

О. В. Хитун, С. В. Чиненко*,
А. А. Зверев**, Т. М. Королева,
В. В. Петровский***,
И. Н. Поспелов****,
Е. Б. Поспелова*****

Градиенты таксономического разнообразия локальных флор Российской Арктики¹

Широтный тренд уменьшения биоразнообразия от экватора к полюсам хорошо известен. Чаще всего он объясняется уменьшением доступной энергии, что отражается в климатических параметрах, а также уменьшением площади территорий, занимаемых северными биомами [18]. Важен и исторический фактор – геологическая молодость арктических экосистем [9; 16]. При анализе биоразнообразия чаще всего сравнивают богатство довольно крупных территорий – в искусственно размеченной сетке с ячейками заданного размера или основанными на административных границах. В обоих случаях выделы заполняются видами на основе имеющихся региональных флористических сводок и карт ареалов видов [4; 16; 17]. Метод конкретных (локальных) флор [9; 12], широко используемый российскими флористами, дает надежные данные о фактическом присутствии видов в конкретных пунктах и очень удобен для таких исследований [6].

Усилиями сотрудников Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН РАН создана база данных по сети локальных флор (ЛФ), изученных ими в Российской Арктике и Субарктике [13]. В последнее время база пополнена значительным количеством опубликованных списков ЛФ других авторов [3; 5; 7 и др.]. Данные хранятся в интегрированной ботанической информационной системе IBISv.7.2 [1]. В нее включены списки видов и паспорта-характеристики ЛФ [13]. В IBIS были сгенерированы таксономические спектры флор и подготовлены наборы данных для последующей статистической обработки в программе StatsoftStatisticav.8.0 [15]. В настоящий момент в базу включено 319 ЛФ из всех подпровинций (ПП) Российской Арктики и Субарктики. Мы следуем предложенной Юрцевым [19] схеме флористического разграничения Арктики, но добавляем в нее еще одну ПП – Кольскую, включающую северное побережье Кольского п-ова [2; 11]. В сеть и, соответственно, базу данных включены также флоры из прилегающих к Арктике районов лесотундры и северной тайги.

Мы проанализировали распределение флористических показателей в Российской Арктике и статистическую значимость их связи с абиотическими факторами (широтой, долготой, среднегодовой температурой, суммой среднесуточных температур выше 0 °С и 5 °С, средними температурами июля и января) на широтном градиенте от 64 до 82° с.ш. и долготном градиенте от 28° в.д. до 168° з.д. Клима-

* О. В. Хитун, С. В. Чиненко, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

** А. А. Зверев, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск).

*** Т. М. Королева, В. В. Петровский, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

**** И. Н. Поспелов, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Москва).

***** Е. Б. Поспелова, ФГБУ Заповедники Таймыра (Норильск).

E-mail: khitun-olga@yandex.ru

¹ Работа выполнена в рамках плановой темы Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН РАН.

тические показатели взяты по [8], поскольку большинство флор было изучено в 1960–1980-х годах. Проверка выборок таксономических параметров полного набора ЛФ ($n = 319$) и климатических показателей на соответствие нормальному распределению (критерии Колмогорова–Смирнова и Лиллиефорса) позволили использовать для определения силы взаимосвязи линейный корреляционный анализ Пирсона и линейную модель для построения регрессии. Для установления статистической значимости различий между видовым богатством ЛФ в подпровинциях Российской Арктики был использован непараметрический критерий Манна–Уитни, поскольку объемы сравниваемых выборок были много меньше и значительно различались между собой.

Выраженность широтных изменений различна в разных секторах Арктики (табл. 1). На всем массиве изученных ЛФ выявлена достоверная отрицательная корреляция числа видов, родов и семейств с широтным положением флор (коэффициенты $-0,62$, $-0,71$ и $-0,76$ соответственно), что подтверждает наличие выраженного зонального градиента уменьшения богатства к северу на всех таксономических уровнях. По результатам регрессионного анализа в среднем на 1°C к северу богатство локальных флор убывает на $19,6$ видов, $9,1$ родов и $2,9$ семейства.

