

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ТРЕНДЫ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО БОГАТСТВА ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

О.В. Морозова

Институт географии РАН, Москва, Россия

Эл. почта: moroz_ov@orc.ru

Статья получена редакцией 27.12.2010, принята к печати 12.03.2011

Обсуждены методические вопросы исследования пространственных трендов разнообразия (инвентаризация, масштаб и выбор исходных единиц для сравнения), а также основные гипотезы, объясняющие пространственное распределение разнообразия. В качестве примера приведены результаты исследования автора по флоре сосудистых растений Восточной Европы, основанного на данных 214 локальных или близких к локальным флор. Таксономическое богатство трех рангов (видов, родов, семейств) варьирует на зональном градиенте и зависит от климата (показателей «энергии» и «воды») и переменных георазнообразия. Пространственные тренды таксономического богатства сосудистых растений Восточной Европы рассмотрены с точки зрения системной организации флоры. Климатические модели числа таксонов для разных иерархических рангов включают почти одинаковый набор переменных «энергии» и «воды», но при этом меняются пороговые значения у температурного фактора и уменьшается роль влажности. При наличии общих тенденций в изменении таксономического богатства с севера на юг таксоны разного иерархического ранга ведут себя каждый как единое отдельное целое, что проявляется в 1) отсутствии единых паттернов разнообразия у видов, родов и семейств, 2) разнонаправленности трендов отдельных таксонов на широтном градиенте, 3) индивидуальной зависимости богатства разных таксонов от факторов среды.

Ключевые слова: таксономическое богатство, широтные градиенты растений, масштаб, локальная флора, модель энергии–вода, георазнообразие, блочный принцип.

SPATIAL TRENDS IN THE TAXONOMIC RICHNESS OF THE VASCULAR PLANT FLORA

O.V. Morozova

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow

E-mail: moroz_ov@orc.ru

The paper discusses the methodological issues of studies of the spatial trends of biodiversity including approaches to making of inventories and to the basic units for making comparisons. The issues are exemplified with the original studies of vascular plants flora in East Europe based on data about 214 local or close-to-local floras. The taxonomic abundance of three taxonomic ranks (species, genera, and families) vary over the zonal gradient and depends of the climatic variables (the availability of energy and water) and on the geographical diversity. The spatial trends of the taxonomic abundance of the vascular plants of East Europe are considered from the standpoint of the systemic organization of flora. The climatic model of taxon numbers for different hierarchical ranks include almost similar sets of variables related to the availability of water and energy; however, the threshold values of the temperature-related factors change and the significance of water availability decreases upon shifting from the north to the south. There being common trends in the latitudinal changes of the taxonomic abundance, taxons of different taxonomic ranks behave themselves each as a separate whole as reflected by 1) the absence of unified patterns of biodiversity in species, genera, and families; 2) different directions of the latitudinal trends of separate taxons; and 3) individual patterns of abundance of different taxons depending on environmental factors.

Keywords: taxonomic richness, latitudinal gradients of plants, scale, local flora, model energy–water, geodiversity, block principle.

Введение

Пространственная дифференциация биологического разнообразия в зависимости от различных факторов – одна из основных проблем биогеографии. Широтный градиент в изменении числа видов был выявлен еще в XIX в., однако дискуссии о причинах этого явления до сих пор продолжают-ся. Многочисленные исследования породили значительное количество гипотез, объясняющих причины изменения разнообразия в различных масштабах (от глобального до локального), не менее двадцати различных объяснений предложено для описания широтного градиента видов [1, 56, 79].

В последнее время все чаще стали появляться обзоры работ [50, 53, 54], рассматривающих пространственные градиенты разнообразия. Задачи таких обзоров – выяснение варьирования разнообразия в зависимости от таксономической группы, региона, масштаба и поиск общих закономерностей. Один из выводов, который можно сделать на основании таких обобщений и приведенного в них метаанализа, заключается в том, что необходимо соблюдать соответствие между масштабом анализируемых единиц и масштабом, в котором проявляется действие факторов. Например, в локальном масштабе роль климата не столь очевидна, поскольку для

