

На правах рукописи



КАЛЮЖНЫЙ Сергей Сергеевич

**ФЛОРА ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫХ РАСТЕНИЙ
БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ: ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ, СОСТАВ,
СТРУКТУРА, ПРИРОДНО-ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ**

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Молодежный 2020

Работа выполнена в Институте управления природными ресурсами при федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования “Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского” и на базе ботанического сада биолого-почвенного факультета федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования “Иркутский государственный университет”

Научный руководитель:

Виньковская Оксана Петровна

кандидат биологических наук,

доцент Института управления природными ресурсами при федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования “Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского”

Официальные оппоненты:

Абрамова Лариса Михайловна

доктор биологических наук,

профессор, главный научный сотрудник лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений “Южно-Уральский ботанический сад-институт” обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного научного учреждения “Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук”

Шереметова Светлана Анатольевна

доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории Гербарий отдела “Кузбасский ботанический сад” Федерального государственного бюджетного научного учреждения “Федеральный исследовательский центр угля и углехимии Сибирского отделения Российской академии наук”

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки “Ботанический сад-институт” Дальневосточного отделения Российской академии наук

Защита состоится _____ 2020 г. в __ часов __ мин. на заседании диссертационного совета Д 002.028.01 при федеральном государственном бюджетном учреждении науки “Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук” (ГБС РАН) по адресу: 127276, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4, конференц-зал. Факс: 8-499-977-91-72.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБС РАН и на сайте www.new.gbsad.ru

Автореферат разослан _____ 2020 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета
кандидат биологических наук



А.С. Рябченко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Специальных исследований флоры папоротникообразных растений (птеридофлоры) Байкальской Сибири (БС) до настоящего времени не проводилось. Собранный материал и сведения по распространению видов определили необходимость систематизации данных. Мониторинг параметров птеридофлоры и ее компонентов имеет ценность в решении природоохранных задач. Чувствительность птеридофитов к антропогенным воздействиям определяет их как ценные объекты экологического мониторинга. БС для *Woodsia acuminata*, *W. asplenoides*, *W. heterophylla* и др. являются locus classicus, что важно в деле сохранения биоразнообразия. Хронология этапов выявления птеридофлоры, перечень ее коллекторов и гербарных материалов являются частью историографии БС.

Цель – выявить состав, структуру, основные тенденции развития и условия формирования птеридофлоры БС. Были поставлены **задачи**: 1. отразить историю изучения птеридофитов; 2. описать физико-географические условия формирования птеридофлоры; 3. провести инвентаризацию птеридофлоры, составить аннотированный конспект видов; 4. выявить специфику таксономической структуры птеридофлоры БС и сопредельных регионов; 5. выполнить комплексный анализ и отразить биоморфологические, экоморфологические, ботанико-географические показатели птеридофлоры; 6. определить редкие и подлежащие охране виды, уточнить их распространение в пределах БС; 7. проанализировать природно-территориальные особенности птеридофлоры.

Научная новизна работы. Составлен конспект птеридофитов, в который вошли 55 видов, в т.ч. новые для флоры России и БС (*Asplenium nesii* Christ, *Aleuritopteris shensiensis* Ching). Критически пересмотрена систематическая принадлежность образцов из сибирских гербарных коллекций. Впервые выявлена мера сходства семейственных и родовых спектров БС и сопредельных регионов: юг Красноярского края (КК), Алтайская горная страна (Ал), Амурская область (АО), Внешняя Монголия (Мн). Сформулированы общие тенденции формирования птеридофлор и особенности их систематических структур. Впервые изучены природно-территориальные особенности птеридофлоры БС. Определены регионы с максимальным и минимальным разнообразием, а также уникальные по набору видов.

Практическая значимость. Полученные данные использованы при составлении очерков региональных Красных книг Иркутской области и Республики Бурятия. Результаты работы уточняют биоразнообразие БС и будут применены при составлении флористических сводок и определителей, для курсов ботаники и систематики растений в рамках регионального компонента учебных планов. Сведения по истории исследования птеридофлоры дополняют материалы по краеведению и историографии. Разработаны критерии, которые определяют высокую уязвимость папоротников в условиях БС. Для включения в Красные книги федерального и регионального уровней предложено 12 видов.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Своеобразие бореального характера птеридофлоры БС проявляется в хронологических аспектах. Для территории Предбайкалья и Байкальской рифтовой зоны характерно повышенное разнообразие птеридофитов по сравнению с Забай-

кальем. Географическим рубежом между ними является граница, совпадающая с восточными пределами Байкальской рифтовой зоны.

2. Таксономическая специфика птеридофлоры выражена в семействах *Woodsiaceae* и *Aspleniaceae*. Представленность родов *Woodsia* и *Asplenium* демонстрирует автохтонные тенденции флорогенеза БС и сильное влияние флор горных систем Внутренней Азии. БС является частью азиатского центра видообразования рода *Woodsia*.

3. Флорогенетическая специфика формирования птеридофлоры БС определена действием двух потоков видов из Китая.

Апробация материалов исследования. Материалы работы были представлены на “VIII молодежной конференции ботаников” (г. Санкт-Петербург, 2004); научно-практической конференции “Флора, растительность, растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных территорий” (г. Чита, 2005); III международной научной конференции “Проблемы изучения растительного покрова Сибири” (г. Томск, 2005); XLIII международной научной студенческой конференции “Студент и научно-технический прогресс” (г. Новосибирск, 2005); I (IX) международной конференции молодых ботаников (г. Санкт-Петербург, 2006); Первой российской птеридологической конференции и школе-семинаре по птеридологии (г. Томск-Барнаул, 2007); научно-практической конференции “Актуальные вопросы развития регионального АПК” (г. Иркутск, 2007); межрегиональной конференции “Актуальные вопросы биологии в Байкальском регионе” (г. Иркутск, 2008); IV всероссийской научно-практической конференции “Проблемы экологии Южного Урала” (г. Оренбург, 2009); Всероссийской научно-практической конференции с международным участием “Проблемы озеленения городов Сибири и сопредельных территорий” (г. Иркутск, 2011); региональной научно-практической конференции аспирантов и молодых ученых, посвященной Дню российской науки, Дню аспиранта и 100-летию со дня рождения А.А. Ежевского (г. Иркутск, 2015); заседании секции “Интродукция” РБО 18 октября (г. Санкт-Петербург, 2017).

Публикации результатов исследований. По теме диссертации опубликовано 28 работ, из них 10 включены в РИНЦ, в том числе 6 из перечня ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 247 страницах, включает введение, 6 глав, заключение, список литературы (387 источников, в т. ч. 50 на иностранных языках). Работа содержит 14 таблиц и 14 рисунков.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы

Исследования проводились в 2002–2017 гг. Обследовано 90 пунктов, протяженность маршрутов составила свыше 2500 км. Собрано 1235 листов гербария. Обработаны коллекции лаборатории лесного дела ИрГАУ и ведущих гербарных фондов (LE, UUN, IRK, UUDE, NSK, IRKU), в т.ч. Цифрового гербария МГУ (MW). Проработаны синоптические ключи флористических сводок России (Флора СССР, 1934; Флора Забайкалья, 1966; Флора Центральной Сибири, 1979; Флора Сибири, 1988 и др.), Европы (*Flora Europaea*, 1993), Монголии (Грубов, 1963), Японии (Ohwi, 1965) и Китая (Wu, Raven, 1988-2013). Использована классификация PPG I (2016). Учтены данные Флоры Алтая (2005), Определителя растений юга

Красноярского края (1979), работы И.А. Крещенок (2007, 2011), И.А. Губанова (1996), А.И. Шмакова (2009, 2011). Флористическое районирование территории БС принято по В. В. Чепиноге (2009), как и условные обозначения выделов.