Положительная корреляция с долготой (т. е. увеличение богатства ЛФ к востоку) статистически значима только по числу видов, причем значение коэффициента существенно ниже, чем для широты ($0,28$). Этот градиент значительно протяженнее, амплитуда изменения богатства менее велика, чем зональная, а значения сильно варьируют в зависимости от разнообразия геологических условий регионов.

Доля видов в 10 и 20 ведущих родах и семействах (от видового богатства ЛФ в целом) выражено увеличивается к северу, четко отражая изменения зонального положения флор. Корреляция с долготой у этих показателей не выявлена. Доля 20 ведущих родов или семейств имеет практически такой же коэффициент корреляции, как доля 10 ведущих, в таблице приведены только последние. Доля видов в 10 ведущих семействах максимальна (94 – 98%) в высокоарктических флорах Земли Франца-Иосифа, севера Новой Земли и островов Северной Земли. В подзонах северных и южных арктических тундр эта доля ниже (77 – 86%), продолжает уменьшаться в гипоарктических (62 – 76%), а в северотаежных флорах она опускается ниже 60% (55 – 59%). Между ПП вариация этого показателя очень мала.

Среднее число родов и видов в семействе не зависит от широтной зональности. Это было отмечено без статистической проверки на примере 3 секторов [14] и подтверждено на материале всей Российской Арктики. Подтверждена связь с долготой. Среднее число видов в роде в чукотских ПП равно $3,6$ – $3,8$, а в европейских ПП (за вычетом Свальбардской, где представлены только высокоарктические флоры) – $2,4$ – $2,9$, число видов в семействе соответственно $11,3$ – $12,8$ против $7,2$ – $10,2$. Увеличение к востоку среднего числа видов в семействе и в роде может быть объяснено тем, что многие характерные для арктических флор роды (*Potentilla*, *Astragalus*, *Oxytropis*, *Artemisia*, *Taraxacum*) имеют центр разнообразия в Берингской Арктике.

Рассмотрение показателей биоразнообразия в разных ПП показывает сходные тенденции по корреляции с широтой, хотя сами коэффициенты различны. Самые высокие коэффициенты – в Канино-Печорской и Урало-Новоземельской ПП, что обусловлено большой амплитудой значений видового богатства на относительно коротком градиенте. В первой – от 450 видов в северотаежных ЛФ до 120 – 140 видов в северо-гипоарктических, а во второй – от 240 – 260 видов в лесотундровых ЛФ до 59 видов в высокоарктической ЛФ. Однако в Хараулахской и Анабаро-Оленекской ПП сопряженность не выявлена, что понятно в первой (компактной и маленькой по площади, с богатством ЛФ от 255 до 347 видов) и неясно во второй

(возможно влияют неравномерность изученности территории и неполнота выявления некоторых флор).

Относительно высокая корреляция по числу видов с долготой отмечена в Ямало-Гыданском секторе, что подтверждают отмечавшиеся нами ранее [10] различия в богатстве ямальских и гыданских флор, проявляющиеся во всех подзонах. Так, богатство ямальских ЛФ в подзоне южных гипоарктических тундр представляют 175–190 видов, а гыданских и тазовских – 185–215; в северных гипоарктических тундрах соответственно 136–160 и 160–180. Еще заметнее отличие в арктических тундрах: 115–130 видов на Ямале против 150–170 на Гыдане.

Анализ абсолютного числа видов почти в каждом из 20 ведущих семейств показал уменьшение с увеличением широты и увеличение в восточном направлении. Но у семейств *Brassicaceae* и *Saxifragaceae* корреляция с широтой не выявлена, что обусловлено большим числом арктических видов в родах *Draba* и *Saxifraga*, которые в некоторых секторах появляются во флоре лишь в арктических тундрах. Например, на Ямале и Гыдане препятствием для их произрастания южнее является широкое распространение кислых торфянистых почв, а эти виды предпочитают минеральный субстрат. Вероятно, та же причина и у семейства *Papaveraceae*, где отмечена даже слабая положительная корреляция, т. е. богатство маков увеличивается к северу.

