	IV
<i>Synomorium</i>	IV
<i>Haloxylon</i>	IV
<i>Tamarix</i>	.	.	.	I	.	IV
<i>Chesneya</i>	III
<i>Limbarda</i>	III
<i>Aristida</i>	I	III
Роды, общие для Маньчжуро-Хоккайдской и Циркумбореальной провинций						
<i>Lobelia</i>	V	III	.	.	I	.
<i>Streptopus</i>	V	V
Роды, общие для Циркумбореальной и Арктобореальной провинций						
<i>Arnica</i>	I	IV	V	.	I	I
Роды, общие для Маньчжуро-Хоккайдской, Циркумбореальной и Арктобореальной провинций						
<i>Tofieldia</i>	IV	V	V	.	II	.
<i>Diapensia</i>	III	V	IV	.	.	.
<i>Loiseleuria</i>	III	IV	IV	.	.	.
<i>Pinguicula</i>	V	V	V	.	II	.
<i>Tilingia</i>	III	IV	III	.	.	.

Продолжение табл. 6

Провинция	Т-ЕА	В-СВ	В-СА	В-ЕС	В-АС	В-SM
Число районов	7	21	12	7	13	10
<i>Smilacina</i>	V	IV	III	.	II	.
<i>Chosenia</i>	V	IV	IV	.	I	.
<i>Cassiope</i>	IV	IV	V	.	I	.
Роды, общие для Циркумбореальной области и Маньчжуро-Хоккайдской провинции						
<i>Circaea</i>	V	IV	.	V	V	.
<i>Sambucus</i>	V	V	.	IV	V	I
<i>Galeopsis</i>	V	V	I	V	V	.
<i>Diplazium</i>	V	V	I	V	V	.
<i>Crataegus</i>	V	IV	I	V	V	.
<i>Moneses</i>	IV	IV	I	V	IV	I
<i>Listera</i>	V	IV	.	V	III	.
<i>Platanthera</i>	V	IV	.	V	IV	.
<i>Paris</i>	V	IV	.	IV	V	.
<i>Pteridium</i>	V	IV	.	V	V	.
<i>Cimicifuga</i>	V	IV	.	III	V	.
<i>Oxalis</i>	V	IV	.	III	III	.
<i>Fragaria</i>	V	IV	.	V	V	.
<i>Rhinanthus</i>	III	IV	.	V	IV	.
Южно-монгольские роды, иррадирующие в Горную Южно-Сибирскую провинцию						
<i>Innearogon</i>	III	V
<i>Tribulus</i>	I	.	.	.	III	V
<i>Ferulopsis</i>	.	I	.	.	IV	IV
<i>Neopallasia</i>	IV	V
<i>Adlidium</i>	.	.	.	II	IV	V
<i>Nitraria</i>	.	I	.	II	IV	V
<i>Imblynotus</i>	.	I	.	.	V	III
<i>Panzeria</i>	.	I	.	.	V	V
<i>Pulotrichum</i>	.	I	.	I	V	V
<i>Hypocoum</i>	.	I	.	I	V	V
<i>Sibbaldianthe</i>	.	I	.	.	V	V
<i>Tremisia</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Culamagrostis</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Carex</i>	V	V	V	V	V	V

Провинция	Т-ЕА	В-СВ	В-СА	В-ЕС	В-АС	В-SM
Число районов	7	21	12	7	13	10
Роды, встречающиеся во всех районах северной Азии						
<i>Juncus</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Taraxacum</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Allium</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Astragalus</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Hedysarum</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Potamogeton</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Saussurea</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Stellaria</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Agrostis</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Potentilla</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Rumex</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Salix</i>	V	V	V	V	V	V
<i>Rusciniella</i>	V	V	V	V	V	IV
<i>Pedicularis</i>	V	V	V	V	V	IV
<i>Poa</i>	V	V	V	V	V	IV
<i>Ranunculus</i>	V	V	V	V	V	IV

Примечание. Во флоре Восточно-Азиатской провинции в 60–80 % районов, при незначительной иррадиации в Циркумбореальную область (1–2 района) встречаются: *Arctylodes*, *Dennstaedtia*, *Dysophylla*, *Galearis*, *Humulopsis*, *Leucanthemella*, *Monochoria*, *Mosla*, *Philadelphus*, *Podocarpium*, *Protowoodsia*, *Pycreus*, *Pyrosia*, *Sigesbeckia*, *Centipeda*, *Neomolinia*, *Phacellanthus*, *Rabdosia*, *Boltonia*, *Paraixeris*, *Ponerorchis*, *Actinidia*, *Celastrus*, *Pilea*, *Xanthoxalis*, *Turczaninowia*, *Fimbristylis*, *Gastrodia*, *Symplocarpus*, *Kalimeris*, *Parathelypteris* и *Arsenjevia*; в 40–60 % районов без иррадиации в Циркумбореальную область – *Achudemia*, *Achyranthes*, *Aristolochia*, *Bulbostylis*, *Caldesia*, *Callistephus*, *Carpinus*, *Cassia*, *Comopteris*, *Deinostema*, *Dimeria*, *Duchesnea*, *Epimedium*, *Gonocormus*, *Hololeion*, *Ludwigia*, *Meehania*, *Microstegium*, *Oploranax*, *Otella*, *Panax*, *Parthenocissus*, *Penthorum*, *Penilla*, *Phyllanthus*, *Physalis*, *Physaliastrum*, *Physocarpus*, *Plagiorhiza*, *Pleurosoriopsis*, *Pteraria*, *Rupiphila*, *Scilla*, *Seutera*, *Smilax*, *Streptolirion*, *Syneilesis*, *Triosteum* и *Zoysia*; в 40–60 % районов с иррадиацией в 1-й район Циркумбореальной области – *Adlumia*, *Bothriospermum*, *Laportea*, *Muhlenbergia*, *Teucrium*, *Torilis*, *Aldrovanda*, *Ampelopsis*, *Cephalanthus*, *Sephalophylon*, *Coniogramme*, *Cryptotaenia*, *Kaloranax*, *Monotropastrum*, *Taxus*, *Carpesium*, *Mecodium*, *Omphalothrix* и *Phyllitis*.

Римскими цифрами обозначена встречаемость рода: V – в 81–100 %, IV – в 61–80 %, III – в 41–60 %, II – в 21–40 %, I – в 1–20 % общего числа районов провинции.

3.3. Основные характеристики провинций

Так как общепринятая номенклатура фитогеографических единиц была разработана при традиционных фитогеографических районированиях, называемых Л.И. Малышевым (1999) дивергентными районированиями, термины «область», «подобласть» и «провинция» в данной работе используются в некоторой степени условно. Поскольку единственным районированием, охватывающим столь обширную территорию, остается флористическое А.Л. Тахтаджяна (1978), большое внимание в характеристике провинций будет уделено выявлению и интерпретации несоответствий полученной нами схемы схеме А.Л. Тахтаджяна (1978).