Проанализированы семейственные и родовые спектры БС и сопредельных регионов. В качестве показателя систематического сходства использован коэффициент ρ_s Спирмена (Шмидт, 1980, 1984). Дендриты построены по методу П.В. Терентьева (1960) и алгоритму Л.К. Выханду (1964). Используются жизненные формы, которые удобно интегрировать во флористические обработки. Применена система Ch. Raunkiaer (1934). Экоморфы по отношению к влагообеспеченности среды обитания выделены в их классическом понимании. Распространение видов учтено при обработке гербарного материала, литературных источников и опубликованных карт ареалов. Анализ географической структуры проведен в традициях сибирской школы флористики (Малышев, Пешкова, 1984). Охраняемые виды растений установлены по Красным книгам РФ (2008), Иркутской области (2010), Бурятии (2013) и Забайкальского края (2017). Кластерный анализ выполнен с использованием программы PAST version 2.17c по Ward's method.

Глава 2. История исследований птеридофлоры Байкальской Сибири

История исследования птеридофлоры БС ведет свое летоисчисление с первой половины XVIII в., т.е. с начала работы экспедиции под руководством D.G. Messerschmidt'a. В просмотренных нами гербарных коллекциях сохранилось 5851 гербарных листов, датированных периодом 1739–2017 гг. Самые ранние образцы папоротникообразных растений с территории БС обнаружены нами по сборам G.W. Steller'a (1739 г., LE). Большие коллекции собраны следующими исследователями: М.М. Иванова – 479 листов (1950–1998 гг., LE, NSK, IRK, IRKU), Л.И. Малышев – 390 (1953–2002 гг., NSK, IRK, IRKU), А.А. Киселева – 228 (1973–2007 гг., NSK, IRK, IRKU), М.Г. Попов – 170 (1951–1955 гг., NSK, IRK, IRKU), Г.А. Пешкова – 163 (1953–1966 гг., NSK, IRK, IRKU), Т.Д. Пыхалова – 138 (1983–2009 гг., UUN), В.И. Смирнов – 123 (1911–1937 гг., LE, IRKU) и др. Наиболее результативны были экспедиции Академии наук Российской Империи с момента ее создания в 1724 г. и по 1917 г, Русского (Императорского) Географического общества и его отделений (с 1845 г.), Переселенческого управления при Министерстве внутренних дел России (1896–1917 гг.), Академии наук СССР и РФ (с 1925 г.), Восточно-Сибирского (Иркутского) университета (с 1919 г.) и особо охраняемых природных территорий (Баргузинского заповедника с 1917 г., Байкальского заповедника с 1969 г. и др.). Библиография по истории исследования птеридофлоры БС насчитывает 156 литературных источников.

Глава 3. Физико-географические условия территории исследования

БС включает Иркутскую область, Республику Бурятию и Забайкальский край (Предбайкалье и Забайкалье). Площадь 1550700 км². Территория лежит в умеренном поясе (48–64° с.ш.), в глубине материка (95–122° в.д.), на юге Сибири. Фактором формирования рельефа явились неотектонические движения. Преобладает среднегорный рельеф, равнины выражены слабо, а низменности имеют еще меньшее распространение. По БС проходит граница бассейнов Северного Ледовитого и Тихого океанов. Климат от умеренно континентального до резко конти-

нентального и ультра континентального. Среднегодовое количество осадков от 160 до 360 мм, для отдельных территорий 900 мм. На территории расположены 4 физико-географические области: Среднесибирская таежно-плоскогорная, Южно-Сибирская горная и Байкало-Джугджурская горно-таежная области Северной Азии; Северо-Монгольская полупустынно-степная область Центральной Азии.

Глава 4. Конспект птеридофлоры Байкальской Сибири

Птеридофлора БС насчитывает 55 видов из 20 родов, 12 семейств, 2 подклассов. Не включены *Gymnocarpium tenuipes* Pojark. ex Schmakov, *Polypodium vianei* Schmakov, *Woodsia pinnatifida* (Fomin) Schmakov, *Athyrium sinense* Rupr., *A. monomachii* (Kom.) Kom., на основании отсутствия гербарных материалов или их переопределения. Сделан вывод, что *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray встречается только в европейской части России, а в азиатской части распространен исключительно *D. assimilis* S. Walker, это географические викарианты. Аналогичная картина распространения отмечена для видов рода *Polypodium*: характерный в Европе *P. vulgare* L. замещается в азиатской части России на викарирующий *P. sibiricum* Sipl. Считаем необходимым оставить в составе исследованной флоры с последующим уточнением распространения *Dryopteris cristata* (L.) A. Grey, *Asplenium trichomanes* L., *Woodsia subcordata* Turcz., *W. pseudopolystichoides* (Fomin) Kiselev et Schmakov. Составленный конспект птеридофитов БС аннотирован информацией, использованной для анализа флоры.

Глава 5. Анализ птеридофлоры Байкальской Сибири

5.1. Систематический анализ птеридофлоры БС в сравнении с птеридофлорами сопредельных регионов

Высшие таксоны представлены 2 подклассами, из которых Ophioglossidae состоит из 1 порядка Ophioglossales, и Polypodiidae – из 2 порядков (Salviniales, Polypodiales). Похожую систематическую структуру имеют птеридофлоры смежных регионов (табл. 1–2).

Таблица 1. Участие высших таксонов в сложении птеридофлоры БС

таксоны	семейства		роды		виды		пропорции флоры		
	число	доля, %	число	доля, %	число	доля, %	видов/семейств	родов/семейств	видов/родов
I. Subclass Ophioglossidae:	1	8.3	2	10.0	6	10.9	6.0	2.0	3.0
1. Order Ophioglossales	1	8.3	2	10.0	6	10.9	6.0	2.0	3.0
II. Subclass Polypodiidae:	11	91.7	18	90.0	49	89.1	4.4	1.5	2.8
2. Order Salviniales	1	8.3	1	5.0	1	1.8	1.0	1.0	1.0
3. Order Polypodiales	10	83.4	17	85.0	48	87.3	4.8	1.7	2.8
Всего	12	100	20	100	55	100	4.6	1.7	2.7

Таблица 2. Доли высших таксонов и пропорции региональных птеридофлор

таксоны регионы	семейства, %				роды, %				виды, %				пропорции высших таксонов															
													видов/семейств				родов/семейств				видов/родов							
	Ал	КК	Мн	АО	Ал	КК	Мн	АО	Ал	КК	Мн	АО	Ал	КК	Мн	АО	Ал	КК	Мн	АО	Ал	КК	Мн	АО	Ал	КК	Мн	АО
I. Subclass Ophioglossi- dae:	7.7	9.1	10.0	7.7	10.0	11.8	7.1	8.3	10.5	12.2	6.4	9.8	6.0	6.0	2.0	5.0	2.0	2.0	1.0	2.0	3.0	3.0	2.0	2.5				
1. Order Ophioglossales	7.7	9.1	10.0	7.7	10.0	11.8	7.1	8.3	10.5	12.2	6.4	9.8	6.0	6.0	2.0	5.0	2.0	2.0	1.0	2.0	3.0	3.0	2.0	2.5				
II. Subclass Polypodiidae:	92.3	90.9	90.0	92.3	90.0	88.2	92.9	91.7	89.5	87.8	93.6	90.2	4.3	4.3	3.3	3.8	1.5	1.5	1.5	1.8	2.8	2.9	2.4	2.1				
2. Order Salviniiales	15.3	—	—	7.7	10.0	—	—	4.2	5.3	—	—	2.0	1.5	—	—	1.0	1.0	—	—	1.0	1.5	—	—	1.0				
3. Order Osmundales	—	—	—	7.7	—	—	—	4.2	—	—	—	2.0	—	—	—	1.0	—	—	—	1.0	—	—	—	1.0				
4. Order Polypodiales	77.0	90.9	90.0	77.0	80.0	88.2	92.9	83.3	84.2	87.8	93.4	86.2	4.8	4.3	3.3	4.4	1.6	1.5	1.5	2.0	3.0	2.9	2.4	2.2				
пропорции полных птеридофлор												4.4	4.5	3.2	3.9	1.5	1.5	1.4	1.8	2.9	2.9	2.1	2.0					