Таблица

**Коэффициенты корреляции с широтой и долготой
некоторых количественных показателей локальных флор
в целом по Российской Арктике и по отдельным секторам**

	Подпровинции (ПП) или их объединения								
	Все ПП	КК+К П+СФ	КП	УЗ	ЯГ	Т	АО+Х	ЯК	ЧК+ЧВ+ ЧЮ+ЧБ
Число ЛФ	319	63	47	14	27	59	38	20	98
	Коэффициенты корреляции с широтой								
Число видов	-0,62	-0,76	-0,90	-0,89	-0,66	-0,79	-0,05	-0,47	-0,45
Число родов	-0,71	-0,82	-0,91	-0,92	-0,84	-0,86	-0,35	-0,63	-0,68
Число семейств	-0,76	-0,92	-0,88	-0,94	-0,93	-0,87	-0,42	-0,70	-0,70
Доля 10 ведущих родов	0,78	0,98	0,80	0,98	0,76	0,80	0,40	0,67	0,67
Доля 10 ведущих семейств	0,80	0,98	0,80	0,99	0,91	0,89	0,64	0,71	0,72
	Коэффициенты корреляции с долготой								
Число видов	0,28	-0,37	-0,36	0,23	0,49	0,21	0,25	-0,54	0,23
Число родов	0,03	-0,35	-0,41	0,42	0,25	0,12	0,31	-0,61	0,01
Число семейств	-0,01	-0,29	-0,49	0,34	0,08	0,11	0,20	-0,47	-0,12
Доля 10 ведущих родов	-0,02	0,14	0,40	-0,30	0,10	-0,03	-0,18	0,46	0,13
Доля 10 ведущих семейств	-0,01	0,18	0,52	-0,39	-0,03	-0,05	-0,17	0,18	0,09
Число видов в семействе:	Коэффициенты корреляции с широтой								
<i>Poaceae</i>	-0,41	-0,70	-0,59	-0,26	-0,32	-0,61	0,26	-0,42	0,05
<i>Cyperaceae</i>	-0,62	-0,74	-0,85	-0,88	-0,52	-0,78	-0,49	-0,37	-0,56
<i>Asteraceae</i>	-0,65	-0,78	-0,86	-0,94	-0,65	-0,80	-0,01	-0,39	-0,16
<i>Caryophyllaceae</i>	-0,41	-0,64	-0,70	-0,75	0,11	-0,73	0,29	-0,22	-0,28
<i>Brassicaceae</i>	0,05	-0,21	-0,63	0,09	0,66	-0,26	0,49	-0,14	-0,22
<i>Ranunculaceae</i>	-0,48	-0,82	-0,78	-0,65	-0,14	-0,74	0,07	0,0	-0,29
<i>Rosaceae</i>	-0,64	-0,69	-0,87	-0,77	-0,60	-0,73	-0,25	-0,54	-0,40
<i>Salicaceae</i>	-0,67	-0,84	-0,51	-0,88	-0,84	-0,81	-0,13	-0,56	-0,48
<i>Saxifragaceae</i>	0,06	0,60	0,49	-0,51	0,71	-0,05	0,75	0,35	-0,11
<i>Scrophulariaceae</i>	-0,49	-0,78	-0,81	-0,83	-0,73	-0,71	-0,05	-0,29	-0,23

<i>Juncaceae</i>	-0,63	-0,62	-0,10	-0,62	-0,75	-0,73	0,06	-0,07	-0,67
<i>Fabaceae</i>	-0,40	-0,64	-0,87	-0,83	-0,27	-0,62	0,05	-0,54	-0,11
<i>Ericaceae</i>	-0,76	-0,87	-0,68	-0,89	-0,93	-0,83	-0,29	-0,39	-0,81

Примечание: названия подпровинций: КК – Кольская, СФ – Свальбард и Земля Франца Иосифа, КП – Канино-Печорская, УЗ – Урало-Новоземельская, ЯГ – Ямало-Гыданская, Т – Таймырская, АО – Анабаро-Оленекская, Х – Хараулахская, ИК – Яно-Колымская, ЧК – Континентальная Чукотка, ЧВ – остров Врангеля, ЮЧ – Южная Чукотка, ЧБ – Берингийская Чукотка. Жирным шрифтом выделены статистически значимые ($p < 0,05$) коэффициенты корреляции.