3.3.1. Т-ЕА: Маньчжуро-Хоккайдская провинция

При современном развитии базы данных провинция предвзрительно выделяется как единая, включающая Хоккайдо, Маньчжурью и Северную Корею (округа Хамгион, Янган, Гамгион, Чаган и Пхеньян). В этом объеме в нее включены Маньчжурская и частично Сахалино-Хоккайдская провинции А.Л. Тахтаджяна (1978). При проведении основных границ на родовом уровне, анализируя весь комплекс видов, мы сталкиваемся с противоречиями, обусловленными традиционными критериями выделения ботанико-географических областей. Северная граница Сахалино-Хоккайдской провинции Тахтаджяна проведена по линии Шмидта (Tatewaki, 1958), в обосновании которой использовались главным образом физиогномические критерии: 1) широкое распространение лиственничников к северу от линии, 2) усиление роли лиственных темнохвойных сообществ, 3) уменьшение доли умеренных широколиственных деревьев, 4) исчезновение в лесных сообществах яруса *Sasa*, 5) исчезновение деревянистых лиан и 6) появление охотских видов (Tatewaki, 1958: 373). Из списка приведенных А.Л. Тахтаджяном 52 эндемичных видов 31 вид отмечен только на Хоккайдо, 17 – только на Сахалине и лишь 4 (из них *Abies tauriana* и *Sasa rivularis* – виды с неясным таксономическим статусом) являются общими для обоих островов. В проведенном в данной работе статистическом анализе флор учитывается не только проникновение «южных» видов на север, но и «северных» на юг, поэтому северная граница провинции, а следовательно, и Восточно-Азиатской области, смещается к югу и проходит между

Сахалином, оставляя его в бореальной зоне, и Хоккайдо (включая Кунашир и острова Малой Курильской гряды).

В этой связи пояснения требует и южная граница выделяемой здесь провинции на территории Корейского полуострова, которая, по данным сравнительного анализа, должна также быть сдвинута к югу относительно границ, проведенных А.Л. Тахтаджяном (1978), т. е. к современной демаркационной линии между Республикой Корея и КНДР. Анализ мер включений (Юрцев, Семкин, 1980) для флор районов Восточной Азии на видовом уровне показывает большее сходство северо-корейских округов с холодноумеренной флорой Маньчжурии, а южно-корейских — с теплоумеренной флорой Хонсю.

Выделенная провинция характеризуется следующими родами, которые, с одной стороны, являются общими для всех флористических районов провинции, а с другой — в пределах северной Азии не выходят за ее границы либо незначительно присутствуют в соседних флористических районах в прилегающих провинциях (табл. 6): *Arthraxon*, *Asyneuma*, *Deutzia*, *Enemion*, *Hemarthria*, *Hylomeson*, *Kummerowia*, *Murdannia*, *Nelumbo*, *Phtheirospermum*, *Siphonostegia*, *Viscum*, *Adenocaulon*, *Amphicarpaea*, *Astilbe*, *Brasenia*, *Chloranthus*, *Dioscorea*, *Kyllinga*, *Metarplexis*, *Phryma*, *Pogonia*, *Pterygocalyx*, *Pyrus*, *Trapella*, *Triadenum*, *Acalypha*, *Agastache*, *Arisaema*, *Chylocalyx*, *Eleutherococcus*, *Hosta*, *Juglans*, *Maackia*, *Mimulus*, *Miscanthus*, *Schizoperon*, *Syringa*, *Vitis*.

Для флористических районов провинции характерен высокий видовой эндемизм. В Уссурийском флористическом районе (F18) насчитывается 101 эндемичный вид, на Большом Хингане (F23) — 10, в восточной Внутренней Монголии (F26) — 12, на Чанбайшане и Малом Хингане (F24) — 43, в Ляонине (F25) — 23, в Северной Корее (F22) — 40, на Хоккайдо (F21) — 67 эндемиков (Qian et al., 2003a). Однако узлокальные эндемичные виды, распространение которых ограничивается одним районом, оказываются малоинформативными на уровне провинций, а наибольший интерес представляют виды, распространенные в большинстве флористических районов данной провинции и являющиеся ее эндемиками. Список таких эндемиков провинции насчитывает 91 вид, среди них: *Achyranthes japonica*, *Actinidia polygama*, *Adenophora remotiflora*, *Agrimonia coreana*, *Aleuritopteris kuhnii*, *Allium monanthum*, *Ampelopsis japonica*, *Anaphalis sinica*, *Angelica decursiva*, *Arisaema robustum*, *Aristolochia contorta*, *A. manchuriensis*, *Artemisia keiskeana*, *Asarum sieboldii*, *Aster ageratoides*, *A. spathulifolius*, *Botrychium strictum*, *Callistephus*

limensis, *Carex bostrichostigma*, *C. capituliformis*, *C. egea*, *C. forficula*, *C. nervata*, *C. quadriflora*, *C. scabrifolia*, *C. tegulata*, *Carpinus cordata*, *Cornopteris crenulatoserrulata*, *Deinostema violacea*, *Dennstaedtia hirata*, *Dichostylis nipponica*, *Dryopteris chinensis*, *Epimedium koreanum*, *Fipracis thunbergii*, *Geranium soboliferum*, *Habenaria radiata*, *Hololeion maximowiczii*, *Hylotelephium viviparum*, *Juniperus rigida*, *Lespedeza subrotundifolia*, *Lilium pseudotigrinum*, *Liparis kramerii*, *L. makinoana*, *Lonicera praeflorens*, *Ludwigia epilobioides*, *Lunathyrium henryi*, *Lychnis cognata*, *L. wilfordii*, *Lycium chinense*, *Meehania urticifolia*, *Muhlenbergia japonica*, *Nuphar japonica*, *Oplonanax elatus*, *Orostachys erubescens*, *Pachyrhizus tricuspidata*, *Penthorum chinense*, *Persicaria viscofera*, *Phyllanthus ussuriensis*, *Physalistrum japonicum*, *Physalis franchetii*, *Pleurostictis makinoi*, *Podocarpium oldhamii*, *Polygonatum inflatum*, *Polytaogeton oxyphyllus*, *Potentilla kleiniana*, *Primula jesoana*, *Pseudostellaria heterophylla*, *P. japonica*, *Ranunculus tachiroei*, *Rhododendron philippenbachii*, *Rhynchospora fabrii*, *R. fujiana*, *Ribes maximowiczianum*, *Rupiphila tachiroei*, *Sagittaria aginashi*, *Saussurea maximowiczii*, *Xilla scilloides*, *Scrophularia buergeriana*, *Seutera wilfordii*, *Sigesbeckia labrescens*, *S. pubescens*, *Sisymbrium luteum*, *Smilax maximowiczii*, *Syringium japonicum*, *Syneilesis aconitifolia*, *Teucrium veronicoides*, *Trichellum japonicum*, *Urtica laetevirens*, *Viola hirtipes*, *V. orientalis*, *V. phalacrocarpa* и *Woodsia macrochlaena*.

В провинции предварительно, на родовом уровне, выделяются два флористических округа, в которых видны изменения в расчлененном покрове по градиенту континентальности. Северо-Хоккайдский округ отражает древние связи японской и маньчжурской флор, которые особенно сильно проявляются в более теплоумеренных вечнозеленых лесах, характерных для выделенной А.Л. Тахтаджяном Японо-Корейской провинции. Маньчжурский флористический округ представлен наиболее древним флористическим ядром Маньчжуро-Хоккайдской провинции.

3.3.2. В-SA: Арктобореальная провинция

Выделение данной провинции в пределах Циркумбореальной области дискуссионно, с одной стороны, по причине отставания в работе авторов (Юрцев, 1966, 1974; Юрцев и др., 1978) за провинцией статуса флористической области, а с другой — из-за неясности положения южной границы провинции. Южные границы по А.Л. Тахтаджяну (1978, с. 30) совпадают с северной границей лево-т.е. проведены они не на основе флористического сравнитель-

feria, *Juncus longirostris*, *Monolepis asiatica*, *Oxytropis scheludjakovae*, *Pedicularis gymnostachya*, *P. villosa*, *Poa filiculmis*, *Potentilla rubrinervis*, *Rumex oblongifolius*, *Salix darjensis* и *Stellaria ciliatosepala*. Дальневосточным сектором ограничено распространение следующих видов: *Antennaria pseudoarctica*, *Oxytropis anadyrensis*, *Parapercaucistaminum*, *Potentilla anadyrensis*, *Primula arctica* и *Taraxacum varviolaceum*. Число эндемиков Сибирского сектора несколько выше: *Androsace triflora*, *Artemisia subarctica*, *Astragalus pseudoarcticus*, *Bromopsis taimyrensis*, *Draba prozorowskii*, *Dipontia pelligera*, *Elymus turuchanensis*, *Eremogone polaris*, *Oxytropis karga*, *Paraperca angustifolium*, *P. variegatum* и *Ranunculus petroczenkoi*.