Условные обозначения: Ал – Алтайская горная страна, КК – юг Красноярского края, Мн – Внешняя Монголия, АО – Амурская область

На подкласс Ophioglossidae приходится 6 видов (10.9 % от общего состава птеридофлоры БС) и 5–6 видов (9.8–12.2 %) для других регионов, за исключением Мн (2 вида, 6.4 %). Насыщенность семейств видами (6.0), родами (2.0), родов видами (3.0) подкласса Ophioglossidae, порядка Ophioglossales – максимальная, что позволяет сделать вывод о слабых автохтонных тенденциях формирования птеридофлоры. Подкласс Polypodiidae имеет преимущественное положение и включает 48 видов (89.1 % от общего числа видов БС), от 43 видов (87.8 %) для КК и до 30 видов (93.6 %) для Мн. Соотношение 2 подклассов примерно 1:9 как для БС, так и сопредельных территорий. Структура внутри подклассов сходная. Порядок Polypodiales характерен для всех птеридофлор и включает 47 видов (87.3 % от общего числа видов БС), и 30–48 видов (84.2–93.4 %) для сопредельных регионов. На порядок приходится самая значительная доля родов и семейств, насыщенность которых видами ниже, чем Ophioglossales.

Участие семейств имеет в целом схожее соотношение видов в сложении птеридофлор БС и регионов (рис. 1). Из 14 семейств, слагающих птеридофлору, наибольшие значения получили Woodsiaceae (5–11 видов), Cystopteridaceae (4–10 видов), Dryopteridaceae (2–9 видов), Aspleniaceae (4–9 видов) и Ophioglossaceae (2–6 видов). На их долю приходится свыше 70 % от общего числа видов. Семейства Woodsiaceae и Aspleniaceae, которые имеют ранги I-II, содержат виды преимущественно с азиатским распространением. В Ал и КК на первое место выходит Cystopteridaceae, которое в исследуемой флоре имеет ранг II-III и сложено бореальными видами. Из 5 ведущих семейств наибольшая насыщенность родов видами (9.0) для БС выявлена только для двух – Woodsiaceae и Aspleniaceae. Наличие видов семейства Woodsiaceae сближает птеридофлору БС с АО, а Aspleniaceae – с Ал и КК.

Построенный дендрит (рис. 2) отражает степень близости сравниваемых птеридофлор. При повышении уровня связи в дендрите $\rho_s > 55$ вычленяется плеяда, состоящая из четырех птеридофлор (БС, Ал, КК, АО). При повышении уровня корреляционных связей $\rho_s > 58$ вычленяется плеяда – Ал, БС, АО. Наибольшее систематическое сходство птеридофлоры БС обнаруживает с Ал (69 %) и АО (62 %). Наименьшее сходство птеридофлора имеет с Мн (55 %). Флоры Ал и АО близки между собой лишь на 28 %, из чего нами сделан вывод, что птеридофлора БС формируется под действием двух потоков, обходящих засушливые и холодные районы Мн: 1) собственно восточного, по которому двигаются виды из Китая через АО; 2) условно западного потока видов, распространяющихся из Китая в БС через Ал.

Распределение видов по родовым спектрам сравниваемых птеридофлор имеют более сложную картину, чем в семейственных, поскольку они демонстрирует провинциальные черты флоры на более поздних этапах флорогенеза (Малышев, 1976). В целом, родовые спектры выявляют систематическое сходство.

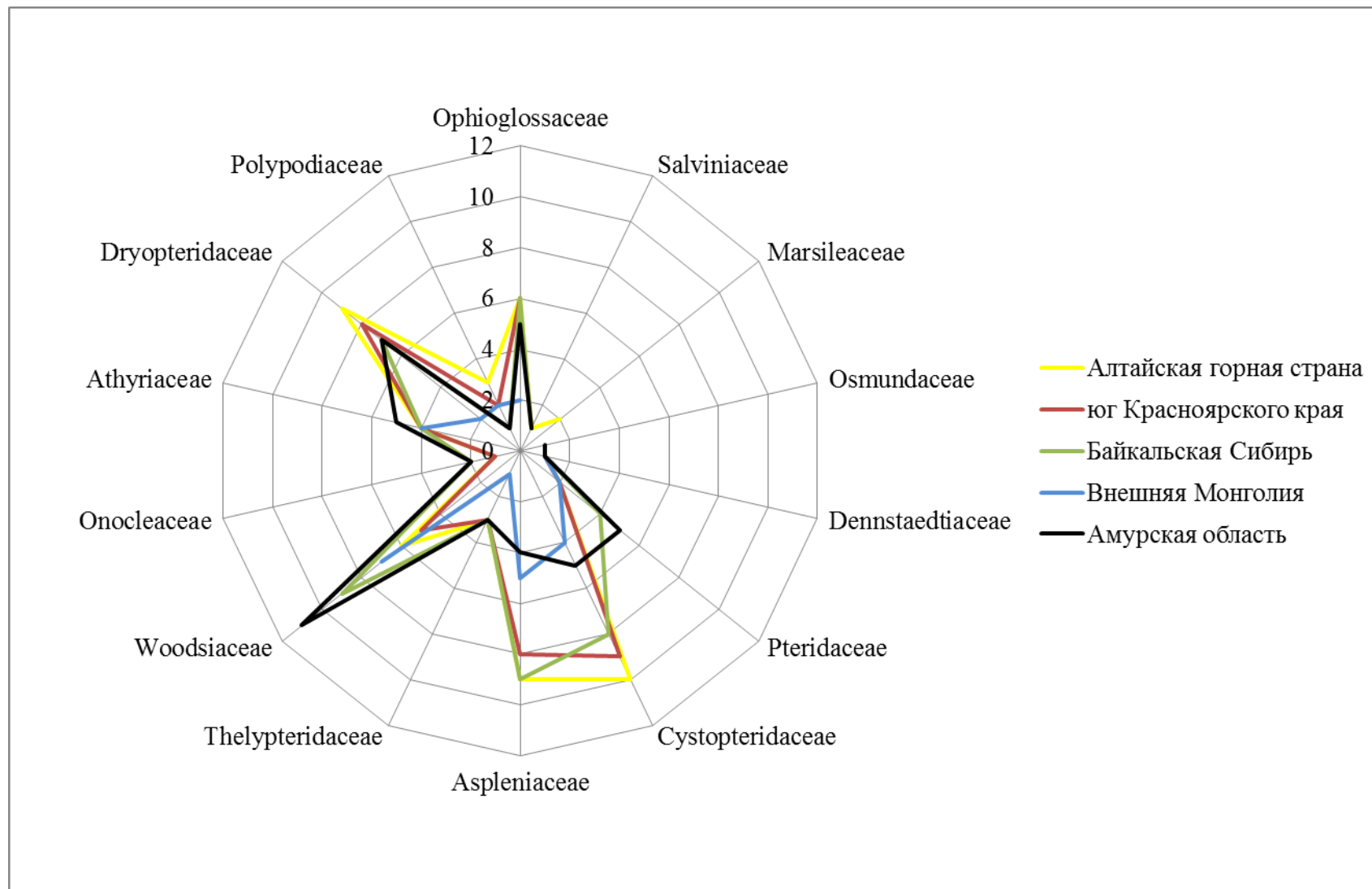


Рис. 1. Диаграмма сходства спектров семейств птеридофлор БС и сопредельных регионов