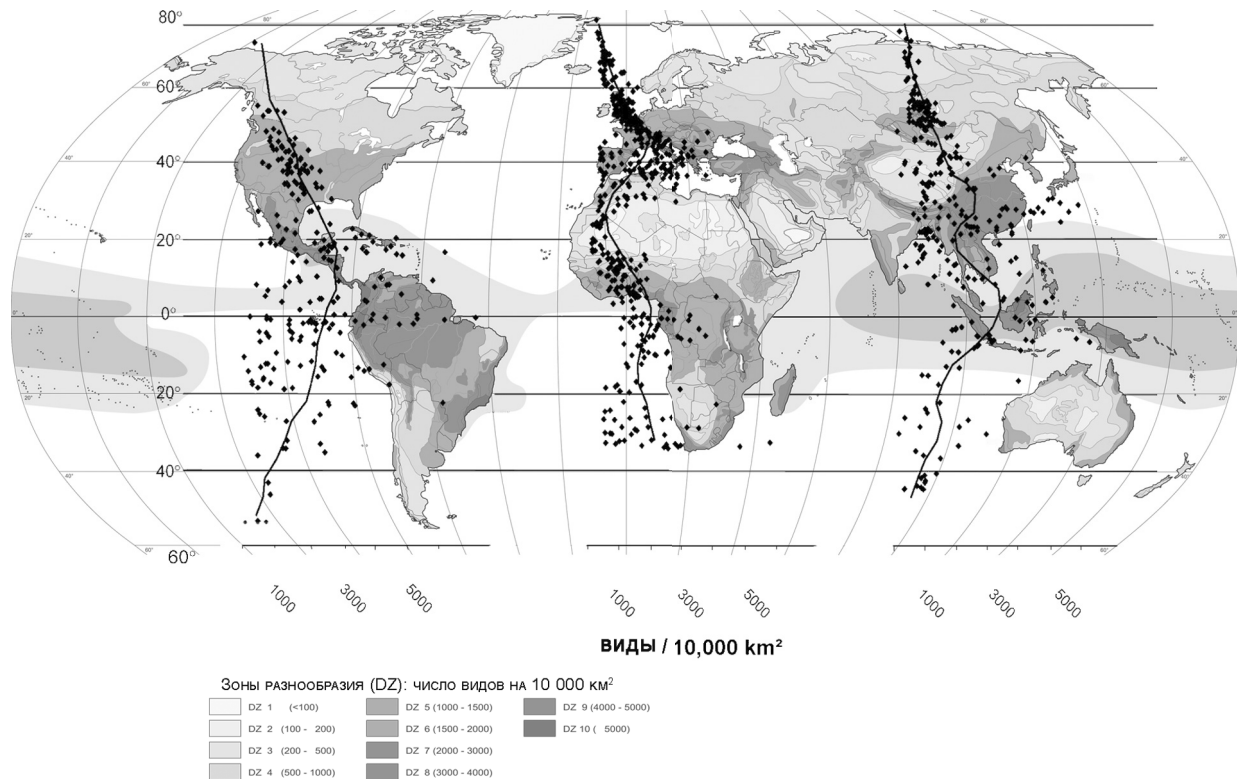


Рис. 1. Распределение видового богатства сосудистых растений в глобальном масштабе (по [65] с изменениями). На карту наложены графики, которые демонстрируют варьирование видового богатства с широтой в трех секторах земного шара. Вертикальная ось соответствует широте, горизонтальная – видовому богатству. Точки графиков обозначают видовое богатство в ячейке 10 000 км² на соответствующей широте в каждом из секторов. Сектора: Западное полушарие, западная часть Восточного полушария, восточная часть Восточного полушария.

небольшой территории пространственные изменения климата малы, а в больших по площади ячейках многие факторы варьируют внутри площади исследования, и их влияние недооценено. Кроме того, обзоры выявили недочеты в изучении пространственных градиентов для некоторых групп биоты: исследований по растениям меньше, чем по животным в целом [50]. Помимо этого, среди работ, посвященных растениям, мало таких, в которых градиенты рассмотрены на большой по протяженности территории, т.е. в масштабе, сравнимом с континентом, хотя, по мнению М. Хастона (М. Huston), «широтный градиент разнообразия растений биологически важен и наиболее ярок» [56, с. 17].

Много ли мы знаем о пространственных градиентах богатства флор больших регионов?

Суммируя многочисленные публикации, можно сказать, что исследований по сравнительному анализу таксономического богатства флоры¹, проведенному для различных категорий разнообразия в глобальном масштабе и основанному на конкретных данных, удивительно мало. С начала проявления активного интереса к теме пространственной дифференциации видового богатства на разных объектах долгое время отмечалась лишь общая, известная

для многих групп биоты, закономерность – уменьшение видового богатства растений от экватора к полюсам на примере региональных материковых (площадью 100 000 км²) [10] и островных флор [93, 94], ландшафтов [81], альпийского пояса различных горных систем [59], древесных видов в конкретных сообществах и ландшафтах [52, 63]. Только в конце 1990-х гг. опубликована карта разнообразия флоры земного шара [41, 42], которое представлено как видовое богатство для довольно крупных территорий: ячеек площадью 10 000 км². Исходные материалы карты и результаты картографического обобщения послужили основой для целого ряда исследований по анализу градиентов в глобальном масштабе [60–62, 74, 88]. Одна из последних версий карты [65] базируется на видовых списках 1480 единиц, которые представляют собой более или менее естественные географические (горные хребты, пустыни, биогеографические провинции) или административные (страны, области, национальные парки) выделы. Обобщение этих материалов конкретизировало основные тренды видового богатства сосудистых растений, и даже в глобальном масштабе характер изменения видового богатства флоры с широтой различается в разных секторах земного шара (рис. 1). В Западном полушарии широтный градиент числа видов асимметричен относительно

¹ В целом понятие «флоры» применимо ко всей совокупности растений, включая мхи и лишайники. В настоящей статье проанализированы только материалы по сосудистым растениям; мохообразные и лишайники не рассматривались; соответственно, далее «флора» употребляется в этом контексте.

Табл. 1.

Распределение исследований пространственных градиентов таксономического богатства флоры по континентам

Регион	Ячейка*				Всего
	1	2	3	4	
Африка		2	3		5
Северная Америка	2	3	4	3	12
Южная Америка	1		4	1	6
Евразия	1			1	2
Азия	2	2	1	1	6
Европа	1	5	5		11
Австралия	3	1			4
Океания				2	2
Всего	10	13	17	8	48

Примечание. * Размер ячейки: 1 – уровень сообществ (инвентаризационные данные); 2 – ландшафты, локальные флоры, флоры заповедников (инвентаризационные данные); 3 – картографические единицы площадью 10 000 км² и более (рассчитанные данные); 4 – крупные флористические, административные или географические регионы, включая острова (инвентаризационные данные).

экватора: максимальные значения наблюдаются в диапазоне 8–18° с.ш. В Восточном полушарии отмечены два типа трендов. В западной части этого полушария основной тренд также асимметричен, поскольку видовое богатство южной части Африки очень велико [46, 66] и сопоставимо с числом видов в районе тропических экваториальных лесов. В восточной части – тренд более или менее симметричен относительно экватора, но, как и в предыдущем секторе, имеет пики во внеэкваториальных областях помимо основного, экваториального.

В масштабе континентов пространственное распределение флористического богатства изучено гораздо полнее, хотя уровень изученности разных континентов неодинаков. Недавно опубликован обзор работ [50], в которых градиенты богатства анализируются с точки зрения некоторого набора гипотез, сгруппированных в шесть категорий. Публикации для обзора отобраны с учетом соответствия методов, которые использовали авторы статей, определенным требованиям: в исследовании рассмотрена более чем одна категория переменных, зависимости богатства от факторов статистически достоверны, и приведены коэффициенты детерминации. Из 393 исследований, рассматриваемых в обзоре, растениям посвящено 125 (меньше трети), из них лишь 25 в той или иной мере связаны с анализом градиента на значительной по протяженности территории (> 1000 км), и только 5 – в масштабе какого-либо континента в целом. Немного расширив критерии отбора работ (включив также исследования с тестированием одной переменной), мы получили следующую картину изученности пространственных градиентов таксономического богатства растений в масштабе, сравнимом с континентом (табл. 1).

Больше всего публикаций посвящено исследованию градиентов флоры Северной Америки и Европы, меньше всего – южным океаническим островам. Неравномерно изучены и территории внутри континентов или их частей. Азия представлена работами по восточной части, Евразия – северной (в рамках территории бывшего СССР), Африка – в основном южной. Однако даже на таком неоднородном мате-

риале можно отметить, что широтные тренды различаются по характеру изменения, положению максимума в разных долготных секторах и для разных групп растений. Например, в Восточной Европе максимальные значения видового богатства характерны для территорий между 50° и 45° с.ш. [11, 15], в Восточной Азии – 30° и 25°, в Северной Америке – 18° и 10° [65]. В Северной Америке наибольшее число всех видов флоры отмечается на юго-западе [65, 71], а число видов деревьев – на юго-востоке [48].

