

УДК 581.9(1-925.15)

**Пространственная дифференциация видового разнообразия
Alchemilla L. (Rosaceae) на Восточном Алтае (на основе
географического анализа и концепции самоподобия)**

**Spatial differentiation of the genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) species diversity in
the Eastern Altai (based on geographical analysis and self-similarity concept)**

Чкалов А. В.¹, Золотухин Н. И.²

Chkalov A. V.¹, Zolotukhin N. I.²

¹ Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, г. Нижний Новгород, Россия.
E-mail: biofor@yandex.ru

² Центрально-Черноземный государственный природный биосферный заповедник имени проф. В. В. Алехина,
Курская область, Курский район, п/о Заповедное, Россия. E-mail: zolotukhin@zapoved-kursk.ru

¹ Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Nizhni Novgorod, Russia

² Tsentralno-Chernozemny State Nature Biosphere Reserve named prof. V. V. Alekhin, Kursk region and district,
p.o. Zapovednoye, Russia

Реферат. Показано, что существует достоверная зависимость видового богатства *Alchemilla* от площади, в соответствии с концепцией самоподобия; наиболее четко выражена эта закономерность в высокогорных поясах. Эндемичные элементы рода сосредоточены преимущественно в незатронутых оледенением районах. В высокогорных районах преобладают широко распространенные виды.

Summary. Statistically significant dependence between *Alchemilla*-species richness and area is shown; most clearly for the highmountain belts. That is in congruence with self-similarity concept. Endemics of the genus are concentrated mainly at the non-glaciated areas. In highmountain areas the widely distributed species prevail.

Род манжетка (*Alchemilla* L., Rosaceae) насчитывает несколько сотен апомиктических видов и является одним из самых обширных родов мировой флоры. В то же время, незначительность морфологических различий, экологическая близость этих видов (ограниченный спектр освоенных манжетками местообитаний) позволяет некоторым авторам сомневаться в самостоятельности или реальности их существования. Разработанный применительно к этому роду вариант концепции агамно-полового комплекса (Глазунова, 1977) также не вносит ясности в представления о положении этих видов в «экономике природы». В самом деле, факультативность апомиксиса (т.е. существование возможности скрещивания между видами) вовсе не означает того, что этот процесс имеет место в значительных масштабах. Существование дискретных морфологических типов со специфическими ареалами, отсутствие в конкретных местообитаниях бесконечного разнообразия переходных «гибридных» форм, а лишь конечного набора видов, говорит нам, что скрещивание и выживание гибридных потомков требует стечения ряда исключительных обстоятельств исторического и геологического плана, как это утверждает, например, «флювиогляциальная» теория (Чкалов, Воротников, 2009).

Концепция самоподобия является одним из актуальных инструментов для изучения пространственно-структурных особенностей сообществ, организации видового разнообразия различных таксонов, как современных, так и ископаемых, в масштабах как биогеоценотического так и надценотического уровня – на уровне фаун и флор (Гелашвили и др., 2007, 2013). В этой связи наличие упорядоченности в структуре разнообразия таксонов подтверждает реальность их существования, а также позволяет соотнести эти особенности с другими группами организмов (Green et al., 2003).

Таким образом, выявление видового разнообразия манжеток и его анализ с точки зрения концепции самоподобия на надценотическом уровне может подтвердить реальность существования апомиктических видов. С другой стороны, высказано предложение использовать данный род в качестве «проявляющего» (Чкалов, Воротников, 2009), т.е. для выявления флорогенетических тенденций. Территория Алтайского государственного природного заповедника (АГЗ) хорошо изучена флористически, в том числе, и в отношении рода *Alchemilla*, а потому дает возможность проверки обеих гипотез.

АГЗ расположен на востоке Республики Алтай в пределах Турочакского и Улаганского районов на высотах от 434 до 3507 м над уровнем моря. Сборы *Alchemilla* с территории АГЗ и окрестностей (не далее 20 км от современной территории заповедника) за период с 1971 по 2016 гг., хранящиеся в Центрально-Черноземном заповеднике, насчитывают порядка 500 листов и были идентифицированы А. В. Чкаловым. Также учтены сборы с этой территории, хранящиеся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE); Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW); Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА); Томского государственного университета (ТК); Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS); Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (ALTB), насчитывающие порядка 120 листов. Распространение видов на территории АГЗ анализировалось по флористическим районам (Золотухин, 1984) и высотным поясам. Высотные пояса: горно-лесостепной (лс), горно-лесной (л), высокогорный (субальпийский и альпийский вместе) (в). Флористические районы: Т – Телецкий (л, в), Б – Балыкчинский (лс, л, в), Ч – Чульчинский (л, в), С – Среднечульшманский (лс), Ш – Шавлинский (л, в), Я – Язулинский (лс), У – Узуноукский (л, в), Д – Джулукульский (в).