Анализ изменения доли каждого из 20 ведущих семейств показал наличие достоверной связи с широтой во всех случаях, но с разным знаком. Так, в отличие от остальных, доля видов в семействах *Poaceae*, *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Papaveraceae* и *Ranunculaceae* к северу увеличивается. В этих семействах наряду с тенденцией выпадения видов и родов к северу, есть противоположная – появления новых видов в родах *Cerastium*, *Minuartia*, *Ranunculus*, *Puccinellia*, *Draba*, *Saxifraga* и даже появления новых родов (*Pleuropogon*, *Phippsia*). Любопытно, что доля этих же семейств практически не меняется с долготой. У других семейств долготные зависимости слабые или отсутствуют, самая сильная положительная корреляция с долготой – у доли *Salicaceae*, что объясняется увеличением количества горных видов и в Азии, особенно на Чукотке.

Анализ изменения числа видов в каждом из 20 ведущих родов в большинстве случаев также показал отрицательную связь с широтой и положительную с долготой. У четырех родов (*Saxifraga*, *Ranunculus*, *Poa*, *Oxytropis*) нет значимой сопряженности с широтой. Как уже упоминалось, в некоторых ПП число их представителей увеличивается в арктических тундрах. Неудивительно и наличие позитивной связи с долготой в роде *Oxytropis*, учитывая, что Берингия – один из центров разнообразия остролодочников.

Корреляции с широтой в общем отражают теплообеспеченность, поэтому неудивительно, что связь богатства ЛФ с климатическими показателями выявила такие же тенденции. Немного более высокие значения коэффициентов корреляции у всех рассмотренных показателей с суммой температур выше 0 °С и 5 °С и среднемесячными температурами июля и августа, а корреляция со среднегодовой температурой значительно ниже. Последняя дает хорошую связь при анализе изменений в масштабе материков [6], но в условиях короткого вегетационного периода Арктики именно летние температуры имеют решающее значение.

Хотя единого тренда изменения богатства ЛФ с долготой нет, этот показатель сильно варьирует между ПП, причем различия во многих случаях статистически значимы (непараметрический тест Манна–Уитни). Это согласуется с ранее установленным [14] ступенчатым характером долготных градиентов таксономических параметров. Отчасти различия объясняются разным набором тундровых подзон в разных ПП: территории 3 ПП лежат в пределах 1–2 подзон, и лишь в Таймырской представлены все 5. Но необходимо учитывать и разнообразие рельефа, и роль исторического фактора. Сравнения в пределах отдельных подзон более корректны и также выявили различия между многими ПП. В подзоне южных арктических тундр ЛФ о. Врангеля существенно богаче прочих. В северных гипоарктических тундрах наблюдается общий тренд увеличения богатства с запада на восток, нарушенный уменьшением в Яно-Колымской ПП, а в южных гипоарктических тундрах величины богатства ЛФ Кольского п-ова, Таймыра и материковой Чукотки довольно близки, и они заметно выше богатства ЛФ в других ПП.

Таким образом, при наличии явно выраженного широтного тренда уменьшения богатства на всех таксономических уровнях, выраженность его различна в

разных секторах Арктики, разные показатели проявляют противоположные тенденции (например, число семейств и доля видов в 10 ведущих семействах), разные семейства и роды ведут себя по-разному как на широтном градиенте в целом, так и в разных секторах. Локальные условия (наличие гор, выходы коренных пород или присутствие мощного торфяного горизонта) и история региона существенно влияют на изменение таксономического разнообразия.