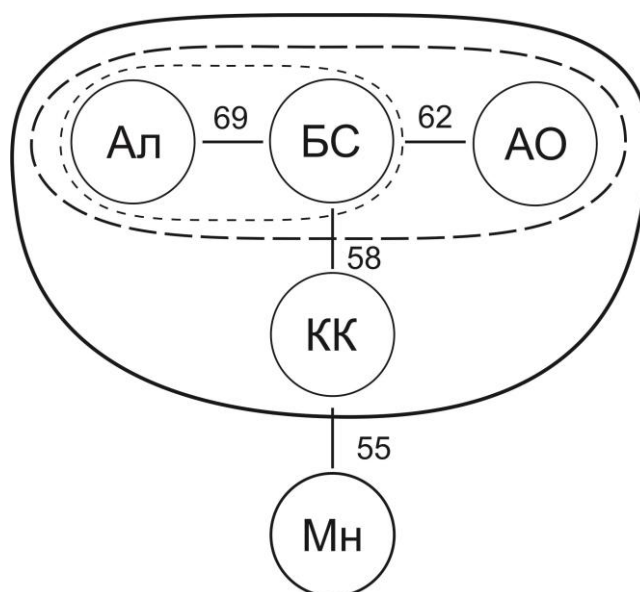


Рис. 2. Дендрит и корреляционные плеяды, отражающие степень сходства семейственных спектров сравниваемых птеридофлор (БС – Байкальская Сибирь, Ал – Алтайская горная страна, КК – юг Красноярского края, Мн – Внешняя Монголия, АО – Амурская область)

Наибольшим богатством видов отличаются 6 родов (*Woodsia*, *Asplenium*, *Dryopteris*, *Botrychium*, *Cystopteris*, *Gymnocarpium*), на которые приходится 67.4 % от общего числа видов БС и от 63.3 % Ал до 68.9 % Мн для других сопредельных регионов, за исключением АО (56.3 %) (рис. 3). Род *Woodsia* насчитывает 9 видов (16.4 %) в родовом спектре БС, также имеет значительное число для других сравниваемых флор, особенно для АО (11 видов, 21.5 %) и Мн (7 видов, 28.0%). Род *Asplenium*, включающий также 9 видов (16.4 %), также важен для сложения птеридофлор сопредельных территорий, особенно для Ал и КК (9 видов, 15.9 % и 8 видов, 16.3 %). Распространение этих видов подтверждает флорогенетическую тенденцию движения видов по условно западному потоку (из Китая через Ал в БС). Маловидовых родов, включающих 1-3 вида, насчитывается 14 в БС (15 в Ал, 12 на КК и в Мн, 21 в АО). В дендритах родовых спектров при повышении уровня связи $\rho_s > 38$ обособливается плеяда из четырех птеридофлор (БС, Ал, КК, Мн) (рис. 4).

При повышении уровня корреляционных связей $\rho_s > 68$ выделяется плеяда Ал-БС-КК. Родовой спектр БС наиболее близок с таковым Ал (78 %), наименее – АО. Коэффициент сходства родовых спектров Ал и КК высок (73 %). Понижение корреляционных связей птеридофлоры БС и АО, и повышение с Ал в родовых спектрах, по сравнению с семейственными, говорит об ослаблении условно восточного потока на последних этапах флорогенеза и усилении в настоящее время условно западного. Эти изменения связаны с переходным периодом голоцена 5.5–7.5 тыс. лет назад.

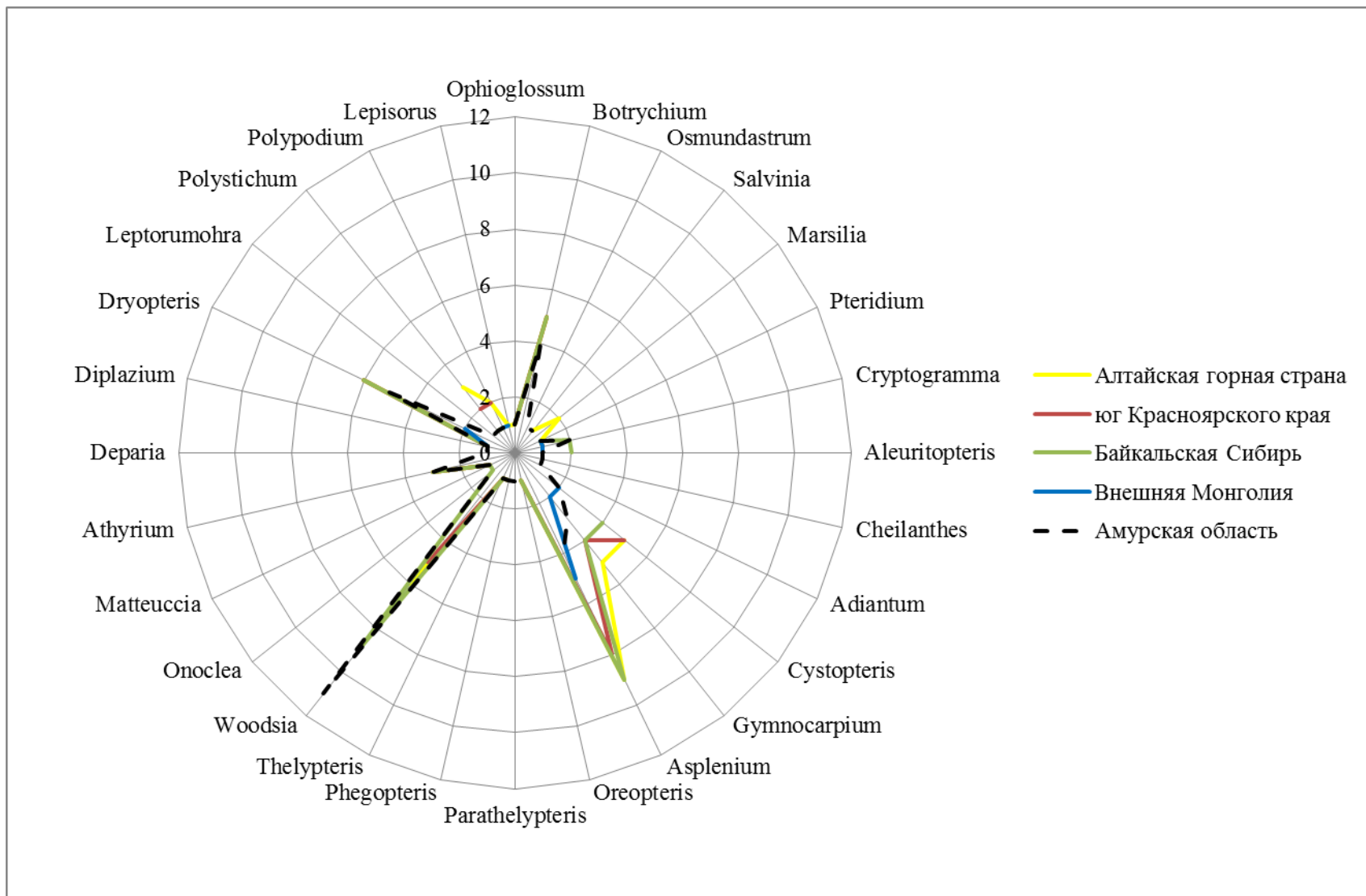


Рис. 3. Диаграмма сходства спектров родов птеридофлор БС и сопредельных регионов

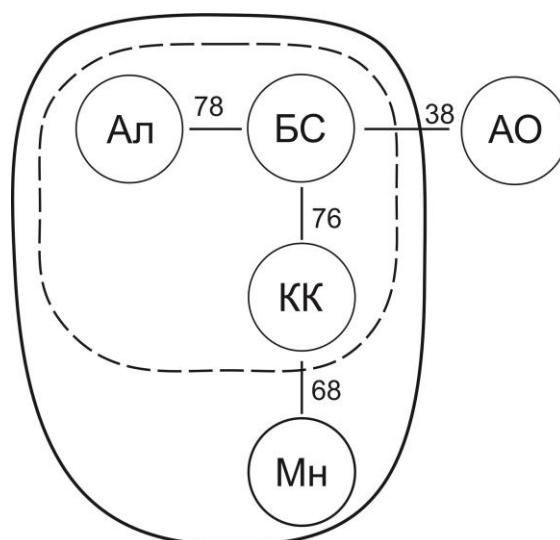


Рис. 4. Дендрит и корреляционные плеяды, отражающие степень сходства родовых спектров сравниваемых птеридофлор (БС – Байкальская Сибирь, Ал – Алтайская горная страна, МК – юг Красноярского края, Мн – Внешняя Монголия, АО – Амурская область)

5.2. Биоморфологический анализ

Анализ биоморф выявил следующее соотношение: хамефиты – 18.2 % от состава флоры, гемикриптофиты – 47.3 % и криптофиты – 34.5 % (табл. 3). Из криптофитов лидируют геофиты (17 видов, 30.9 %), которые отражают сезонный дефицит влажности.