В качестве хронологических групп использована система геоэлементов, предложенная М. М. Силантьевой (2008), незначительно модифицированная. В частности, выделен урало-алтайский геоэлемент, включающий виды с дизъюнкцией ареала, приуроченные в основном к высокогорным поясам соответствующих горных систем (например, *A. sanguinolenta* Juz., *A. auriculata* Juz.). Также предложено рассматривать ряд видов (*A. exilis* Juz., *A. cymatophylla* Juz., *A. breviloba* Н. Lindb.) в качестве самостоятельного восточноевропейско-алтае-среднеазиатского геоэлемента. Их особенностью является произрастание в центрально-азиатских горных системах, а потом, после значительной дизъюнкции, наличие обширной части ареала на равнинах Восточной Европы, что может, предположительно, быть результатом заноса вследствие миграций кочевников.

Фрактальная размерность или коэффициент самоподобия вычислялась как угловой коэффициент в уравнении линейной регрессии зависимости натурального логарифма количества видов от натурального логарифма площади учтенной территории в км². Линейная аппроксимация и оценка качества регрессии (коэффициент детерминации – r^2 и пр.) осуществлялись средствами программы STATISTICA 6.0. При проведении анализа включение районов (или высотных поясов в их пределах) осуществлялось последовательно в направлении с юго-востока на северо-запад.

В неаннотированном списке сосудистых растений современной территории АГЗ (Золотухин, Золотухина, 2003) приводилось 6 видов манжеток: *Alchemilla altaica* Juz., *A. curvidens* Juz., *A. omalophylla* Juz., *A. rubens* Juz., *A. sibirica* Zamelis, *A. subcrenata* Buser. По результатам настоящего исследования на современной территории АГЗ выявлено 48 видов манжеток (с учетом окрестностей – 51), количество видов во флористических районах представлено в таблице.

Наблюдается отличное качество ($r^2=0,97$) линейной аппроксимации упомянутой зависимости (рис. 1А), и, таким образом, мы можем заключить, что видовое разнообразие манжеток на надценотическом уровне подчиняется закономерностям самоподобия, т.е. апомиктические виды, выделенные на основании морфолого-географического метода, представляют собой самостоятельные, реально существующие объекты. При этом, если сравнить качество аппроксимации зависимостей по отдельным высотным поясам, можно констатировать, что такое же качество аппроксимации ($r^2=0,97$) демонстрирует высокогорный пояс, заметно худшее – лесной ($r^2=0,94$) и лесостепной ($r^2=0,93$) пояса. Эти результаты можно интерпретировать следующим образом: более точное соответствие закономерностям самоподобия (отражающееся лучшей аппроксимацией) подразумевает большую гомогенность и естественность видовой совокупности. Руководствуясь подобной логикой можно заключить, что для формирования видового разнообразия манжеток на данной территории наиболее важны высокогорные пояса (возможно,

Таблица

Соотношение геоэлементов во флористических районах и высотных поясах АГЗ

| Геоэлементы | Флористические районы | | | | | | | | Высотные пояса | | |
|--|-----------------------|--------------|-------------|--------------|-------------|-------------|-------------|--------|----------------|------------|-------------|
| | Т | Б | Ч | Ш | У | Д | С | Я | в | л | лс |
| Северо-европейско-урало-сибирский | 10 (40) | 10 (31.5) | 10 (36) | 8 (33.5) | 6 (35) | 7 (46.5) | 4 (57) | 5 (56) | 10 (28.5) | 15 (36) | 10 (37) |
| Европейско-сибирский | 1 (4) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 (6.5) | 0 | 0 | 1 (3) | 0 | 0 |
| Южносибирско-монгольско-среднеазиатский | 6 (24) | 7 (22) | 7 (25) | 10 (41.5) | 5 (29.5) | 4 (26.5) | 2 (28.5) | 3 (33) | 11 (31.5) | 11 (26) | 8 (29.5) |
| Урало-алтайский | 2 (8) | 2 (6) | 2 (7) | 0 | 0 | 0 | 1 (14.5) | 0 | 2 (6) | 3 (7) | 2 (7.5) |
| Восточноевропейско-алтае-среднеазиатский | 1 (4) | 2 (6) | 1 (3.5) | 2 (8.5) | 2 (12) | 1 (6.5) | 0 | 0 | 2 (5.5) | 2 (5) | 1 (4) |
| Эндемичный/субэндемичный | 5 (20) | 11 (34.5) | 8 (28.5) | 4 (16.5) | 4 (23.5) | 2 (13) | 0 | 1 (11) | 9 (25.5) | 11 (26) | 6 (22) |
| Итого | 24 | 32 | 28 | 24 | 17 | 15 | 7 | 9 | 35 | 42 | 27 |

Примечание. Расшифровку сокращений см. в тексте.