В основном исследовании касаются анализа изменений видового богатства, тогда как градиенты числа надвидовых таксонов рассматриваются реже, и в целом им посвящено не столь значительное число публикаций, например [15, 35, 51, 58, 67, 69, 71, 72, 77]. В некоторых работах обнаружен сходный характер зависимости таксономического богатства растений для различных иерархических рангов от климата [15, 69], но, несмотря на отмеченные общие тенденции, распределение числа видов, родов и семейств может не совпадать в пространстве. В Северной Америке (для части континента севернее Мексики) наибольшее число видов и родов отмечено на юго-западе, а семейств – на юго-востоке [71, 72]. Анализируя богатство таксонов Восточной Европы, В.М. Шмидт [35] рассчитал, что максимальная скорость изменения числа семейств с широтой лежит на 3,5–4,4 градуса севернее, чем числа родов и видов.

В последнее десятилетие все чаще отмечается, что широтные тренды не обладают универсальным характером в глобальном масштабе [45, 54, 90], хотя на их асимметричность или разнонаправленность в зависимости от типа рассмотренной группы некоторые специалисты указывали и ранее [32, 80, 82]. Даже предложено [90] отказаться от употребления термина «широтный градиент» для обозначения общей закономерности в изменении видового богатства от экватора к полюсам. Во многом такой вывод связан с накоплением данных по изменению богатства разных биотических групп, в том числе разных групп растений. Вместе с тем, общее количество работ, в которых анализируется пространственная дифференциация разнообразия флоры

на уровне континентов или в глобальном масштабе, не слишком велико. Очевидно, что имеющиеся сведения о пространственных градиентах флор континентов недостаточны, и что их сравнение и анализ требуют большей степени изученности. Соответственно по-прежнему актуальными задачами остаются как инвентаризация флор различных регионов, так и рассмотрение варьирования их таксономического богатства на значительном по протяженности широтном или долготном отрезке.

Методические особенности определения таксономического богатства флоры

Масштаб исследования и выбор единиц для сравнения

При выявлении географических закономерностей изменения разнообразия в глобальном и региональном масштабах таксономическое богатство чаще всего определяется двумя способами. В первом случае оно подсчитывается путем наложения ареалов таксонов [43, 48, 51, 67, 86, 89]. При этом точность полученных цифр по богатству во многом зависит от масштаба анализируемых карт. Например, статья А. Фрэнсиса (A. Francis) и П. Карри (P. Currie) [51], в которой изменение числа семейств покрытосеменных растений в глобальном масштабе проанализировано с точки зрения распределения доступной энергии, вызвала довольно резкую критику со стороны некоторых специалистов. Один из критикуемых моментов связан с тем, что число семейств в этом исследовании определено при наложении мелкомасштабных карт с ареалами семейств. Х. Киан (H. Qian) и Р. Риклефс (R. Ricklefs) выявили несоответствие исходных материалов в цитируемой работе и известных данных по семействам мировой флоры как по общему богатству, так и по распространению некоторых семейств в регионах Восточной Азии и в связи с этим поставили под сомнение достоверность полученной зависимости богатство–энергия [76]. При втором подходе богатство определяется по выделам с известными видовыми списками, а затем пересчитывается для ячейки заданного размера и интерполируется на окружающую территорию с учетом площади, климата, топографии, растительности и других переменных [41, 42, 60, 65].

В результате обоих подходов богатство представлено числом таксонов в довольно крупной ячейке: 50×50 и 75×75 км или $2,5^\circ \times 2,5^\circ$ и более. При картографическом обобщении материала такой подход обоснован. Однако он не вполне корректен для решения задач по анализу зависимости богатства от различных факторов. Результирующие учетные единицы – абстрактные категории, при этом в одну ячейку попадают виды с различной экологией, которые реально не сосуществуют друг с другом, помимо этого недоучитываются как климатические различия внутри территории, так и влияние региональных особенностей ландшафтной мозаики. Как подчер-

кивают некоторые исследователи [76, 90], использование крупной ячейки в глобальном и региональном масштабах «ретуширует» региональные особенности и не позволяет в полной мере отразить влияние всех групп факторов на таксономическое богатство.

Альтернативный подход, при котором возможно корректное сравнение фактического материала, связан с использованием различных хорологических категорий. Для флоры сосудистых растений одна из таких категорий – *конкретная флора*². Понятие введено российским ботаником-географом А.А. Толмачевым [25]. Конкретную флору можно рассматривать как элементарную естественную флору регионального масштаба [36], в общем виде она соответствует флоре ландшафта, а в иерархии категорий разнообразия – γ -разнообразию [14]. На другие биотические группы эту концепцию распространил Ю.И. Чернов [30], предложив выделять «конкретную фауну/биоту». В развитие учения о конкретных флорах в сравнительной флористике используется близкое понятие «локальная флора», которая представляет собой выборочную флору конкретного региона, или «флору географического пункта» [34, 39]. Методики закладки и изучения локальных и конкретных флор аналогичны, при этом локальные флоры часто соответствуют минимум-ареалу конкретной флоры, если они заложены в пределах однородного ландшафта [37]. Локальные флоры (ЛФ) вполне применимы для сравнительного флористического изучения территорий различного масштаба и для анализа закономерностей распределения флористического разнообразия. Однако в силу трудоемкости получения исходных данных анализ пространственного градиента разнообразия растений на основе близких по характеру категорий, таких как ЛФ (включая флоры заповедников) или ландшафты, для значительной по масштабу территории сравнительно редок³ в мировой практике исследований [15, 32, 64, 78, 81, 95].

Стандартизация ботанической номенклатуры

При сравнении данных из разных регионов особое значение приобретает проблема сопоставимости материалов. В первую очередь это связано с тем, что значительна разница в ботанической номенклатуре, применяемой в разных научных сообществах. Например, такие различия существуют между Россией и другими странами, поскольку в целом российские ботаники придерживаются более узкой концепции вида, чем европейские и американские ученые [73]. Даже внутри России не существует единого взгляда на трактовку многих таксонов: сильно различаются статус некоторых видов и объем родов в сводках, которые чаще всего используют российские ботаники [9, 26, 27]. Эти проблемы становятся очевидными при сравнении флор, особенно тех, которые исследованы для трансграничных территорий [5, 7].

Другая проблема, которая возникает при использовании видовых списков, заключается в том, что помимо аборигенных видов на исследуемой

² Под *конкретной флорой* понимают флору территории, где обеспечено «постоянство набора видов на однотипных экотопах, за вычетом случайных различий», и где сохраняется «постоянство не только основного состава, но и набора ассоциаций (и несущих их экотопов) на всем протяжении выдела» [39, с. 23].