Таблица 3. Спектр жизненных форм птеридофлоры БС по Ch. Raunkiaer (1934), число видов (%)

п/п №	биоморфа	число видов	доля, %
1	хамефиты (chamaephyte)	10	18.2
2	гемикриптофиты (hemicryptophyte)	26	47.3
3	криптофиты (cryptophyte)	19	34.5
3.1	геофиты (geophyte)	17	30.9
3.2	гело/гидрофиты (helo/hydrophyte)	1	1.8
3.3	гео-гело/гидрофиты (geo-helo/hydrophyte)	1	1.8
	всего:	55	100

Все папоротникообразные относятся к отделу травянистых растений, подразделяющегося традиционно на три подотдела: водные, земноводные, включающие по одному представителю; и наземные, к которым относится подавляющая часть птеридофитов БС. Наземные птеридофиты исключительно полиспорические: сезонно-зеленые (*Woodsia acuminata*, *W. asiatica*, *W. asplenoides* и др.) и вечнозеленые (*Asplenium altajense*, *A. nesii*, *A. ruta-muraria* и др.), каждый из которых насчитывает соответственно 15 (27.3 %) и 16 (29.1 %) вегетивно-неподвижных эуризомных короткокорневищных видов. Они составляют 56.4 % от общего числа видов. На третьем месте среди биоморф (23.6 %) находятся вегетивно-подвижные эуризомные длиннокорневищные папоротникообразные (*Phegopteris connectilis*, *Cystopteris montana* и др.), все они сезонно-зеленые и полиспорические. Ведущее положение гемикриптофитов, корневищных в частности и

полиспорических в целом, соответствует зональной принадлежности птеридофлоры и идентифицируют ее как бореальную и формирующуюся в гумидных климатических условиях. Наличие видов-хамефитов (18.2 %) отражает реликтовость спорового компонента лесного комплекса БС.

5.3. Экоморфологический анализ

Виды исследуемой птеридофлоры распределились на 7 групп, которые представляют собой вариации 3 основных экологических рядов (рис. 4).

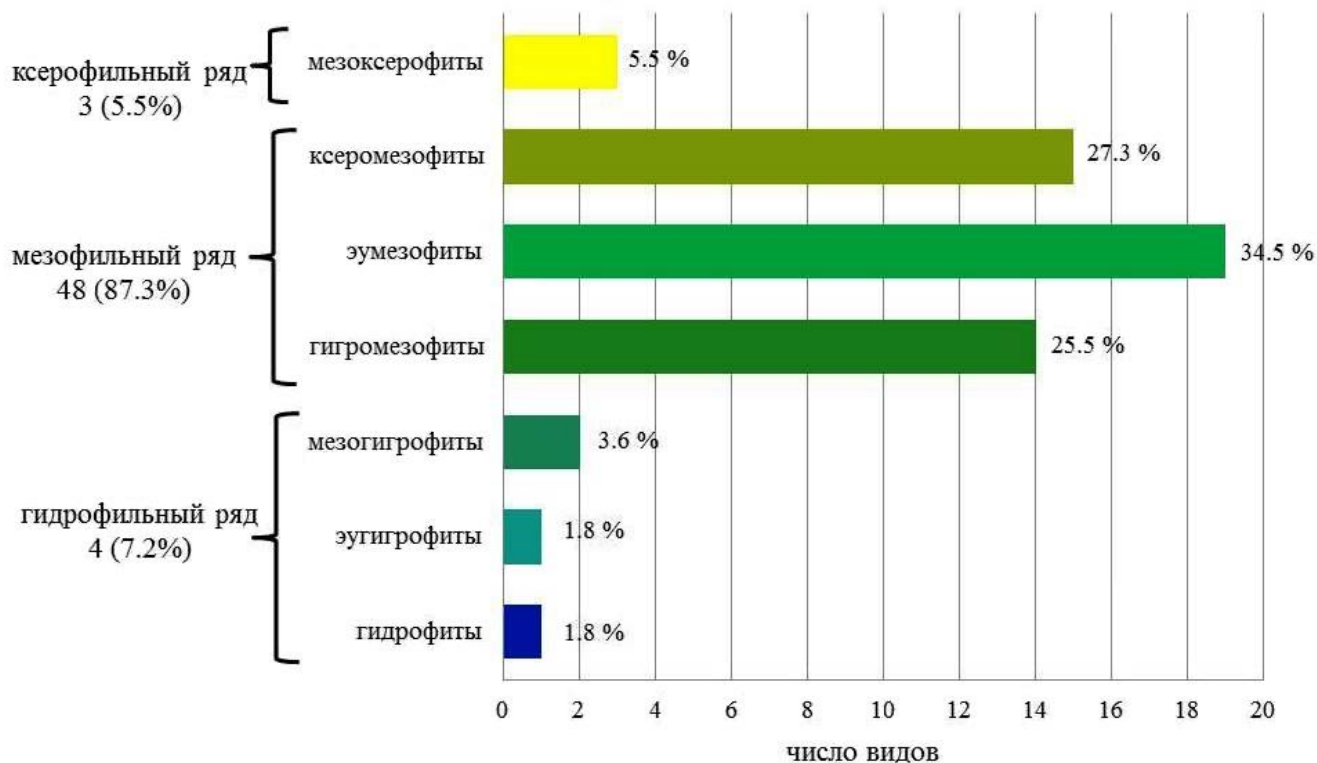


Рис. 4. Спектр экоморф птеридофитов БС по отношению к влагообеспеченности среды обитания

Разнообразие экологических рядов и слагающих групп предполагает наличие широкого спектра местообитаний с разной степенью увлажнения. Представители мезофильного ряда занимают главенствующее положение (48 видов, 87.3 %), что отражает необходимость птеридофитов в гумидных климатических условиях. При этом часть БС представлена семиаридными и аридными пространствами, где папоротникообразные не получили значительного распространения или отсутствуют вовсе, что позволяет сделать вывод об особенностях флорогенеза и преваширования гумидности климата во время формирования птеридофлоры в целом.

5.4. Ботанико-географический анализ

Большая часть флоры представлена видами, входящими в зональный компонент (96.4 %), который преваширует над азональным (3.6 %) (табл. 4). Водная и водно-болотная группы включают по одному виду. В поясном-зональном компоненте ведущее положение занимают виды лесного комплекса. В полной флоре БС преобладают светлохвойная (18.7 %) и пребореальная (6.7 %), то у папоротникообразных – темнохвойная (21.8 %) и пребореальная (14.5 %) группы.