В отграничении Арктобореальной провинции в Азии принимают участие также виды, распространённые во всех секторах провинции: *Braya purpurascens*, *Carex ursina*, *C. maritima*, *Cochlearia groenlandica*, *Draba subcapitata*, *Dipontia fisheri*, *D. psilosantha*, *Festuca baffinensis*, *F. hyperborea*, *Oxytropis middendorffii*, *Paraperca polare*, *Poa abbreviata*, *Potentilla pulchella*, *P. rubella*, *Rusciniella angustata*, *P. tenella*, *Ranunculus samojedorum*, *Saxifraga platysepala*, *Taraxacum arcticum* и *Veratrum misae*; в Европейском и Азиатском секторах: *Delphinium middendorffii*, *Deschampsia obensis*, *Draba glacialis*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis novaeiae-zemliae*, *P. dasyantha*, *Phippsia concinna*, *Rusciniella sibirica* и *Ranunculus spitzbergensis*; а также в Азиатском и Североамериканском секторах: *Anemone multiceps*, *Antennaria berinensis*, *A. friesiana*, *Astragalus tolmacevii*, *Beckwithia chamissonis*, *Casilleja elegans*, *C. yukonis*, *Deschampsia brevifolia*, *Draba groenlandica*, *D. macrocarpa*, *Gastrolychnis taimyrensis*, *Lesquerella arctica*, *Pedicularis lanata*, *P. langsfordii*, *P. pacifica*, *Potentilla anachoretica*, *Rusciniella bobialis*, *Ranunculus sabinii*, *Taraxacum andersonii* и *T. phytatoscarpum*.

Спектр семейств (табл. 2) и родов (табл. 3) провинции типично бореальный, с наивысшим разнообразием в *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae* и *Carex*, *Salix*, *Artemisia* соответственно. Флора провинции на родовом уровне демонстрирует высокую степень интегритетности. На дендрите (рис. 2) заметно лишь незначительное, статистически недостоверное разделение дальневосточных и сибирских районов, главным образом из-за родов с Североамериканско-Чукотским (Берингским) типом ареала.

3.3.3. В-СВ: Циркумбореальная провинция

На фоне других провинций для данной характерна монотонность во флористическом составе на всем протяжении, что выра-

ного анализа, а по фитоценотическому признаку, отражающему климатическую толерантность высокоствольных деревьев. В то же время, несмотря на известную степень скоррелированности флористических и геоботанических провинций, геоботанический критерий «тип поясности» обычно не учитывается флористическим районированием, где на первый план выходит исторический фактор как интегральное выражение долговременного климатического отбора видов и их адаптивной радиации. Поэтому распространение единого флористического комплекса не может быть обусловлено распространением доминантов растительного покрова, а отражает скорее климатически идентичные местообитания, которые помимо зональных также включают в себя азональные высокогорные и инверсионные экотопы. По этой причине флористический сравнительный анализ на уровне родов выявляет значительно более южное положение южной границы провинции.

Сравнительный анализ флор показывает, что наиболее интегрированный на родовом уровне флористический комплекс не ограничивается пределами Арктики, как они определены у Б.А. Юрцева (1966, 1974) и А.Л. Тахтаджяна (1978), а распространяется значительно далее к югу. Однако южная граница Субарктической провинции не достигает южных пределов предложенного Б.А. Юрцевым (1974) гипоарктического ботанико-географического пояса. Как отмечается многими исследователями, эндемичных родов во флоре провинции нет. Лицо ее в Азии определяется распространением во всех флористических районах представителей родов *Phippsia*, *Lesquerella*, *Pleurogogon*, *Dipontia* и *Wilhelmsia* (табл. 6). Такие роды, как *Acomastylis*, *Achoriphragma*, *Arctophila*, *Douglasia* и *Cochlearia*, имея высокую встречаемость в данной провинции, иррадируют по горным системам и морским побережьям в более южную Циркумбореальную провинцию.

Сравнение флор районов на видовом уровне показывает тесную интегрированность Азиатского сектора Арктобореальной провинции с Европейским и Американским секторами. Флоры районов, особенно в Дальневосточном секторе, содержат большое количество узколокальных (распространенных только в одном районе) эндемичных видов: Чукотский район (F01) — 30, Анюйский (F02) — 1, Анадырско-Пенжинский (F03) — 2, Корякский (F04) — 3, Колымский (F05) — 16 (Qian et al., 2003a).

Эндемичными Азиатского сектора Арктобореальной провинции, встречающимися в большинстве районов, являются: *Androsace gorodkovii*, *Artemisia arctisibirica*, *Caltha caespitosa*, *Cardamine con-*

жается в стабильном присутствии ядра из родов с циркумбореальным распространением, характеризующих флористическую область (*Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Cornus*, *Salicagrostis*, *Maianthemum* и др.), и в небольшом числе узлокальных видов и родов как во флористических районах, так и в провинции в целом. Флора провинции не только не имеет эндемичных родов, но и не может быть охарактеризована каким-либо диагностическим родовым комплексом (табл. 6). Характерными являются роды, также характеризующие Циркумбореальную область (Тахтаджян, 1978), поэтому провинция занимает центральное положение в области, представляя наиболее типичную ее часть. Видовой эндемизм на уровне провинции также не высок, более чем в 3 из 21 флористического района провинции встречаются: *Allium gubanovii*, *Anemoneastrum villosissimum*, *Arenaria redowskii*, *Borodinia tilingii*, *Diphasiatrum sitchense*, *Epilobium sertulatum*, *Gastrolychnis popovii*, *Hieracium tatewakii*, *Hierochloa kamtschatica*, *Hordeum brachyantherum*, *Leontopodium antenarioides*, *Salix alexii-skvortsovii*, *Saussurea poljakowii*, *Saxifraga chertlerioides*, *S. insularis*, *Taraxacum mujense*, *Valeriana ajanensis* и *V. fasciculata*.

На территории выделенной провинции уместается ряд провинций, выделенных А.Л. Тахтаджяном (1978): Охотско-Камчатская, Северо-Восточносибирская, Среднесибирская и северная половина Западно-Сибирской провинции. При сравнительном флористическом анализе ряд провинций, выделенных А.Л. Тахтаджяном (1978), дифференцируется на уровне округов (рис. 2), а для подтверждения их статуса требуется проведение более детального анализа флор на уровне видов.

Наиболее самобытен Охотский округ, включающий Охотию, Камчатку, Курилы (без Кунашира и островов Малой Курильской гряды) и Сахалин. Флористические районы здесь характеризуются большим количеством узлокальных эндемичных видов: Камчатский (F10) — 8, Охотский (F06) — 12, Северосахалинский (F12) — 9, Южно-Сахалинский (F19) — 41, Северокурильский (F13) — 3, Южно-Курильский (F20) — 28 (Qian et al., 2003a). Выделение Нижнезейско-Буреинского округа обусловлено влиянием восточно-азиатской флоры. Флористические районы южной части провинции в Восточной Сибири также хорошо обособлены на дендрограмме (рис. 2) и могут быть объединены в Восточно-Сибирский бореальный округ. Наиболее безлика часть провинции, практически не содержащая эндемичных видов, — это северная

часть провинции, протянувшаяся полосой через Дальневосточный, Восточно- и Западно-Сибирский секторы Азии.