³ Учтены только работы, в которых проведен анализ зависимости богатства хотя бы от одного из факторов. Сравнительно-флористические исследования, основанные на методе локальных флор, но без такого анализа, не рассматривались.

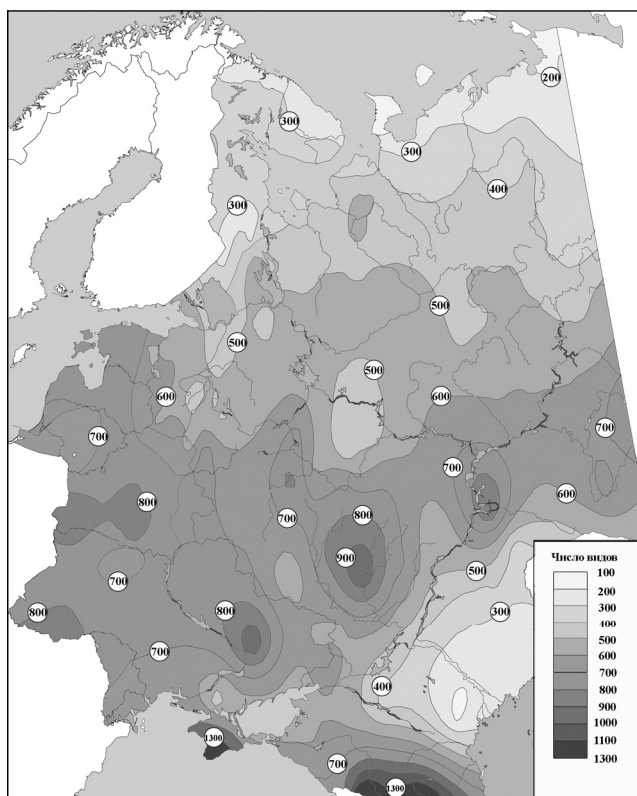


Рис. 2. Видовое богатство сосудистых растений Восточной Европы. Использованы значения числа видов в локальных флорах с их последующей интерполяцией крайинг-методом (kriging) [44].

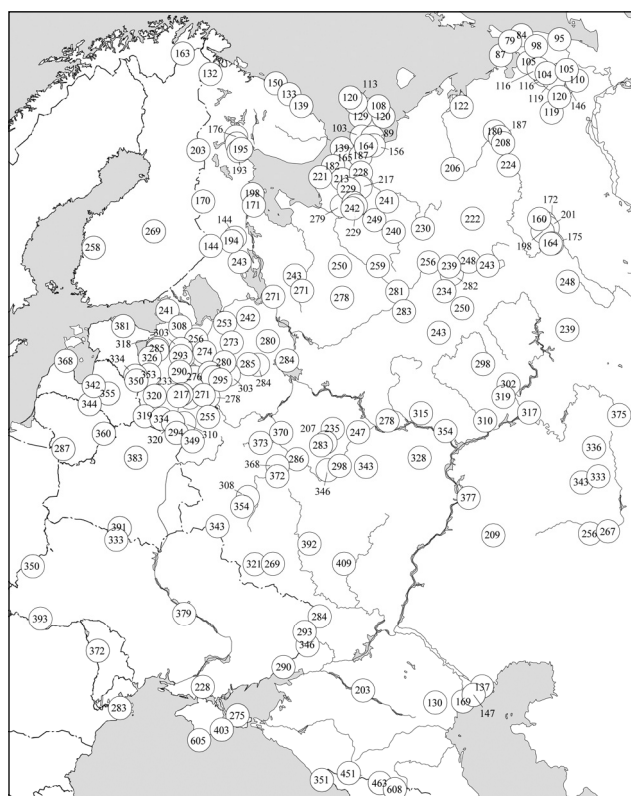


Рис. 3. Число родов флоры Восточной Европы, представленное методом «квантов растительного покрова» [38, с. 1716].

территории присутствуют чужеродные. Как правило, при анализе зависимости богатства таксонов от факторов среды учитывают только аборигенные виды, поскольку появление чужеродных видов в каком-либо регионе связано с деятельностью человека. Чужеродные виды могут составлять значительный процент от общего видового богатства как на уровне ландшафтов и локальных флор, так и в крупных регионах [17, 18, 70, 85]. Вместе с тем, далеко не все исследователи четко разграничивают эти две группы (аборигенные и чужеродные) и тем более указывают статус вида в публикуемых списках.

С учетом двух вышеприведенных проблем, сопоставление данных по числу таксонов невозможно без тщательного анализа и корректировки видовых списков.

Пространственные изменения основных показателей таксономического богатства флоры

Один из параметров, по которым можно характеризовать флору, – число составляющих ее компонентов, важнейшими среди них является *число таксонов* разных иерархических рангов. Для числа видов в конкретных флорах описан логистический характер зависимости от различных переменных [35], что позволяет рассматривать конкретную флору как естественную целостную систему и соответственно не учитывать размер ее территории. Площадь часто выделяют в качестве одного из основных факторов, от которого зависит число видов [62, 79], но, как отмечают некоторые исследователи [32, 55], на макрогеографические тенденции из-

менения видового богатства площадь существенно не влияет. Отображение таксономического богатства, полученного с помощью метода ЛФ, остается открытым вопросом (рис. 2, 3).

Возможный способ учета площади при сравнении разных по размерам территорий – пересчет числа таксонов на площадь стандартной величины. Л.И. Малышев [11] определил эту характеристику как *удельное видовое богатство*, и для бывшего СССР провел сравнение флор разных регионов, пересчитав число видов на площадь 100 и 1000 км². В глобальном и континентальном масштабах в качестве стандартной площади широко используется ячейка размером 10 000 км² [57, 65]. Использование стандартной площади привлекает возможностью сопоставить изначально различные по площади участки. Однако точность вычислений во многом зависит от тех данных, которыми располагает исследователь, при этом пересчет числа видов на площадь стандартного размера дает завышенные результаты [21]. Применительно к методу конкретных/локальных флор Б.А. Юрцев и соавт. [38] предложили более простой по расчетам показатель для оценки удельного видового богатства, которое можно представить как среднее арифметическое значений числа видов в ЛФ, относящихся к конкретному региону. Удельное таксономическое богатство в целом повторяет широтно-зональные изменения непосредственных значений таксономического богатства, как, например, продемонстрировано для Восточной Европы. Основная закономерность в изменении богатства флоры Восточной Европы – рост числа видов, родов

Табл. 2.