Таблица 4. Спектр поясно-зональных, азонального комплексов и групп птеридофлоры, и флоры всех сосудистых растений БС, число видов %

Эколого-ценотические		Птеридофлора	Флора сосудистых растений (Малышев, Пешкова, 1984)		
комплексы	группы	число/доля видов, %			
Комплексы видов	Поясно-зональный	лесной	темнохвойная	12/21.8	87/3.9
			светлохвойная	5/9.2	406/18.7
			пребореальная	8/14.5	145/6.7
			Σ	25/45.5	638/29.3
		степной	горно-степная	4/7.3	220/10.1
			лесостепная	–	204/9.3
			собственно степная	–	210/9.7
			пустынно-степная	–	32/1.5
		Σ	4/7.3	666/30.6	
		горный	альпийская	2/3.6	206/9.5
	арктоальпийская		1/1.8	136/6.3	
	монтанная		13/23.7	136/6.3	
	гипарктомонтанная		8/14.5	72/3.3	
	Σ		24/43.6	550/25.4	
	Азональный	водная	1/1.8	57/2.6	
водно-болотная		1/1.8	109/5.0		
приусловая		–	32/1.5		
луговая		–	121/5.6		
Σ		2/3.6	319/14.7		
Всего		55/100	2359/100		

Светлохвойный комплекс представлен всего 5 видами (9.2 %). Степной комплекс птеридофлоры не выражен, и представлен всего 4 видами (7.3 %) с азиатским распространением (*Aleuritopteris argentea*, *A. shensiensis*, *Woodsia acuminata*, *W. asiatica*). Горный комплекс играет важную роль и составляет 24 вида (43.6 %). Для полной флоры БС отмечено преобладание монтанных видов над гипарктомонтанными, соотношения которых (примерно 1.5:1) характерно как для полной флоры, так и для птеридофлоры БС. На наш взгляд, это демонстрирует общий тренд флорогенеза горного комплекса видов БС.

подавляющая часть видов (70.4 %) имеет ареалы, далеко выходящие за пределы Азии, что свидетельствует об аллохтонных тенденциях в формировании птеридофлоры БС (табл. 5).

Самая большая голарктическая группа объединяет виды (47.3 %), ареалы которых охватывают внетропическую часть Северного полушария и горные районы тропических областей, что показывает родственность птеридофлоры флоре Голарктики. Второе место занимает евразийская группа, виды которой распространены в Палеарктическом царстве, что определяет положение птеридофлоры БС по системе А.Л. Тахтаджяна (1978) в составе Бореального подцарства Голарктического царства. Американско-азиатская группа малочисленна. Значительное число имеют восточноазиатские виды (*Aleuritopteris shensiensis*, *Asplenium nesii*, *A.*

ruprechtii и др.) – 7 видов, 12.7 % от состава флоры, или 41 % от азиатской фракции флоры. Эти виды характеризуют птеридофлору родственной флорам Восточной Азии. Гемизндемичная представлена 4 видами вудсий (*Woodsia asiatica*, *W. asplenoides*, *W. calcarea*, *W. pseudopolystichoides*).

Таблица 5. Спектр хорологических групп птеридофлоры БС, число видов (%)

Хорологические группы и их ранги	Число видов	Доля, %
ареалов, выходящих за пределы Азии:	39	70.9
VII-VIII. Гемикосмополитные	2	3.6
I. Голарктические	26	47.3
II. Евразийские	8	14.5
V-VI. Американско-азиатские	3	5.5
ареалов, находящихся в пределах Азии:	16	29.1
VII-VIII. Общеазиатские	2	3.6
III. Восточноазиатские	7	12.7
V-VI. Центральноеазиатские	3	5.5
IV. Гемизндемичные	4	7.3
Всего:	55	100

5.5. Редкие и охраняемые птеридофиты

Из 55 папоротникообразных БС 18 видов (32.7 %) включены в Красные книги федерального и регионального уровней. Три вида занесены в Красную книгу РФ (2008): *Asplenium adiantum-nigrum* subsp. *woronowii*, *A. altajense*, *A. nesii*. Последний приводится для Иркутской области в пределах Приморского хребта впервые по коллекциям NSK. *A. tenuicaule* отмечен для юго-восточной Даурии Забайкальского края. *A. septentrionale* обнаружен на территории БС в окрестностях с. Наушки (Тубанова, Намзалова, Чимитов, 2018). Новый вид для флоры БС и России *Aleuritopteris shensiensis* встречается только в Бурятии: оз. Гусиное, оз. Хайту-Нор, Боргойский хр.; г. Селенгинск; с. Новоселенгинск; д. Усть-Кяхта, г. Чёрная; Тугнуйские столбы (Шара-Тэбсэг). *Woodsia pseudopolystichoides* описана с Джидинского нагорья. *W. subcordata* имеет ограниченное распространение, как в Иркутской области (Приморский хребет, гольцы), так и в Забайкальском крае (долина р. Шилка). В целом, дополнительно 12 видов папоротникообразных растений БС нуждаются в природоохранном статусе. Их уязвимость определена эколого-биологическими особенностями, реликтовостью и низкой конкурентноспособностью в современных фитоценозах.

Глава 6. Природно-территориальная структура птеридофлоры

БС характеризуется высокой гетерогенностью экологических условий. Систематические характеристики птеридофлор выделов ее регионального деления разнообразны. Наибольшим богатством отличаются: выдел 8 (хребет Хамар-Дабан), выдел 7 (Приморский хребет и большая часть Отноской возвышенности), выдел 28 (Восточный Саян), 29 (Джидинское нагорье). Малое число видов отмечено для Ербогаченской равнины. В Забайкалье насчитывается от 6 до 24 видов.

Наименьшее число видов отмечено для Даурии (выделы 43, 44, 45). Градация видового богатства позволила отразить региональные закономерности на рисунке 5. Птеридофлора Лено-Ангарского плато, Предбайкальской впадины, Передового хребта оказалась недостаточно выявленной.

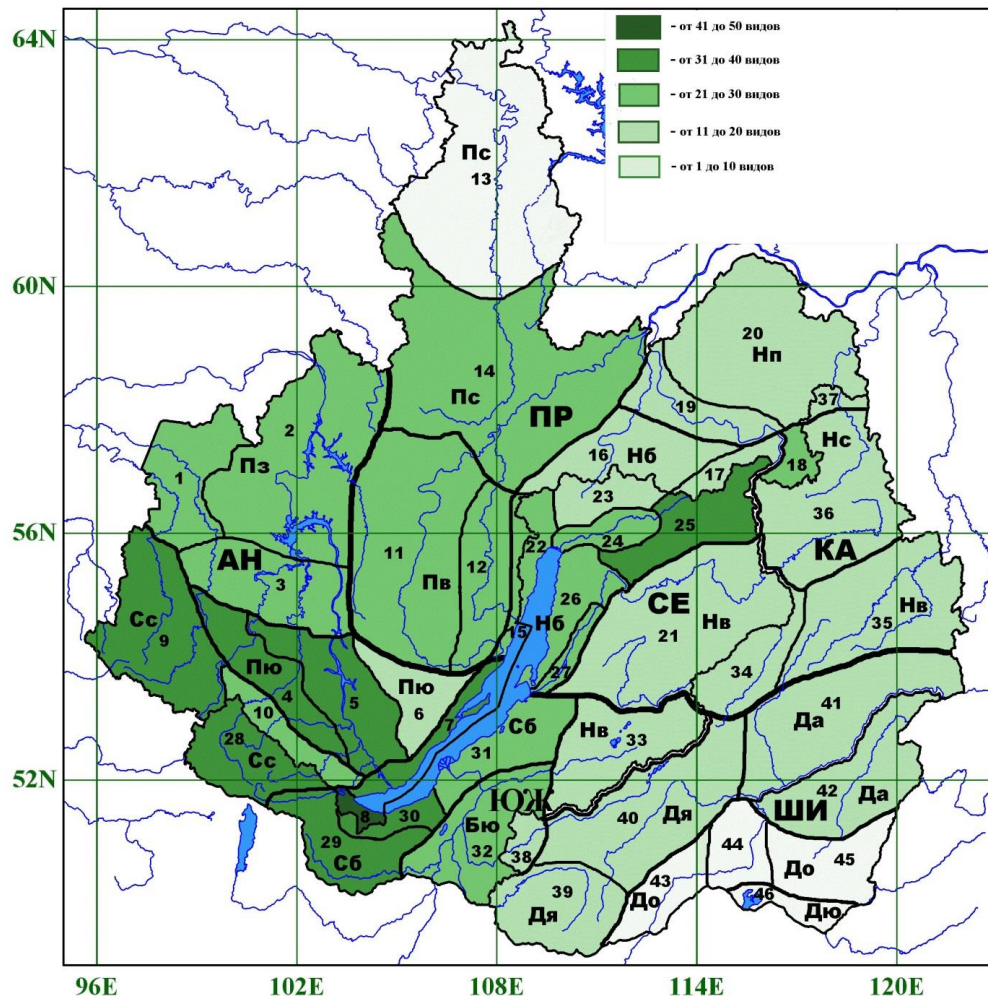


Рис. 5. Видовое богатство птеридофлор выделов (отмечено номерами) регионального деления БС. Условные обозначения выделов по В. В. Чепинога (2009)