Данная схема районирования Циркумбореальной провинции значительно отличается от схемы районирования А.Л. Тахтаджяна (1978), построенной на филогномических принципах растительности вслед за П.Н. Крыловым (1919), В.Н. Васильевым (1956) и Л.В. Шумиловой (1962). В качестве критериев выделения провинций А.Л. Тахтаджян использовал южные границы Арктических лундр на севере и полупустынь Казахстана на юге, а также ареалы темнохвойной и лиственничной тайги. Районирование, полученное сравнением флор, позволяет выделить на уровне провинций южную часть Западной Сибири в особую провинцию, флора которой формировалась в значительной степени под влиянием кавказско-европейского и малоазиатского флористических центров, что будет обсуждаться ниже. Другое серьезное различие данного районирования от схемы А.Л. Тахтаджяна (1978) в статусе границ, разделяющих его Западно-Сибирскую, Среднесибирскую, Северо-Восточно-Сибирскую и Охотско-Камчатскую провинции. Сравнительный анализ флор наглядно показывает, что статус этих субмеридиональных границ значительно ниже, чем субширотных, оконтуривающих данные провинции с юга и севера. Это подчеркивает все еще слабое долготное деление данной провинции и ее циркумбореальный характер, что обусловлено как современным климатом, так и историей растительного покрова на этой территории, которая ведет отчет от позднейшеплейстоценового оледенения.

3.3.4. В-ЕС: Евро-Сибирская провинция

Флора провинции, несмотря на относительно более южное положение, все еще имеет ярко выраженный бореальный характер, а большая часть провинции, очевидно, лежит за пределами рассматриваемой территории. Об этом говорит и родовая композиция, характеризующий провинцию, значительная часть которого представлена родами с европейско-кавказско-малоазиатским распространением (табл. 6): *Acinos*, *Althaea*, *Chaerophyllum*, *Chaitunus*, *Coccycyanthe*, *Conium*, *Datura*, *Dipsacus*, *Eryngium*, *Frangula*, *Lavatera*, *Myosoton*, *Myosurus*, *Ofaiston*, *Silaum*, *Stratiotes*, *Succisa*, *Syrenia*, *Thyselium*. О неполноте данной провинции на территории северной Азии говорит и малое число эндемичных видов, свойственных данной территории. Среди них *Festuca rupicola*, *Gagea lasczynski*, *Hieracium lydiae* и *Silene sibirica*. Однако Евро-Сибир-

скую провинцию характеризует множество видов, ареалы которых, с одной стороны, в пределах северной Азии полностью лежат на территории данной провинции, а с другой — распространяются в Европу (*Agrostis alba*, *Atriplex pedunculata*, *Centaurea apiculata*, *Centaurea integrifolia*, *Cirsium canum*, *Corispermum hyssopifolium*, *Hieracium vaillantii*, *Jurinea cyanoides*, *Ofaiston monandrum*, *Ranunculus polyphyllus*, *Stachys officinalis*, *Stemmacantha serratuloides*, *Vincetoxicum hircundinaria*); а также в Европу, на Кавказ, в Казахстан и Малую Азию (*Artemisia abrotanum*, *Artemisia campestris*, *Atriplex verrucifera*, *Cirsium palustre*, *Dipsacus gmelinii*, *Fritillaria meleagroides*, *Rhamnus cathartica*, *Rorippa brachycarpa*, *Seseli strictum*, *Silium silaus*, *Spergularia diandra*, *Stipa lessingiana*, *Syrenia siliculosa*, *Thesium arvense*, *Verbascum lychnitis*).

В сравнении с районированием А.Л. Тахтаджяна (1978) провинция, выделенная в данной работе, занимает южную часть Западнo-Сибирской провинции и имеет большое родство с Восточно-Европейской провинцией, что подтверждается большим числом общих родов и видов. Не исключено, что провинция распространяется на территорию Казахстана на юге и на территорию российской части Европы на западе, но для этого необходимо проведение детального анализа сопредельных флор. В работе Л.И. Малышева (2002) при сравнительном анализе европейской флоры на основе индекса Отиаи выделена Восточно-Европейская гемибореальная провинция, которая, возможно, и является западным продолжением Евро-Сибирской провинции, однако каких-либо подтверждающих или опровергающих это фактов работа не содержит.

3.3.5. В-AS: Горная Южно-Сибирская провинция

Границы данной провинции полностью соответствуют двум провинциям А.Л. Тахтаджяна (1978): Алтае-Саянской и Забайкальской. Сравнительный анализ на родовом уровне не показал каких-либо существенных различий между этими провинциями. Напротив, на ее территории ясно выражены характеризующий комплекс родов (табл. 6): *Anagallidium*, *Arctogeron*, *Doronicum* и *Hansenia*, а также большое число распространенных на всей территории провинции эндемичных видов: *Aconitum pascoi*, *A. turczaninowii*, *Adenophora rupestris*, *Adonis mongolica*, *Agrimonia pilosa* ssp. *dahurica*, *Agropyron angarense*, *Allium glaucum*, *Aquilegia borodinii*, *Artemisia superba*, *Astragalus bifidus*, *A. viridiflavus*, *Betula hippolyti*,

Populicum martjanovii, *Calamagrostis glomerata*, *C. turczaninowii*, *Chrysanthemum filipes*, *C. ovalifolium*, *Corispermum redowskii*, *Corydalis sabonias*, *Draba dasycarpa*, *Dracoscephalum fragile*, *D. junatovii*, *Elymus sibiricus*, *Erigeron krylovii*, *Eritrichium jensense*, *Eutrema cordifolium*, *Festuca komarovii*, *F. malyshevii*, *F. venusta*, *Fritillaria dagana*, *Galium coriaceum*, *Gentiana dahurica*, *Hedysarum roseum*, *H. sangilense*, *Helictotrichum populifolium*, *Iris biglumis*, *Kochia angustifolia*, *Koeleria chakassica*, *K. thonii*, *Leymus chakassicus*, *L. jensenseis*, *L. ordensis*, *Lycularia sagitta*, *Melandrium mongolicum*, *Oxytropis ammophila*, *O. grandiflora*, *O. jurtzevii*, *O. komarovii*, *O. longirostra*, *O. reverdattoi*, *O. vujanensis*, *O. stukovii*, *Papaver chakassicum*, *Pedicularis fissa*, *Poa maruae*, *Potentilla jensenseis*, *P. kryloviana*, *P. lydiae*, *Rhinanthus sibiricus*, *Saussurea congesta*, *S. dorogostaiskii*, *S. sukaczewii*, *Shibaterichschkinii*, *Thymus elegans*, *T. krylovii*, *Trifolium popovii*, *Valeriana runcijuga*, *Vicia geminiflora* и *Woodсия calcarea*.

Флористическое своеобразие провинции подчеркивается выделением эндемизмом в родах *Oxytropis*, *Saussurea* и *Thymus*, а также выделением на ведущие позиции в спектре семейств Fabaceae (табл. 2), а в спектре родов — *Oxytropis*, *Astragalus*, *Artemisia* (табл. 3), что характерно для монгольской флоры.

На более высоких уровнях сходства выделяются две группы флористических районов, одна из которых представлена горами южной Сибири, а другая — горами северной Монголии. Очевидно, что различие между ними определяется степенью влияния степно-пустынной монгольской флоры на бореальную в целом флору провинции.

3.3.6. В-SM: Южно-Монгольская провинция

Провинция охватывает высокогорные степно-пустынные районы Внешней Монголии и, очевидно, на рассматриваемой территории располагается своей северной частью. Флора провинции характеризуется высокой степенью различия с бореальной флорой и представляет северную часть умеренно-степной зоны в Ирано-Гуранской флористической области — Монгольскую провинцию (Тахтаджян, 1978).