Показатели таксономического богатства флоры сосудистых растений для различных зональных и подзональных категорий Восточной Европы

Количественные показатели		Зональные и подзональные категории										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Число ЛФ		6	21	7	30	20	27	39	12	10	11	1
Число видов (в)	среднее	179,2	206,4	275,7	382,3	503,0	535,3	607,6	699,2	759,3	487,0	174
	минимум	155	126	207	257	437	449	385	596	503	345	
	максимум	195	290	321	600	582	704	810	861	999	710	
	ошибка среднего	6,45	8,67	15,34	14,91	9,40	10,55	18,28	23,17	47,84	33,66	
Число родов (р)	среднее	91,3	117,5	158,7	205,4	254,4	283,1	311,9	344,8	353,4	259,6	130
	минимум	79	84	120	132	230	241	207	298	269	203	
	максимум	105	150	187	297	283	353	383	391	409	346	
	ошибка среднего	3,96	3,59	8,75	7,05	3,85	5,23	7,35	7,64	13,02	13,57	
Число семейств (с)	среднее	37,5	47,2	56,7	68,8	81,1	89,5	91,6	97,2	95,3	67,5	38
	минимум	32	39	45	54	72	77	68	84	73	45	
	максимум	44	58	63	84	90	100	102	106	106	83	
	ошибка среднего	1,80	1,10	2,28	1,41	1,32	1,13	1,22	1,84	3,16	3,88	
В/с	среднее	4,80	4,35	4,85	5,63	6,22	5,99	6,61	7,19	7,92	7,22	4,58
	минимум	4,16	3,23	4,58	3,95	5,48	5,04	4,58	6,63	6,89	6,05	
	максимум	5,27	5,78	5,73	7,23	7,23	7,18	8,29	8,50	9,79	8,55	
	ошибка среднего	0,17	0,13	0,16	0,16	0,11	0,11	0,16	0,19	0,32	0,24	
Р/с	среднее	2,44	2,48	2,79	2,98	3,14	3,16	3,40	3,55	3,71	3,88	3,42
	минимум	2,12	2,12	2,53	2,22	2,73	2,71	2,58	3,28	3,57	3,46	
	максимум	2,65	2,92	3,21	3,58	3,53	3,60	3,98	3,92	3,93	4,51	
	ошибка среднего	0,07	0,04	0,09	0,07	0,04	0,05	0,06	0,06	0,04	0,10	
В/р	среднее	1,97	1,75	1,74	1,89	1,98	1,89	1,94	2,02	2,13	1,86	1,34
	минимум	1,74	1,50	1,66	1,68	1,82	1,74	1,75	1,81	1,87	1,69	
	максимум	2,13	1,99	1,81	2,15	2,40	1,99	2,20	2,20	2,49	2,05	
	ошибка среднего	0,05	0,03	0,02	0,02	0,03	0,01	0,02	0,03	0,07	0,04	
Доля 10 ведущих семейств	среднее	70,9	63,4	62,5	58,2	56,6	55,1	54,6	55,5	60,1	66,1	76,3
	минимум	62,8	58,5	57,5	54,1	53,8	52,3	50,5	53,0	56,6	63,8	
	максимум	76,1	67,0	66,8	64,5	63,8	59,7	58,1	57,9	67,8	70,2	
	ошибка среднего	1,86	0,54	1,13	0,67	0,58	0,39	0,34	0,61	0,84	1,11	

Примечание. 1 – северные тундры; 2 – южные тундры; 3 – лесотундра; 4 – северная тайга; 5 – средняя тайга; 6 – южная тайга; 7 – широколиственно-хвойные леса; 8 – широколиственные леса; 9 – лесостепь; 10 – степная зона; 11 – типичные пустыни.

и семейств флоры на широтном градиенте от тундр до юга зоны широколиственных лесов и лесостепи и снижение в зонах степей и особенно аридных пустынь (рис. 2). Аналогичная тенденция характерна и для удельного таксономического богатства (табл. 2, рис. 4). В общем случае изолинии таксономического богатства на территории Восточной Европы отклоняются от широтной протяженности в двух направлениях. В северной части они имеют слабый наклон с северо-запада на юго-восток, а в ее южной половине – с северо-востока на юго-запад. Последнее объясняется сближением границ природных зон в восточной части Восточной Европы, что во многом связано с ослаблением зимней адвекции тепла и нарастанием континентальности климата в восточном направлении [22].

В сравнительном аспекте интересны данные по *относительному богатству таксонов* ЛФ региона, или доли, которую составляет число видов, родов или семейств в ЛФ от общего числа соответствующей таксономической категории всей флоры конкретного региона (провинции, зоны). К сожалению, проследить относительное богатство ЛФ на широтно-зональном градиенте пока невозможно, поскольку отсутствуют данные о полном видовом

составе конкретных зон. Близкая по смыслу характеристика приведена Л.И. Малышевым [11] при исследовании флоры территории бывшего СССР и названа им не совсем удачным, на наш взгляд, термином «*пространственное разнообразие флоры*», которое он определил как константу z из уравнения зависимости числа видов от площади, связываемого в экологии с именем О. Аррениуса (в отличие от С. Аррениуса в физической химии):

$S = AX^z$, где S – число видов на площади X , A – число видов на единице площади, причем $z < 1$. Показатель z характеризует относительное видовое богатство – представленность элементарных флористических единиц в более крупных единицах регионального уровня, например, во флористических районах, областях или зонах. На примере растений для разных континентов показано [11, 75], что z увеличивается на широтном градиенте с севера на юг (рис. 5), а также зависит от региональных особенностей территории. Можно сказать, что в высоких широтах элементарные флоры содержат больший процент видов соответствующей региональной флоры, чем флоры низких широт. Заманчиво было бы объяснить это явление компенсацией видовой плотностью при снижении видового богатства в неблагоприятных