Птеридофлоры макрокластеров I и II имеют максимальное расстояние (19.8) (рис. 6). При этом макрокластер I представляет собой совокупность выделов Забайкалья, макрокластер II – Предбайкалья и Байкальской рифтовой зоны. Кластеризация данных выявляет, что птеридофлоры Байкальской рифтовой зоны (выделы 5, 7, 16–18, 20, 22–26, 28–31) и Предбайкалья связываются. Географическим рубежом является не просто Байкальская рифтовая зона, а ее восточная граница.

На расстоянии 14.6 макрокластер II распадается на В (южная и центральная части Предбайкалья и Байкальской рифтовой зоны) и С (северная часть Предбайкалья и Байкальской рифтовой зоны), при этом выделы 18 (хр. Кодар, Витимский заповедник, оз. Орон), 25 (Северо- и Южномуйские хребты, Муйско-Куандинская котловина) объединяются с южным и центральным Предбайкальем.

Кластер 1 территориально совпадает с уникальными в геологическом отношении Джидино-Витимскими впадинами (Еравнинская, Зазинская и др.), разде-

ляющими Восточное и Западное Забайкалье. Отмечен комплекс редких видов Забайкалья: *Woodsia asplenioides*, *Aleuritopteris shensisensis* и др.

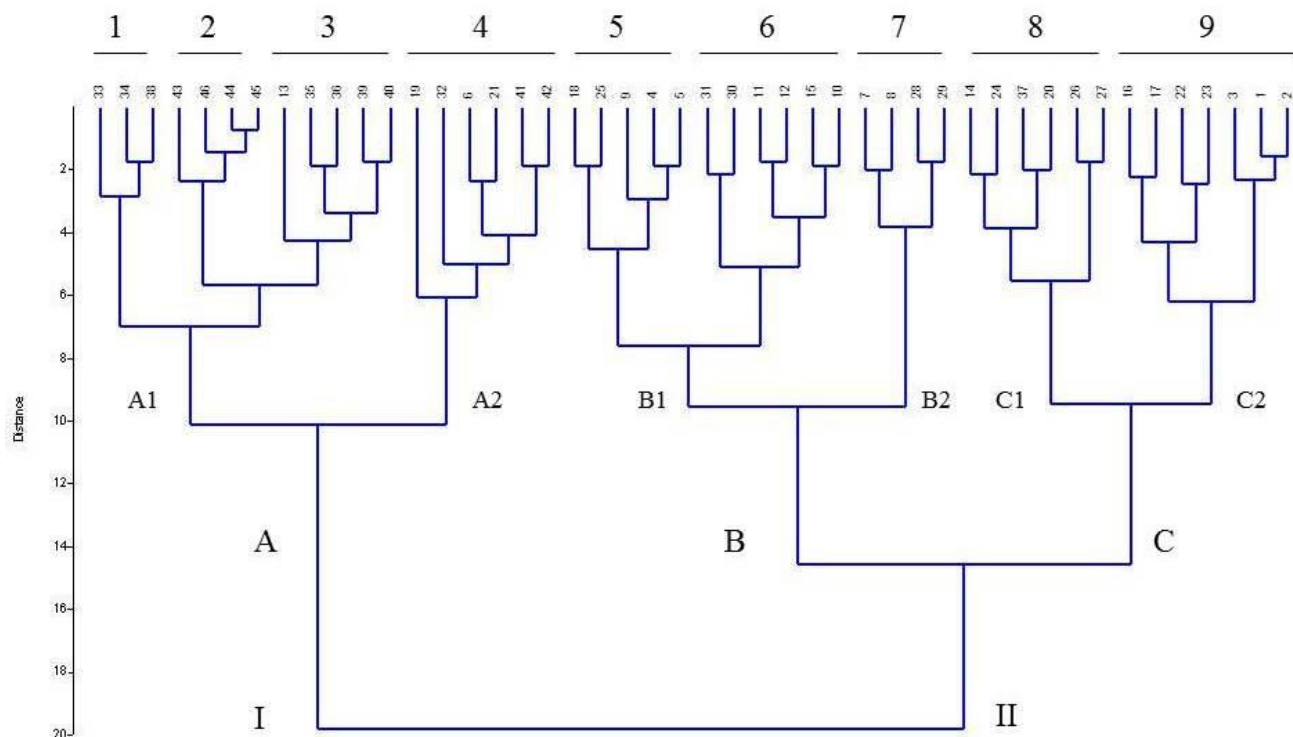


Рис. 6. Дендрограмма сходства птеридофлор выделов регионального деления БС по методу Уорда, евклидово расстояние (distance)

Кластер 2 имеет низкое разнообразие из-за аридности климата. Кластер 3 представляет горные районы Забайкалья (Олекминский становик, Становое и Хентей-Чикойское нагорья, Яблоновый, Черского и др. хребты) и связывается переходным комплексом видов между Джидино-Витимской группой впадин и засушливыми территориями южного Забайкалья. Кластер 4 представлен обычными птеридофитами (*Pteridium aquilinum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Woodsia ilvensis* и др.). Кластер 5 включает территории Предсаянской депрессии, Тофаларии, хребта Кодар, Северо- и Южномуйские хребты и Муйско-Куандинскую котловину, т.е. пониженные формы рельефа с их горным обрамлением, где выпадает от 600 до 800 мм осадков. Характерны горные виды: *Cryptogramma stelleri*, *Cystopteris dickiana*, *Woodsia calcarea* и др. Связывание выделов Алтае-Саянской горной страны и северо-восточной части Байкальской рифтовой зоны, контактирующей с горными системами АО, по нашему мнению, является выражением Великого Трансазиатского горного пути миграций БС с системами Юго-Восточной Азии. Кластер 6 объединяет Лено-Ангарское плато и Предбайкальскую впадину, хребты Передовой, Хамар-Дабан, Улан-Бургасы. Кластер 7 территориально связан с горными хребтами южной части Байкальской рифтовой зоны, отличается наивысшим разнообразием, определяемым древностью и рефугиальностью. Отмечены самые уникальные птеридофиты: *Ophioglossum vulgatum*, *Asplenium nesii*, *A. tenuicaule*, *Woodsia pseudopolystichoides* и др. Кластер 8 совмещает районы, подвергшиеся

оледенению: Приленское плато, Патомское нагорье, Верхнеангарская котловина, Баргузинский хребет, Баргузинская долина. Связывание происходит *Botrychium lunaria*, *Cryptogramma raddeana*, *Asplenium viride*, *Woodsia glabella*. Кластер 9 представляет южно-таежные территории (окраина Мурской низины и Канско-Рыбинской равнины; Бирюсинское плато и Ангарский кряж) и северо-западные районы Байкальского рифта (Северобайкальское нагорье, Делюн-Уранский и Байкальский хребты и др.). Связывание осуществляется видами, характерными для территорий таежной зоны Евразии. Пространственная структура отражает общие закономерности распределения видов сосудистых растений по территории БС, но имеет более мозаичное сложение, связанное с древностью птеридофлоры и богатой историей смены природно-климатических условий.