Своеобразие флоры провинции подчеркивается целым спектром «чуждых» Циркумбореальной области родов (табл. 2): *Acroptilon*, *Agriophyllum*, *Anabasis*, *Aristida*, *Arnebia*, *Asteroihammus*, *Calligonum*, *Chesneya*, *Cistanche*, *Cynomorium*, *Haloxylon*, *Lagochilus*, *Lim-*

3.4. Фитогеографические линии и градиенты во флоре северной Азии

Закономерно предположить наличие важных фитогеографических линий между регионами, флоры которых связаны между собой в наименьшей степени. Наиболее существенные различия отмечены на уровне флористических областей: между Циркумбореальной и Восточно-Азиатской, Циркумбореальной и Ирано-Туранской областями. Фитогеографические линии, разделяющие провинции, и области, располагаются субширотно, коррелируя с основными зональными подразделениями растительного покрова. Это показывает, что ведущим фактором в формировании флор является температурный режим, который и определяет широтную зональность в растительном покрове.

Фитогеографические линии субдолготного направления, отражающие континентальность климата, как правило, имеют более низкий статус и разделяют флоры урвней округов и районов. Наиболее значимым в пределах северной Азии долготным сектором является Дальний Восток. Однако на всей его территории отмечено только 6 узлокальных эндемичных родов: *Astilboides*, *Astrocodon*, *Diplandrorchis*, *Magadania*, *Microbiota* и *Miyakea*. Еще 3 рода — *Borodinia*, *Gorodkovia* и *Mukdenia* — имеют большую часть ареала на Дальнем Востоке, но края их ареалов находятся за пределами рассматриваемой территории.

Число узлокальных эндемов видového ранга во флористических районах убывает с юга на север и от приокеанических к континентальным районам. Наибольшим эндемизмом на континенте характеризуется Уссурийский район (101 вид), свыше 20 эндемичных видов отмечено в регионах Чанбайшань (43), Северная Корея (39), Ляонин (23). На севере континента на Чукотке отмечено 30 эндемичных видов, тогда как в других северных районах Дальнего Востока среднее число эндемов около 10. Флоры континентальных районов обычно насчитывают 1–2 эндемичных вида. Островные регионы характеризуются более высоким эндемизмом, варьирующим от 5 видов на Командорах до 60 на южных Курилах и Сахалине и 67 на Хоккайдо.

При всей сложности ботанико-географического районирования, единственным критерием которого является видовой и родовой состав флоры, неизбежно встает вопрос о точности и интерпретируемости границ выделяемых фитоохорий. При дивергентном районировании (по: Малышев, 1999) во флоре ведется поиск тех

barda, *Microrepis*, *Peganum*, *Reaumuria*, *Sympregma*, *Tamarix* и *Zygophyllum*, а также большим списком эндемичных видов: *Acanthophyllum pungens*, *Acroptilon australe*, *Aeluropus micrantherus*, *Alhagi sparsifolia*, *Ammoriptanthus mongolicus*, *Amygdalus mongolica*, *Arnebia fimbriata*, *Artemisia anethoides*, *A. assurgens*, *A. blepharolepis*, *A. davazamczii*, *A. mongolorum* ssp. *saissanica*, *A. terrae-albae*, *A. viridis*, *Asparagus trichophyllus*, *Astragalus grubovii*, *A. macrotrichus*, *A. pavlovii*, *A. sabuletorum*, *A. scabrisetus*, *A. variabilis*, *Atraphaxis virgata*, *Brachanthemum gobicum*, *Vupleurum mongolicum*, *Calligonum gobicum*, *C. mongolicum*, *Sanctinia discoidea*, *Caragana brachypoda*, *C. gobica*, *C. tibetica*, *Centaurea meyeri*, *Chesneya mongolica*, *Chondrilla leiosperma*, *Cistanche deserticola*, *C. salsa*, *Clematis fruticosa*, *C. songarica*, *Convolvulus fruticosus*, *C. gortschakovii*, *Corispermum patelliforme*, *Cynanchum chinense*, *Cynomorium songaricum*, *Dontostemon elegans*, *Echinops integrifolius*, *Eleocharis mitracarpa*, *Elytrigia nevskii*, *Ephedra glauca*, *E. intermedia*, *E. lomatolepis*, *E. przewalskii*, *Epiobium minutiflorum*, *Erodium tibetanum*, *Euphorbia kozlovii*, *Galitzkya rotaninii*, *Glycyrrhiza inflata*, *Gymnocarpus przewalskii*, *Gypsophila capitiflora*, *Haloxylon ammodendron*, *Hyoscyamus pusillus*, *Ilijinia regelii*, *Incarvillea rotaninii*, *Jurinea mongolica*, *Karelinia caspia*, *Kaschgaria komarovii*, *Krascheninnikovia ewersmanniana*, *Lagochilus diacanthophyllus*, *Leonurus pseudopanzertoides*, *Limbarda salsoloides*, *Limonium klementzii*, *Linaria hepatica*, *L. pedicellata*, *Lindelofia stylosa*, *Lycium ruthenicum*, *L. truncatum*, *Mollugo cerviana*, *Nitraria roborovskii*, *N. sphaerocarpa*, *Nonea caspica*, *Oreoloma violaceum*, *Oxytropis nikolai*, *O. puberula*, *O. rhizantha*, *O. ulzjichutagii*, *Papaver baitagense*, *P. pseudotenellum*, *Populus diversifolia*, *Potaninia mongolica*, *Potentilla salesoviana*, *Ptilagrostis pelliotii*, *Pugionium dolabratum*, *Rheum nanum*, *Salix turanica*, *Salsola arbuscula*, *S. ikonnikovii*, *S. laricifolia*, *Saussurea grubovii*, *Schismus arabicus*, *Scorzonera capito*, *S. mongolica*, *Seseli abolinii*, *S. grubovii*, *Sibbaldianthe sericea*, *Silene gubanovii*, *Stipa caucasica*, *S. inebrians*, *S. mongolorum*, *Suaeda heterophylla*, *S. przewalskii*, *Sympregma regelii*, *Tamarix arceuthoides*, *T. karelinii*, *T. leptostachys*, *T. ramosissima*, *Tragopogon songoricus*, *Trigopogon purpurascens*, *Tugarinovia mongolica*, *Vincetoxicum lanceolatum*, *Zygophyllum kaschgarcicum*, *Z. latifolium*, *Z. rotaninii* и *Z. xanthoxylon*.

Особо следует подчеркнуть высокий эндемизм в родах *Artemisia*, *Caragana*, *Ephedra*, *Linaria*, *Oxytropis*, *Stipa*, *Tamarix* и *Zygophyllum*. О принадлежности провинции к Ирано-Туранской области говорит выход в головную часть спектра семейств (табл. 2) *Fabaceae* (2 место), *Brassicaceae* (4), *Cheporodiaceae* (5). Спектр родов возглавляют *Astragalus*, *Artemisia*, *Oxytropis* (табл. 3).

критериев, которые бы выражали сущность того или иного региона. Наиболее обычно использование эндемичных таксонов различного ранга. С учетом этого признака разработаны схемы районирования земного шара А.Л. Тахтаджяна (1978), европейской части СССР А.А. Федорова (1979). Другие районирования основаны на хронологическом анализе географических или экологических элементов флоры (Meusel et al., 1965; Камелин, 1973; Юрцев и др., 1978; и др.). Несмотря на то что авторами подчеркивается флористический характер районирования, фитохория, как правило, интерпретируются, а подчас и оконтуриваются с помощью нефлористических критериев, таких как черты физиогномии растительного покрова, геоморфологические рубежи, контрастные климатические характеристики.