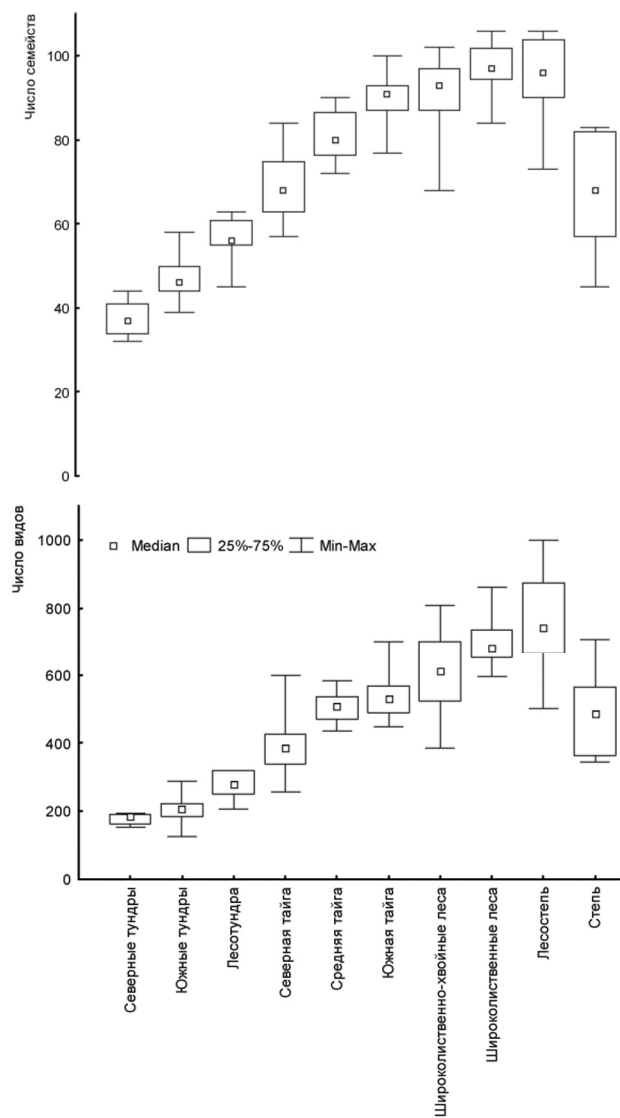


Рис. 4. Широтно-зональные изменения удельного богатства видов (а) и семейств (б) локальных флор Восточной Европы.

условиях, однако наиболее вероятное объяснение связано с ареалогическими особенностями флоры: виды высоких широт имеют, как правило, большие по размеру ареалы (правило Рапопорта [см. 83]).

Иной способ оценки непосредственного пространственного разнообразия предложили Б.А. Юрцев и соавторы [38]: в качестве показателя этой характеристики они использовали ошибку среднего для числа видов (или богатства других таксономических категорий), выявляющую разброс значений. В этом случае оно имеет иной смысл, чем z в расчетах Л.И. Малышева, характеризует гомогенность флоры в соответствующем регионе и в первую очередь связано с пространственной неоднородностью региона.

Пространственное разнообразие числа видов, родов и семейств флоры Восточной Европы, оцененное для природных зон последним способом, меняется на широтном профиле и, как непосредственное богатство, увеличивается с севера на юг (табл. 1), что может быть связано с общим увеличением таксономического богатства в этом направлении. Однако в некоторых зонах отмечены явные

отклонения от наблюдаемого тренда. Если предположить, что тренд пространственного разнообразия, как и зависимость таксономического богатства от широты, имеет нелинейный характер (рис. 6), то явно повышенное пространственное разнообразие числа всех таксонов характерно для лесотундры и северной тайги. Помимо этого значительные отклонения от средней величины наблюдаются для видового богатства в лесостепи, а для числа родов и семейств – в степной зоне. В целом региональное варьирование таксономического богатства флоры можно объяснить следующими причинами:

1. Более высокое богатство наблюдается в полосе контакта природных зон (экотонах). Такие территории характеризуются динамичностью, которая проявляется в неоднородности факторов среды, как в пространстве, так и во времени [23], что, например, характерно для лесотундры и лесостепи.
2. Повышенное богатство по сравнению со средними для зоны значениями свойственно районам с природными «аномалиями», которые отличаются от окружающих территорий по своим литологическим или геоморфологическим особенностям. На территории Восточной Европы в качестве примера можно привести Беломорско-Кулойское плато, для которого характерно интенсивное проявление карстовых процессов. ЛФ Беломорско-Кулойского плато имеют максимальные для северной тайги значения числа видов, родов и семейств. Регионы природных «аномалий» достаточно стабильны по факторам среды и для флоры часто являются рефугиумами (убежищами). В рефугиумах стабильность условий сохраняется в течение значительных промежутков времени [6], что позволяет существовать популяциям реликтовых видов. В недавнем исследовании Ю.Г. Шварцмана и И.Н. Болотова [33] показано, что в некоторых случаях стабильность условий в таких рефугиумах обеспечивается за счет неоднородности теплового состояния поверхности и подстилающих пород ландшафтов. В результате активных процессов в литосфере и различий в геолого-геофизических свойствах пород формируются зоны температурных аномалий (как положительных, так и отрицательных), слабо зависящие от изменений макроклимата.
3. Большое пространственное разнообразие может быть также связано с сильной антропогенной нарушенностью территории, как, например, в лесостепи и степи.

Гипотезы пространственных трендов таксономического богатства

Уровень биологического разнообразия определяется различными факторами, которые можно объединить в следующие группы [1, 56]: исторические, современные абиотические, биотические и антропогенные факторы. Для объяснения пространственных трендов предложен ряд гипотез (табл. 3), однако ни одна из них не может претендовать на универсальность, и, как видно из приведенной таблицы, многие факторы «участвуют» в нескольких гипотезах.