как место видообразования и за счет их «выравнивающего» значения как миграционных путей). Неоднородность видового состава манжеток в лесостепном поясе можно, соответственно, связать как с историческими причинами (подразумевая вторичность его формирования за счет вселения из других поясов), так и пространственной разобщенностью этих поясов в рассматриваемых районах.

Результаты географического анализа представлены в таблице. Различия в видовом богатстве между районами можно объяснить разнообразием представленных в них горных поясов (наибольшее количество видов отмечается в районах с более разнообразными условиями). Минимальное количество видов отмечается в районах, где представлен только лесостепной пояс, как наименее благоприятный для произрастания манжеток.

Оценку возможностей рода *Alchemilla* как «проявляющего» можно провести, сопоставив его характеристики с рядом флорогенетических гипотез, выдвинутых на основе анализа флоры АГЗ в целом (Золотухин, 1984). Во-первых, положение об отсутствии оледенения в Телецком районе (выдвинутое на основе наличия реликтов флоры и растительности). Его флора формировалась преемственно, т.е. ее ядро было сформировано в третичный период, а в дальнейшем она вбирала в себя различные элементы. Ряд сходных черт наблюдается в Балыкчинском районе. Для этих районов отмечается значительное разнообразие представленных геоэлементов (табл.), как и предполагает история развития их флоры, но и более высокая доля эндемичных видов манжеток. Это можно интерпретировать так, что эндемичная фракция сформировалась в третичное время, вероятно, в мезофильных условиях горно-лесного пояса и в силу этой экологической специфики в плейстоценовое время не могла распространиться шире, будучи не приспособлена к условиям высокогорий и перигляциальной зоны. Т.е. многие из этих представителей должны рассматриваться как палеоэндемики. Обращает на себя внимание, что, вопреки констатированным различиям в истории формирования флоры этих районов с Чульчинским (флора которого сформировалась преимущественно в гляциальное и постгляциальное время) (Золотухин, 1984), между ними отмечается сходство в характеристиках видового состава манжеток, что можно объяснить их пространственной близостью и масштабными плейстоценовыми миграциями. Во-вторых, район с наибо-