Строгое следование исключительно флористическим критериям возможно при конвергентном районировании (Малышев, 1999). Такое районирование подразумевает сравнительный анализ полных таксономических списков флористических выделов. Идеальное районирование возможно, когда размеры флористических выделов одинаковы и стремятся к минимуму, а видовые списки выделов являются достоверными и полными. Слабая флористическая изученность северной Азии, а также отсутствие технического оснащения для работы с большими массивами данных делало применение данного типа районирования до недавнего времени невозможным. Однако с выходом в свет флористических сводок с указанием распространения видов по «рабочим» флористическим выделам интерес к сравнительному анализу флор по полным флористическим спискам резко возрос (Семкин, 1987; Пяк, Зверев, 1997; Малышев, 1999, 2002; Vavkalov, 2000).

Метод, однако, накладывает ряд ограничений, пренебрежение которыми приводит к некорректной интерпретации выделяемых границ. Настоящее исследование позволило сформулировать данные ограничения. Корректная интерпретация границы между двумя кластерами флористических районов возможна только при условии репрезентативного охвата включаемыми в анализ флористическими районами минимум двух флористических ядер. Достаточно наглядно эту ситуацию демонстрирует традиционное во всех районированиях положение границы между Циркумбореальной и Восточно-Азиатской областями. Изменение флоры в восточной Азии носит постепенный характер, причем практически все более северные флоры на родовом уровне являются частями более южных. Проведенный нами анализ широтного флористиче-

ского градиента между 10° с.ш. и 75° с.ш. (Qian et al., 2003b) показывает, что более чем 75% родов в широтах выше 60° с.ш. встречаются также южнее 30° с.ш. Анализ географических элементов показывает, что флористический градиент обусловлен в основном выпадением тропических родов из состава флор к северу. Наиболее значительные изменения в градиенте происходят на широте 40° с.ш. (рис. 5), совпадающей с изотермой среднегодовых температур 10°C, где из флоры выпадает большое число субтропических и тропических родов, а ареалы *Magnolia* и *Lindera* совпадают с данной границей. Севернее 40° с.ш. флора в значительной степени изменяется, а на смену субтропическим родам с относительной узкими ареалами приходят *Abies*, *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Larix*, *Picea*, *Populus*, *Quercus*, *Salix* и подобные им роды, распространяющиеся во всех долготных секторах умеренной и boreальной зон.

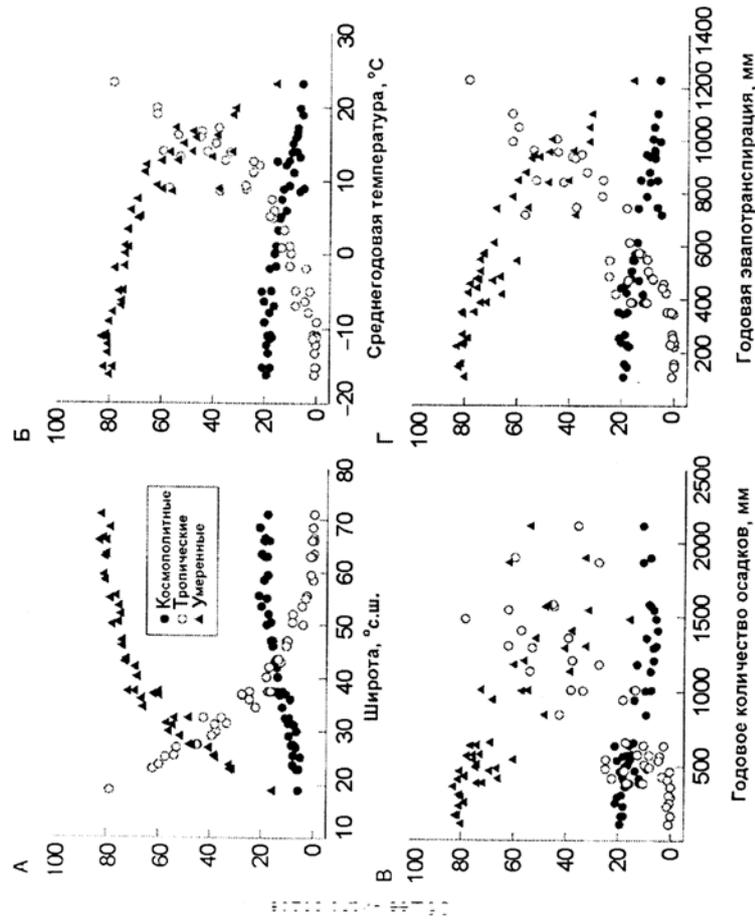


Рис. 5. Отношение доли космополитных, тропических и умеренных родов к географической широте (А), среднегодовой температуре (Б), годовому количеству осадков (В) и эвапотранспирации (Г) (Qian et al., 2003b)

Данный анализ может претендовать на объективность в силу полного охвата флор на родовом уровне во всем исследованном градиенте. Такая особенность пространственной организации биоты, заключающаяся в долготном расширении ареалов таксонов при движении к полюсам (правило Рапопорта, Whittaker et al., 2001), неоднократно отмечалась зоогеографами для различных таксономических и экологических групп: насекомых (Sapders, 2002), птиц (Ruggiero, Lawton, 1998), паразитов (Rohde, 1999) и др.

Современное положение северной границы Восточно-Азиатской области (Тахтаджян, 1978) носит же скорее «центробореальный» характер, поскольку установлена она была исследователями, не имевшими соответствующего опыта в субтропиках и тропиках, по признаку наличия «чуждых» для огромной территории бореальной России родов: *Tilia*, *Fraxinus*, *Quercus* и др. При этом анализ распространения бореальных родов на юг проведено не было.

Другое важное ограничение, накладываемое на данный метод, в малоинформативности его применения на ограниченных территориях, откуда проистекают завышенные иерархических рангов и невозможность связать полученные при таком применении метода линии с линиями глобальной системы фитоохорий. На это ограничение обращал внимание Л.И. Малышев (1999). При любом относительно плавном градиенте между двумя флористическими центрами в сравнительном анализе выявится одна главная раздельная линия, которая может считаться линией глобального уровня. Однако и при любом сравнительном анализе флор не больших районов, лежащих в любой части этого градиента, также выделится одна главная линия, определение положения которой в глобальной системе фитоохорий практически невозможно. Сравнительный анализ флор Курильских островов, проведенный независимо разными авторами на различных уровнях изученности (Семкин, 1987; Vagkalov, 2000; Баркалов, 2002), однозначно устанавливает, что линия первого порядка отделяет Уруп, Итуруп, Кунашир и Шикотан от более северной группы островов, и данной линии присваивается статус границы Восточно-Азиатской области. Однако сравнение, проведенное в данном исследовании с включением в анализ флор более южных районов Восточно-Азиатской области (Хоккайдо и Хонсю), однозначно относит и северные, и южные Курилы (за исключением о-ва Кунашир, флора которого характеризуется значительным сходством с флорой Хоккайдского района (F22)), к Циркумбореальной области.

Так как границы фитоохорий, полученные на основе флористических критериев, часто малооперациональны, свойствами границ между флористическими выделами наделяются хорошо различимые в растительном покрове рубежи разной природы — чертанья береговых линий, северные (южные) границы распространения отдельных видов, родов или их групп, а также видимые границы в растительности (северная граница леса, лесостепь и т.п.). Поэтому представляется, что достижение цели флористов — построение фитогеографического районирования на основе только флористических принципов, учитывающая уровень современной изменчивости флор, — дело еще не близкого будущего. Так как флора в еще большей степени, чем растительность, — образование скорее градиентное, чем дискретное, то в последнее время в литературе появилось множество работ, содержащих исключительно ценную информацию для понимания эволюции таксонов и процессов формирования флор, полученную путем анализа флористических градиентов (Ricklefs, Latham, 1992; Hong, 1993; Qian, 1999, 2001, 2002; Wen, 1999; Guo, Ricklefs, 2000; Qian et al., 2003a, b; и др.).