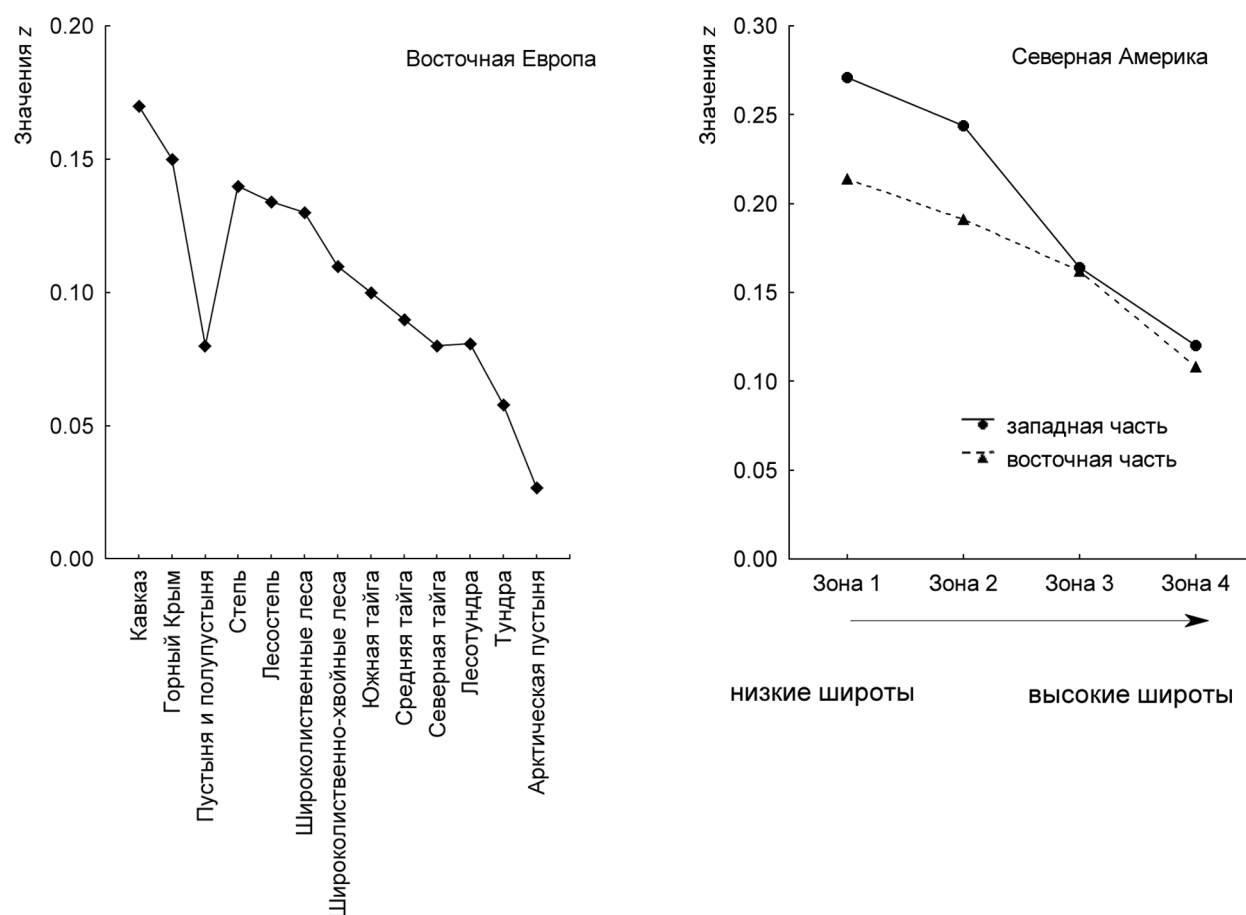


Рис. 5. Изменение параметра z , характеризующего зависимость числа видов от площади, на широтном градиенте от Восточной Европы по данным [11] до Северной Америки по данным [75].

Табл. 3.

Основные гипотезы пространственных трендов разнообразия (по [90, 91], с изменениями)

Основная гипотеза	Аргументация	Факторы
Площадь биомов	Следствие «эффективной» площади тропиков; увеличение пространственной неоднородности	Площадь
Исторические факторы	Разное время, необходимое для заселения территорий и/или эволюции видов в их пределах; разные темпы видообразования, расселения	Время, эволюция, палеоклимат
Энергия–богатство	Уровень доступных ресурсов, относительное или динамическое соотношение между «водой» и «энергией»; уровень доступной энергии	Продуктивность, климат
Физиологическая толерантность (давление среды, стабильность среды)	В экстремальных условиях существует меньше видов; устойчивая среда благоприятствует узкой специализации и образованию ниш небольшой ширины	Климат, эволюция
Пространственная неоднородность (неоднородность среды, гипотеза нарушений, барьеры)	Увеличивает число и усложняет структуру местообитаний; снижает конкурентное исключение и способствует существованию большего числа видов; изоляция	Георазнообразие, структура и разнообразие биотопов, фрагментация
Биотические взаимодействия	Разделение ниш	Конкуренция, симбиоз, паразитизм, хищничество
Блочная организация биоты	Реализация адаптивного потенциала таксонов	Климат, эволюция
Нулевая модель: эффект середины области (mid-domain effect)	Распределение видовых ареалов в пределах ограниченной территории: максимальное богатство приходится на центр региона	Стохастические процессы

Основные причины трендов разнообразия связаны с двумя первыми группами факторов, причем существуют два противоположных мнения на определяющие факторы (исторические или абиотические), ответственные за пространственную дифференциацию разнообразия, и соответственно на первый взгляд два взаимоисключающих приоритета: история и экология [48, 51, 53, 63, 67, 69, 76, 78, 86, 90 и др.]. Третья и четвертая группы значительно реже привлекаются для объяснения пространственных трендов разнообразия. Биотические факторы в основном связаны с локальным масштабом разнообразия, а указания на их роль в региональном масштабе единичны [81]. Во многом действие биотических факторов зависит от климатических условий, и соответственно биотические факторы являются вторичными по отношению к факторам, регулирующим географические закономерности в изменении разнообразия [90]. Факторы антропогенного воздействия на флору многообразны, но их влияние на характер и скорость изменения флоры изучено еще недостаточно, особенно в глобальном или континентальном масштабах.

Зависимость таксономического богатства от факторов среды

Среди современных абиотических факторов, ответственных за выявленные закономерности – широтные тренды в распределении таксономического богатства флоры, – ведущая роль принадлежит климату; ландшафтно-топографическим факторам отводят подчиненную роль, а их значение проявляется в основном при укрупнении масштаба исследования.

Для растений основными экологическими координатами являются тепло и влага, которые можно учесть непосредственно, а также представить их соотношением. Согласно гипотезе богатство – энергия разнообразие видов является функцией доступной энергии, которая служит определяющим ресурсом. Модель заимствована из теории островной биогеографии, связывающей число видов с площадью, путем замены площади на «энергию» в уравнении МакАртура – Уилсона (R. MacArthur, E. Wilson) [93]. Однако общий смысл этой зависимости вытекает из теории термостатики и объясняет связь разнообразия, интерпретируемого как энтропия, с энергией [8, 19]. В развитие этой гипотезы Э. О'Брайен (E. O'Brien) [67, 68] предложила теоретическую модель, которая учитывает два необходимых для жизнедеятельности организмов показателя: энергию и воду. Формально модель для числа таксонов растений представлена как линейная функция количества осадков и параболическая функция энергии: богатство = вода + (энергия – энергия²). В расчетах Э. О'Брайен вода выражена через годовое количество осадков, а энергия – через величину минимальной средней месячной потенциальной эвапотранспирации (PET). PET характеризует количество воды, которое могло бы перейти в атмосферу в результате испарения с поверхности почвы и в ходе транспирации при неограниченном поступлении влаги. Это вычисляемая характеристика, которая учитывает не только запасы влаги, но и тепло необходимое для испарения. Чаще всего ее определяют через радиационный баланс земной поверхности [71, 78] или через среднюю месячную температуру воздуха [67–69, 95].