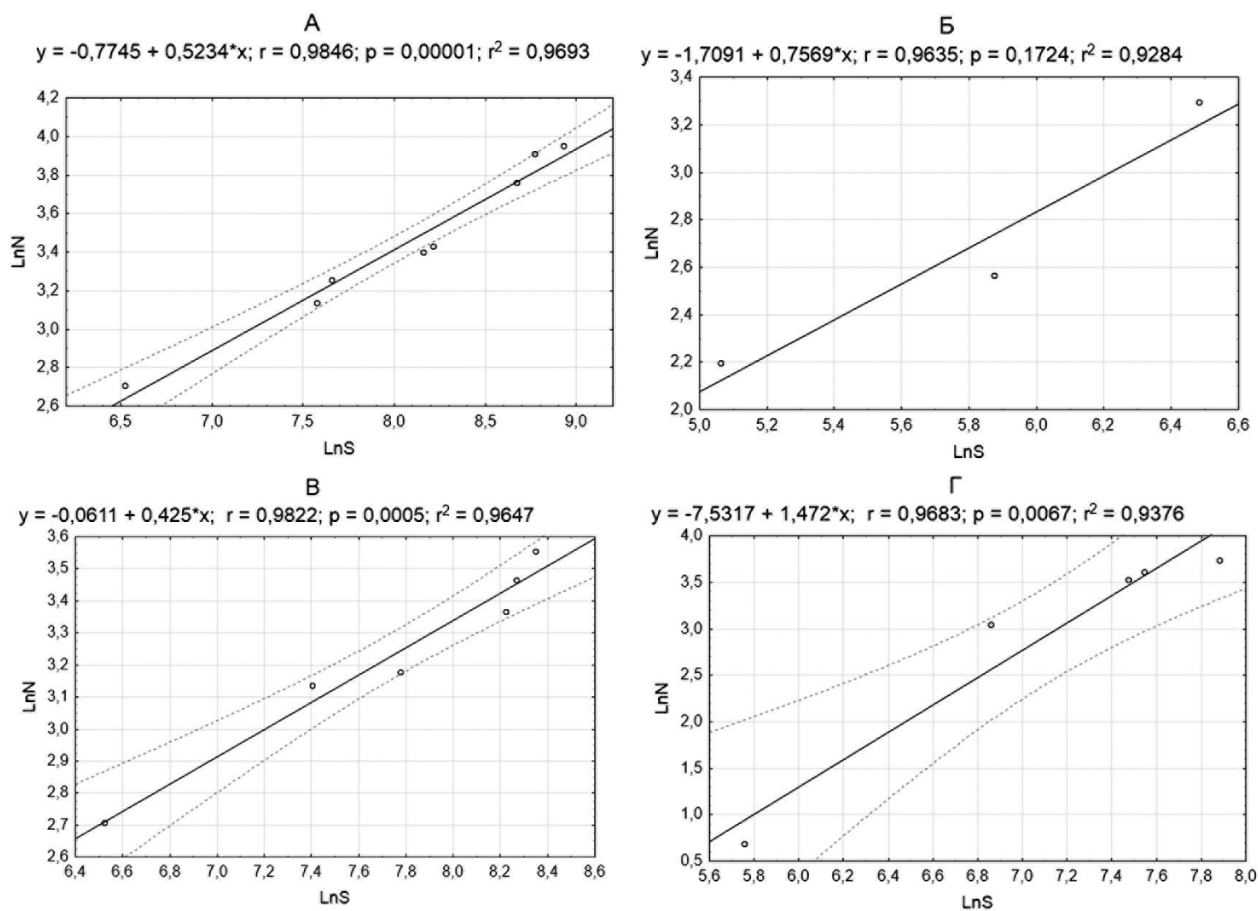


Рис. 1. Линейная аппроксимация зависимости видового богатства рода *Alchemilla* от учтенной площади: А – для флористических районов в целом; Б – для горно-лесостепного пояса; В – для высокогорных поясов; Г – для горно-лесного пояса.

Примечание. LnN – натуральный логарифм количества зарегистрированных видов, LnS – натуральный логарифм учтенной площади (км²), пунктирные линии – границы доверительного интервала (p=0,05).

лее молодой флорой, расположенный в высокогорьях – Джулукульский, имеет низкую долю эндемиков и очень высокую долю широко распространенных видов северо-европейско-урало-сибирского геоэлемента. Это подтверждает как высказанную выше мысль об особенностях формирования эндемичного элемента, так и ведет к заключению, что большинство широко распространенных видов манжеток являются наиболее молодыми, сформировавшимися в высокогорьях, либо имеющими изначально широкую экологическую амплитуду, позволившую освоить высокогорные местообитания. Широта этой амплитуды подтверждается и значительной их долей в лесостепном поясе. Особого внимания заслуживает южносибирско-монгольско-среднеазиатский геоэлемент: его виды имеют часть ареала, охватывающую Тянь-Шань, как более древнюю горную систему в сравнении с Алтаем; их ареал простирается вдоль основной оси миграции между среднеазиатскими и южно-сибирскими горными системами; среди них преобладают ксерофильные виды; его доля приблизительно равна во всех районах и поясах (также это один из немногих геоэлементов, встречающихся в лесостепных районах). Все эти свойства указывают на относительно большую древность этой группы видов. Таким образом, выстраивается экологический и исторический ряд эволюции рода, сопряженный с орогенезом: от более ксерофильных видов данного геоэлемента к мезофильным эндемикам и, далее, к более криофильным и гигрофильным широко распространенным видам.

ЛИТЕРАТУРА

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С. и др. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии: Монография. – Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2013. – 370 с.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Журнал общей биологии, 2007. – Т. 68, № 3. – С. 170–179.

Глазунова К. П. О возможности применения теории агамно-полового комплекса к систематике покрытосеменных растений (на примере рода *Alchemilla* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1977. – Т. 82, № 5. – С. 129–139.

Золотухин Н. И. Границы фитоохрий, ареалы видов и вопросы четвертичной истории флоры Алтайского заповедника // История растительного покрова Северной Азии. – Новосибирск: Наука, 1984. – С. 129–144.

Золотухин Н. И., Золотухина И. Б. Сосудистые растения Алтайского государственного природного заповедника // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 2. / Отв. ред. В. Н. Павлов. – М., 2003. – Ч. 1–2. – С. 38–781.

Силантьева М. М. Хорологический анализ аборигенной фракции флоры Алтайского края // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Мат. VII междунар. науч.-практ. конф. –Барнаул, 2008. – С. 312–322.

Чкалов А. В., Воронников В. П. Опыт выделения флорогенетических групп манжеток (*Alchemilla*, Rosaceae) Центральной России // Ботан. журн., 2009. – Т. 94, № 9. – С. 1279–1294.

Green J. L., Harte J., Ostling A. Species richness, endemism and abundance patterns: tests of two fractal models in a serpentine grassland // Ecology Letters, 2003. – Vol. 6. – P. 919–928.