В результате проведенного в данной работе NMDS (рис. 4) установлено, что во флоре северной Азии в наибольшей степени выражены два основных градиента. Значение коэффициента корреляции первой оси NMDS со средним для каждого района годовым количеством осадков достигает 0,95, а второй оси со средней годовой температурой флористических районов — 0,91 ($n = 70$, $P < 0,001$). Климатические данные для 70 флористических районов были взяты с климатической базы данных (Leemans, Sraeet, 1991) Международного института прикладного системного анализа (IIASA). Выделенные в работе провинции занимают в ординационном пространстве относительно компактное место. Сходными по увлажненности являются Циркумбореальная, Арктобореальная и Манчжуро-Хоккайдская провинции. Наибольшая вариация по количеству осадков наблюдается в Циркумбореальной провинции, где самыми отдаленными от основной группы являются Командорский (F11) и Северокурильский районы (F13). Далее в порядке уменьшения количества осадков вдоль северной оси располагаются Евро-Сибирская, Горная Южно-Сибирская и Южно-Монгольская провинции. Северные районы последней получают 350–400 мм, а 4 южных Гобийских района (M13 — M16) не получают и 100 мм осадков в год. Распределение термическому градиенту также закономерно: наиболее теплолюбивы районы Восточно-Азиатской провинции, затем сле-

дуют районы Циркумбореальной области. Низкой теплообеспеченностью характеризуется Южно-Монгольская провинция, большая часть которой располагается на высотах 2000 м над ур. моря.

4. Заключение

Данное исследование носит поисковый характер, а полученные результаты во многом предварительны. Анализ многих схем районирования растительного покрова ясно дает понять, что разделение растительного покрова на флору и растительность происходит не на уровне объекта (растительный покров есть совокупность индивидуумов (Галантин, 1982; Юрцев, 1988)), а на уровне методологических стереотипов, при использовании понятия «флора», выводящих на первый план биологические взаимодействия между индивидами, а при использовании понятия «растительность» — ценологические (экологические) взаимодействия. Существующие крайние воззрения на стратегию районирования от полного отрицания различий между геоботаническим и флористическим районированием (Попов, 1950) до категорического требования такого рода разделения (Малышев, 1999), очевидно, и останутся крайностями, потому что и биологические, и ценологические, и экологические взаимодействия между индивидуумами в растительном покрове в равной мере значимы как при видообразовании, так и при эволюции растительных систем различных уровней.

Наиболее операциональным является районирование с использованием физиогномических и ясно определяемых признаков растительного покрова (Геоботаническое..., 1947; Колесников, 1961; Шумилова, 1962). Как показано в данной работе, границ именно такого районирования приерживались и классики флористики (Тахтаджян, 1978; Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1978). Смешения флористических и геоботанических критериев на практике районирования избежать крайне сложно, так как список требований к идеальному флористическому районированию с помощью статистического анализа включает в себя ряд пунктов, которые при современной изученности флор не могут быть выполнены. Среди них сетка одинаковых по размеру небольших флористических выделов, равная и высокая степенность изученности флор каждого выдела и универсальность номенклатуры.

Тем не менее попытка, предпринятая в данном исследовании, позволяет с большей точностью говорить о разнообразии и основных градиентах флоры северной Азии, а также уточнить положение многих фитогеографических линий, разделяющих крупные фитоохории, выделенные исключительно по флористическим признакам. Для дальнейшего прогресса необходимо выполнение как минимум двух условий: унификации таксономической номенклатуры и сокращения площадей проб флоры.

Я благодарен коллегам, которые разделили со мной большой труд по формированию флористической базы данных северной Азии: Н. Qian, J.-S. Song, Q. Guo, Z. Wu, X. Shen, X. Guo, P.-Y. Fu, Q.-L. Wang; а также сотрудникам Биолого-почвенного института, которые своими замечаниями, обсуждениями всегда помогали сфокусировать внимание на наиболее значимых и серьезных проблемах районирования. Я особенно признателен И.О. Баркалову и Б.А. Юрцеву за редактирование рукописи и широкое обсуждение проблем ботанической географии.

Работа частично была поддержана грантом РФФИ № 01-04-15993.

Литература

- Баркалов В.Ю. Очерк растительности // Растительный и животный мир Курильских островов: Материалы Международного Курильского проекта. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 35–66.
- Васильев В.Н. Ботанико-географическое районирование Восточной Сибири // Изв. Ленингр. пед. ин-т им. А.И. Герцена. Вып. 116. С. 61–102.
- Галантин А.В. Некоторые вопросы организации растительного покрова // Проблемная структура экосистем. Л.: Изд-во Всесоюз. геогр. о-ва, 1982. С. 50–64.
- Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 152 с.
- Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982.
- Губинев И.А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М.: Наука, 1996. 136 с.
- Каледин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 255 с.
- Колесников Б.П. Растительность // Дальний Восток: Физико-географическая картография. М.: Наука, 1961. С. 183–298.
- Аркалов П.Н. Очерк растительности Сибири. Томск, 1919. 24 с.
- Малышев Л.И. Основы флористического районирования // Ботан. журн. 1999. Т. 1. С. 3–14.
- Малышев Л.И. Моделирование флористического деления Европы с помощью статистического анализа // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 7. С. 16–33.

Полов М.Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 70–108.

Пяк А.И., Зверев А.А. Опыт сравнительного анализа локальных флор с помощью прикладного статистического пакета Biostat // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 5. С. 64–75.

Семкин Б.И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 149–163.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Л. (СПб.): Наука, 1985–1996. Т. 1–8.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.

Федоров А.А. Фитохории Европейской части СССР // Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 10–27.

Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988–1997. Т. 1–14. Флора СССР. Л.: Наука, 1935–1960. Т. 1–30.

Харкевич С.С. Флористические районы советского Дальнего Востока // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 20–22.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья–95, 1995. 992 с.

Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 440 с.

Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 19. 62 с.

Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 169 с.

Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–104.

Юрцев Б.А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1706–1718.

Юрцев Б.А. Основные направления современной науки о растительном покрове // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1380–1395.

Anonymous. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing: Science Press, 1959–1998. V. 1–80.

Axelrod D.I., Al-Shehbaz I., Raven P.H. History of the modern flora of China // Floristic characteristics and diversity of East Asian plants (ed. by A. Zhang and S. Wu). Beijing: China Higher Education Press, 1996. P. 43–55.

Barkalov V.Yu. Phytogeography of the Kuril Islands // Results of Recent Research on Northeast Asian Biota. Nat. Hist. Res., Special Issue, 2000, N 7. P. 1–14.

Biota of North America Program. BONAP's Phytogeography data // <http://www.bonap.org>, 1999.

Brummitt R.K. Vascular plant families and genera. Kew: Royal Botanic Gardens, 1992. V. 1–2.

Emanuel J. VTAB Ecosystem reporter revision 199907a. Vancouver: Univ. British Columbia, 1999. (Software).

Fu P.-Y. Clavis Plantarum Chinae Boreali-Orientalis. Beijing: Science Press, 1995.

Guo Q.-F., Ricklefs R.E. Species richness in plant genera disjunct between temperate eastern Asia and North America // Bot. J. Linn. Soc. 2000. V. 134. P. 401–423.