Заключение

Птеридофиты БС исследовались как споровый компонент флоры сосудистых растений на протяжении почти 300 лет. Специальных работ по птеридофлоре БС до сих пор не было.

Условия формирования птеридофлоры БС отличаются высокой гетерогенностью. Существенные физико-географические различия выражены между Предбайкальем и Забайкальем, и отражаются на природно-территориальных особенностях птеридофлоры.

Птеридофлора БС насчитывает 55 видов, из 20 родов, 12 семейств, 3 порядков из 2 подклассов. Соотношение подклассов составляет примерно 1:9, что является выражением особенностей флорогенеза как БС, так и сопредельных регионов. Порядок Polypodiales включает 87.3 % от числа видов птеридофлоры. Лидирующими семействами являются Woodsiaceae, Aspleniaceae, Cystopteridaceae, Dryopteridaceae и Ophioglossaceae, на которые приходится 70.9 % от состава птеридофлоры. Повышенное участие видов в семействах Woodsiaceae и Aspleniaceae выражает азиатские (восточные) тенденции в формировании птеридофлоры, а в родах *Woodsia* и *Asplenium* – автохтонные тенденции флорогенеза БС и сильное влияние флоры горных систем Внутренней Азии. Наибольшим богатством отличаются 6 родов (60 %): *Woodsia*, *Asplenium*, *Dryopteris*, *Botrychium*, *Cystopteris*, *Gymnocarpium*.

По сложению спектров семейств птеридофлора БС близка с Алтайской горной страной (69 %) и Амурской областью (62 %), наименьшее сходство имеет с Внешней Монголией (55 %). Родовой спектр БС сходен с таковым Алтайской горной страны (78 %), наименее – Амурской области (38 %). Птеридофлора БС сформирована под действием двух потоков: 1) собственно восточного, по которому двигаются виды из Китая через Амурскую область; 2) условно западного потока видов, распространяющихся из Китая в БС через Алтайскую горную страну. На последних этапах флорогенеза произошло ослабление условно восточного потока и усиление в настоящее время условно западного.

Большинство птеридофитов БС являются наземными полиспорическими видами. Сезонно-зеленых и вечнозеленых насчитывается соответственно 15 (27.3 %) и 16 (29.1 %). На гемикриптофиты приходится 47.3 % от общего состава. Высокое разнообразие биоморф свидетельствует о гетерогенности экологических

условий формирования птеридофлоры. Преобладают виды мезофильного экологического ряда (48 видов, 87.3 %). Большая часть птеридофитов относится к зональному компоненту (96.2 %), который преобладает над азональным (3.8 %), что говорит об устойчивом состоянии птеридофлоры. Ведущее положение занимают виды лесного комплекса (25, 45.5 %). Подавляющая часть видов (39, 70.9 %) имеет ареалы, далеко выходящие за пределы Азии. Превосходство имеют голарктические (26, 47.3 %) и евразийские (8, 14.5 %) виды. Гемизндемичная группа представлена 4 видами рода *Woodsia*, которые придают флоре уникальные черты.

Птеридофитов, включённых в Красные книги федерального и регионального уровней, на территории БС – 18 видов (32.7 %). Дополнительно в природоохранном статусе нуждается 12 видов. В условиях БС наиболее уязвимы следующие птеридофиты: вечнозеленые, моноспоричные, хамефиты, пребореальные и собственно монтанские, водные и водно-болотные, восточноазиатские и гемизндемичные.

Максимальным богатством отличается северный макросклон хр. Хамар-Дабан. Наименьшее число видов приводится для южной и юго-восточной части Западного Забайкалья (Даурия Ононская и Южная). Значительная часть (55 %) видов имеет редкое, локальное и ограниченное распространение. Птеридофлоры Байкальской рифтовой зоны и Предбайкалья связываются и образуют единый макрокластер. Птеридофлоры Предбайкалья и Забайкалья имеют существенные различия и формируют собственные макрокластеры. Географическим рубежом между ними является граница, совпадающая с восточными пределами Байкальской рифтовой зоны. Уникальными по набору видов являются территории БС, связанные с горными хребтами южной части Байкальской рифтовой зоны.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из перечня ВАК:

Калюжный С.С. Использование генофонда птеридофитов в озеленении городов юга Байкальской Сибири // Вестник ИрГСХА. 2011. Вып. 44 (VIII). С. 45–54.

Калюжный С.С., Чимитов Д.Г. К видовой состоятельности *Aleuritopteris shensiensis* (*Sinopteridaceae*) // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. 2013. Т. 6, № 1 (17). С. 110–114.

Калюжный С.С., Виньковская О.П. Конспект птеридофлоры Байкальской Сибири // Вестник КрасГАУ. 2015. Вып. 4. С. 102–112.

Калюжный С.С., Виньковская О.П. Таксономический анализ птеридофлор Байкальской Сибири и сопредельных территорий // Растительный мир Азиатской России. 2016. № 3 (23). С. 3–11.

Калюжный С.С., Виньковская О.П. Редкие и охраняемые птеридофиты Байкальской Сибири // Вестник КрасГАУ. 2018. Вып. 6 (141). С. 313–318.

Калюжный С.С., Виньковская О.П. Экоморфологическая структура птеридофлоры Байкальской Сибири // Вестник ИрГСХА. 2018. № 86. С. 84–91.

Материалы международных конференций:

Калюжный С.С., Кузеванов В.Я. Некоторые итоги интродукции *Camptosorus sibiricus* Rupr. (*Aspleniaceae*) в Иркутском ботаническом саду // Мат-лы VIII Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге. СПб: Изд-во БИН им. Л.В. Комарова, 2004. С. 215.

Калюжный С.С. К распространению редких видов папоротникообразных из региональных Красных книг (Иркутская область, Республика Бурятия) // Мат-лы III Международной научной конференции “Проблемы изучения растительного покрова Сибири”. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 2005. С. 165.

Калюжный С.С. Интродукция папоротников в ботаническом саду Иркутского государственного университета // Мат-лы XLIII Международной научной студенческой конференции “Студент и научно-технический прогресс”: Биология. Новосибирск: Изд-во Новосибирского гос. ун-та, 2005. С. 149–150.

Калюжный С.С., Кузеванов В.Я. Анализ птеридофлоры Байкальской Сибири // Мат-лы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге. СПб: Изд-во БИН им. Л. В. Комарова, 2006. С. 51–52.

Калюжный С.С., Кузеванов В.Я., Сизых С.В. К анализу птеридофлоры Байкальской Сибири // Мат-лы международной конференции “Актуальные вопросы биологии в Байкальском регионе”. Иркутск: Изд-во Иркутского гос. ун-та, 2008. С. 99–104.

Очерки из региональных Красных книг:

Калюжный С.С. Асплениум алтайский // Красная книга Иркутской области / ред. О.Ю. Байкова и др. Иркутск: Изд-во ООО “Ветер странствий”, 2010. С. 135; Калюжный С.С. Кривокучник сибирский // Там же. С. 136; Калюжный С.С. Ореоптерис горный // Там же. С. 137; Калюжный С.С. Щитовник мужской // Там же. С. 138; Калюжный С.С. Многорядник копьевидный // Там же. С. 139.

Калюжный С.С. Горнопапоротник окаймленноспоровый // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / отв. ред. Н.М. Пронин. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. С. 468; Калюжный С.С. Ужовник обыкновенный // Там же. С. 467; Калюжный С.С. Гроздовник ланцетовидный // Там же. С. 463–464; Калюжный С.С. Гроздовник северный // Там же. С. 462–463; Калюжный С.С. Оноклея чувствительная // Там же. С. 461–462; Калюжный С.С. Щитовник мужской // Там же. С. 459.