Литература

1. Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. – Томск : ТМЛ-пресс, 2007. – 304 с.
2. Королева Н. Е. Зональная тундра на Кольском полуострове – реальность или ошибка? // Вестник МГТУ. – 2006. – Т. 9, № 5. – С. 747–756.
3. Лавриненко О. В., Петровский В. В., Лавриненко И. А. Локальные флоры островов и юго-восточного побережья Баренцева моря // Бот. журн. – 2016. – Т. 101, № 10. – С. 1144–1160.
4. Малышев Л. И. Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор / отв. ред. Б. А. Юрцев. – СПб. : Наука, 1994. – С. 34–87.
5. Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Сосудистые растения // Растения и грибы полярных пустынь северного полушария / отв. ред. Н. В. Матвеева. – СПб. : Марафон, 2015. – С. 35–74.
6. Морозова О. В. Таксономическое богатство Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. – М. : Наука, 2008. – 328 с.
7. Сергиенко В. Г. Конкретные флоры Канино-Мезенского региона. – СПб. ; М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 180 с.
8. Справочник по климату СССР. – Л. : Гидрометеорологическое изд-во, 1968–1969. – Вып. 1–4, 17, 21, 24, 33. – Ч. 2, 4.
9. Толмачев А. И. Введение в географию растений. – Л. : Наук., 1974. – 244 с.
10. Хитун О. В. Сравнительный анализ локальных и парциальных флор в двух подзонах Западносибирской Арктики (п-ова Гыданский и Тазовский) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики / отв. ред. Б. А. Юрцев. – СПб., 1998. – С. 173–201.
11. Чиненко С. В. Локальные флоры восточной части северного побережья Кольского полуострова в сравнении с локальными флорами прилегающих регионов // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93, № 1. – С. 60–81.
12. Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. – Л. : Наука, 1987. – С. 47–66.
13. Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М., Кучеров И. Б., Петровский В. В., Ребристая О. В., Секретарева Н. А., Хитун О. В., Ходачек Е. А. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. – 2001. – Т. 86, № 9. – С. 1–27.
14. Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е., Королева Т. М., Кучеров И. Б., Петровский В. В., Ребристая О. В., Секретарева Н. А., Хитун О. В., Ходачек Е. А. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. – 2002. – Т. 87, № 6. – С. 1–28.
15. Electronic Statistics Textbook [Электронный ресурс]. – Tulsa : StatSoft Inc., 2013. – URL: <http://www.statsoft.com/textbook/> (дата обращения: 21.09.2017).
16. Grytnes J. A., Birks H. J., Peglar S. M. Plant species richness in Fennoscandia: evaluating the relative importance of climate and history // Nordic Journal of Botany. – 1999. – V. 19, № 4. – P. 489–503.
17. Qian H. Spatial pattern of vascular plant diversity in North America North of Mexico and its floristic relationship to Eurasia // Annals of Botany. – 1999. – Vol. 83, № 3. – P. 271–283.
18. Rozenzweig M. L. Species diversity in space and time. – Cambridge: Cambridge University Press, 1995. – 436 p.

19. Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. of Veg. Sci. – 1994. – Vol. 5, № 6. – P. 765–776.

O. Khitun, S. Chinenko,

Komarov Botanical Institute RAS (St.-Petersburg)

A. Zverev,

Tomsk State University (Tomsk)

T. Koroleva, V. Petrovsky,

Komarov Botanical Institute RAS (St.-Petersburg)

I. Pospelov,

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution (Moscow)

E. Pospelova,

Taimyrsky Nature State Reserve (Norilsk)

GRADIENTS IN TAXONOMIC DIVERSITY OF LOCAL FLORAS IN RUSSIAN ARCTIC

Latitudinal and longitudinal changes in taxonomical parameters and their correlation with climate characteristics were analyzed at 319 local floras in Russian Arctic and Subarctic. Species, genera and families numbers decrease to the north can be described as linear regression. The proportion of the leading genera and families increase to the north, that is stronger expressed in the northernmost subzones. Mean number of species in a family and in a genus slightly increases eastwards. Proportions of different leading families exhibit various latitudinal trends. There is no common longitudinal trend of taxonomical richness, but species numbers often differ significantly between various subprovinces on the whole and within certain subzones.