Hong D.-Y. Eastern Asian–North American disjunctions and their biological significance // Cathaya. 1993. V. 5. P. 1–39.

Huang T.-C. Flora of Taiwan. Taipei: Editorial Committee of the Flora of Taiwan, 2000. V. 1–5.

Ito K., Hinuma A. Check List of Higher Plants in Hokkaido. Sapporo: Takugin research institute, 1985. V. 1–4. (In Japanese).

Iwatsuki K., Yamazaki T., Boufford D.E., Ohba H. Flora of Japan. Tokyo: Kodansha, 1993–1999.

Kurtzes J.T. A synonymized checklist of the vascular flora of the United States, Canada and Greenland. Portland: Timber Press, 1994. V. 1–2.

Latham R.E., Ricklefs R.E. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives (ed. by R.E. Ricklefs and D. Schluter). Chicago: Univ. Chicago Press, 1993. P. 304–314.

Lee T.-B. Illustrated Flora of Korea. Seoul: Hyangmunsu, 1989. (In Korean).

Lee W.-T. Lineamenta Florae Koreae. Seoul: Academic Publ., 1996. (In Korean).

Leemans R., Cramer W.P. The IIASA database for mean monthly values of temperature, precipitation and cloudiness on a global terrestrial grid // Research Report 91–18. Laxenburg: International Institute for Applied Systems Analysis, 1991. (Electronic publication).

Leopold E.B., MacGinitie H.D. Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains // Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America (ed. by Graham). Amsterdam: Elsevier, 1972. P. 147–200.

Maubertley D.J. The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. 874 p.

McCune B., Mefford M.J. PC-ORD—multivariate analysis of ecological data (version 0). Clevedon Beach: MjM Software Design, 1997. Software.

Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. Jena, 1965. 200 p.

Nakaike T. New flora of Japan: pteridophyta (revised and enlarged). Tokyo: Shinkansha, 1992. 839 p.

Ohwi J., Kitagawa M. New flora of Japan (revised). Tokyo: Shibundo, 1992. 1067 p.

Peterson E.C. After the Ice Age. Chicago: Univ. Chicago Press, 1991. 366 p.

Prentice I.C. Non-metric ordination methods in ecology // J. Ecol., 1977. V. 65. P. 94.

Qian H. Floristic analysis of vascular plant genera of North America north of Mexico: characteristics of phytogeography // J. Biogeography. 1999. V. 26. P. 1307–1321.

Qian H. Floristic analysis of vascular plant genera of North America north of Mexico: spatial patterning of phytogeography // J. Biogeography, 2001. V. 28. P. 525–534.

Qian H. Floristic relationships between eastern Asia and North America: test of the vicariance hypothesis // Amer. Nat. 2002. 160. P. 317–332.

Qian H., Krestov P., Fu P.-Y., Wang Q.-L., Song J.-S., Chourmousis C. Phytogeography of Northeast Asia // Forest vegetation of Northeast Asia. Dordrecht: Kluwer, 2001. P. 51–91.

Qian H., Song J.-S., Krestov P.V., Guo Q., Wu Z., Shen X., Gao X. Large-scale biogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients // Phytogeog., 2003b. V. 30. P. 129–141.

Ry J.D., Hoang H.D. Dictionary of plant names. Pyongyang: Goahakbaekgosadzon-cho, 1984. (In Korean). 894 p.

- Ricklefs R.E., Latham R.E.* Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs // Amer. Nat. 1992. V. 139. P. 1305–1321.
- Rohde K.* Latitudinal gradients in species diversity and Rapoport's rule revisited: a review of recent work and what can parasites teach us about the causes of the gradients? // Ecography, 1999. V. 22, N 6. P. 593–613.
- Ruggiero A., Lawton J.H.* Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean passerine birds? // Biol. J. Linn. Soc. 1998. N 63(2). P. 283–304.
- Sanders N.J.* Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule // Ecography. 2002. V. 25, N 1. P. 25–32.
- Simpson G.G.* Notes on the measurement of faunal resemblance // Amer. J. Sci. 1960. V. 258-A. P. 300–311.
- Surenson T.* A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Biologiske Skrifter. 1948. Bd 5, N 4. S. 1–34.
- Takhtajan A.L.* Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1997. 460 p.
- Tatewaki M.* Forest Ecology of the islands of the North Pacific Ocean // J. Fac. Agric., Hokkaido Univ. 1958. V. 50. P. 371–486.
- Tiffney B.H.* Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America // J. Arnold Arbor. 1985. V. 66. P. 73–94.
- Ward J.H.* Hierarchical grouping to optimize the objective function // J. Amer. Stat. Association. 1963. V. 58. P. 236–244.
- Wen J.* Evolution of the eastern Asian and eastern North American disjunct distributions in flowering plants // Ann. Review Ecol. Syst. 1999. N 30. P. 421–455.
- Whittaker R.J., Willis K.J., Field R.* Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity // J. Biogeography. 2001. V. 28, N 4. P. 453–470.
- Wielgorskaya T.* Dictionary of generic names of seed plants. New York: Columbia Univ. Press, 1995.
- Wolfe J.A.* Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary // Ann. Missouri Bot. Gard. 1975. V. 62. P. 264–279.
- Wu C.Y. (ed.)* The vegetation of China. Beijing: Science Press, 1980. 1382 p.
- Wu C.Y. (ed.)* Flora of Xizangica. Beijing: Science Press, 1983–1987. V. 1–5.
- Wu C.Y., Ding T.Y.* Seed plants of China. Yunnan. Kunming: Science and Technology Press, 1999. 1130 p.
- Wu C.Y., Raven P.H. (eds.)* Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 1994–2000. V. 4, 15, 16, 17, 18, 24.
- Xiang Q.Y., Soltis D.E.* Dispersal-vicariance analyses of intercontinental disjuncts: historical biogeographical implications for angiosperms in the Northern Hemisphere // Int. J. Plant Sci. 2001. V. 162. P. 26–39.
- Zar J.H.* Biostatistical analysis. 2nd ed. New Jersey: Prentice-Hall, Inc, 1984. 931 p.

РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

С.Д. Шлотгауэр, М.В. Крюкова

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск

Выдающийся отечественный систематик, флорист, ботанико-географ, замечательный знаток растительного мира Дальнего Востока В.Л. Комаров придавал огромное значение выявлению редких таксонов флоры на его территории. В основополагающей работе «Определитель растений Дальневосточного края» мы находим его прогнозы: «Представители семейства Isoëtaceae пока еще не встречены на материке ДВК, хотя нахождение их весьма вероятно..., и желательны, чтобы ботаники при исследованиях обратили внимание на мелководные озера, где возможно их обнаружение» и далее о роде *Kobresia*: «Пока не найдено, ожидается на Дальнем Востоке» (Комаров, Клубукова-Алисова, 1931–1932, с. 111, 273). Со временем оправдались эти и десятки других предсказаний, основанных на глубоком знании экологических особенностей растительного мира региона.

В первом своде редких растений страны, изданном под редакцией академика А.Л. Тахтаджяна (Красная книга..., 1975), для Хабаровского края указывается 35 видов, рекомендуемых к охране. В Красной книге СССР (1978) – 21, во втором, переработанном и дополненном ее издании – 19 видов сосудистых растений. Красная книга РСФСР (1988) включала уже 41 вид, в региональной сводке С.С. Харкевича и Н.Н. Качура (1981) приведено 70 редких объектов растительного мира нашего региона. Следует отметить, что такое мизерное количество видов флоры Хабаровского края, включенных в общесоюзные сводки, является результатом недостаточного знания флоры этого своеобразного дальневосточного района, а также отсутствия четких критериев и прин-