Рядом авторов высказано предположение, что относительная значимость «энергии» и «воды» меняется с широтой. Для растений видовое богатство в северных регионах в большей степени определяется температурой, а в регионах с теплым климатом – влажностью [53, 89]. Изменение относительной роли этих двух факторов связано с идеей обусловленности географической зональности соотношением радиационных факторов и увлажнения [4, 13]. Причем, по утверждению Ф.Н. Милькова [13], основной фактор дифференциации ландшафтов и, соответственно, уровня разнообразия биоты внутри географического пояса зависит от типа пояса: в полярном поясе преобладающим является термический фактор, а в умеренном и субтропическом – увлажнение. Р. Уиттекер (R. Whittaker) и соавторы [89] при исследовании связи числа видов разных биотических групп с переменными «энергии» и «воды» продемонстрировали также, что пространственная привязка «переключателя» основного фактора меняется в зависимости от типа биотической группы. В западной половине европейского континента ключевыми являются значения годовой солнечной радиации, для птиц смена характера зависимости происходит при солнечной радиации в 3100 Вт/м², для амфибий – 3200 Вт/м², для млекопитающих – 3400 Вт/м², для растений – 3600 Вт/м². В последней группе использованы данные не по всей европейской флоре, а только по ее части (20%).

Зависимость видового богатства флоры Восточной Европы от факторов среды [15, 16] во многом демонстрирует уже известные закономерности. В общем виде модель зависимости таксономического богатства растений от климата имеет вид:

$$\ln(\text{богатство}) = a + [b(\text{энергия}) - c(\text{энергия})^2] + [d\ln(\text{вода}) - e\ln(\text{вода})^2],$$

где: $\ln$ – натуральный логарифм, a, b, c, d, e – постоянные.

Тестирование значительного числа переменных, характеризующих температуру, влажность воздуха, количество осадков за разные периоды и дефицит насыщения воздуха, выявило, что наиболее адекватная модель, полученная методом нелинейного оценивания, включает показатели как «энергии», так и «воды»: суммы температур выше 10°C ($T_{\text{Sum}10}$), осадков зимне-весеннего периода (Pr_{2-4}) и дефицита насыщения воздуха водяным паром (с августа по октябрь, Hd_{8-10}) (табл. 4). Последняя переменная представляет собой разность между давлением насыщенного пара при данной температуре в воздухе и фактическим давлением пара в воздухе. Дефицит насыщения оказывает большое влияние на рост и развитие растений, поскольку от количества водяного пара в воздухе зависят такие процессы, как испарение и транспирация.

При большой пространственной неоднородности среды видовое богатство увеличивается вследствие самых разных причин: увеличения числа микроместообитаний, диапазона микроклиматических условий, структурной неоднородности ландшафтов, растительности, почв и т.д. Для растений, как правило, анализируют неоднородность абиотической среды, в основном геоморфологические и почвенные переменные [50]. Роль этих факторов в дифференциации богатства настолько очевидна, что в последнее

Табл. 4.

Климатические переменные, определяющие основной климатогенный тренд богатства таксонов разного ранга флоры сосудистых растений Восточной Европы

Таксономическая категория	Переменная	R ² , %
Вид	TSum10, Hd _{(8-10)'} , (Hd _{(8-10)'}) ² , Pr _{(2-4)'} , (Pr _{(2-4)'}) ²	77,16
Род	TSum10, Hd _{(8-10)'} , (Hd _{(8-10)'}) ² , Pr _{(2-4)'} , (Pr _{(2-4)'}) ²	79,90
Семейство	TSum5, (Tsum5) ² , Hd _{(8-10)'} , (Hd _{(8-10)'}) ² , Pr ₍₂₋₄₎	82,43

Примечание. R² – коэффициент детерминации регрессионных моделей; TSum10 – сумма температур выше 10°C; TSum5 – выше 5°C; Hd – дефицит насыщения воздуха водяным паром; Pr – сумма осадков (мм); 2–4, 8–10 – месяцы.

десятилетие появился термин «георазнообразие», который включает в себя разнообразие геологического строения, геоморфологии и почв [49]. В неявном виде это понятие подразумевает также климатические и гидрологические процессы, поскольку от климата и гидрологии территории зависит формирование рельефа и почвенного покрова. Факторы георазнообразия влияют на дифференциацию таксономического богатства [15, 69, 95], но в меньшей степени, чем климат. В значительной мере проявление их роли зависит от масштаба исследований [20].

Для такой большой территории, как Восточная Европа, влияние ландшафтно-топографической неоднородности на таксономическое богатство флоры лучше всего выявляется по интегральным показателям. В качестве одного из таких показателей использован тип геоморфологического режима, который выделяется по комплексу условий рельефообразования: климатических, тектонических, морфологических (для рельефа) характеристик и набору экзогенных процессов [2]. В общем виде этот показатель характеризует дифференциацию рельефа и, соответственно, разнообразие типов местообитаний, от которого зависит видовое богатство; зависимость с ним выявлена для богатства таксонов всех рангов (табл. 5). С такими факторами как амплитуда и дисперсия высот выявлена положительная связь с числом семейств, для числа видов и родов в масштабе Восточной Европы значимая зависимость от этих переменных не обнаружена.

Зависимость таксономического богатства от исторических факторов

Роль исторических факторов выявить и оценить довольно трудно в силу отсутствия непосредственно измеряемых характеристик. Так, выводы о первостепенном значении природных факторов часто основаны лишь на анализе современных данных по разнообразию [48]. Единственной доступной переменной в подобных исследованиях, которую можно количественно оценить, является поверхность, которую предположительно покрывал ледник в различные периоды плейстоцена, – величина, которая сама является прогнозной и может быть по-разному оценена в зависимости от взглядов различных авторов на ход событий в прошлом. По утверждению некоторых исследователей [90], несмотря на явную значимость, исторический фактор не должен быть первым при объяснении географического тренда разнообразия. Методически это выражается в том, что историческими причинами обычно объясняют

процент необъясненного варьирования, поскольку практически все модели, связывающие разнообразие с факторами среды, описывают варьирование лишь 70–85% разнообразия. Например, модели богатства таксонов для флоры Восточной Европы, включающие переменные климата и георазнообразия, описывают варьирование разнообразия лишь на 79–83%. Если предположить, что на территории, которая подвергалась оледенению, флора обеднена, то этот факт можно выявить с помощью дисперсионного анализа по разнице между реальными и модельными значениями богатства таксонов. Однако значимых различий в варьировании остатков от модели в регионах, предположительно покрытых ледником в прошлом и не подверженных покровному оледенению, не обнаружено [15].

Среди других исторических причин, которые привлекаются для объяснения трендов разнообразия, необходимо отметить морские трансгрессии, разные темпы видообразования в разных широтах, наличие рефугиумов. Роли последних в настоящее время уделяется все большее внимание [15, 40, 47, 84]. Так, для Восточной Европы по материалам

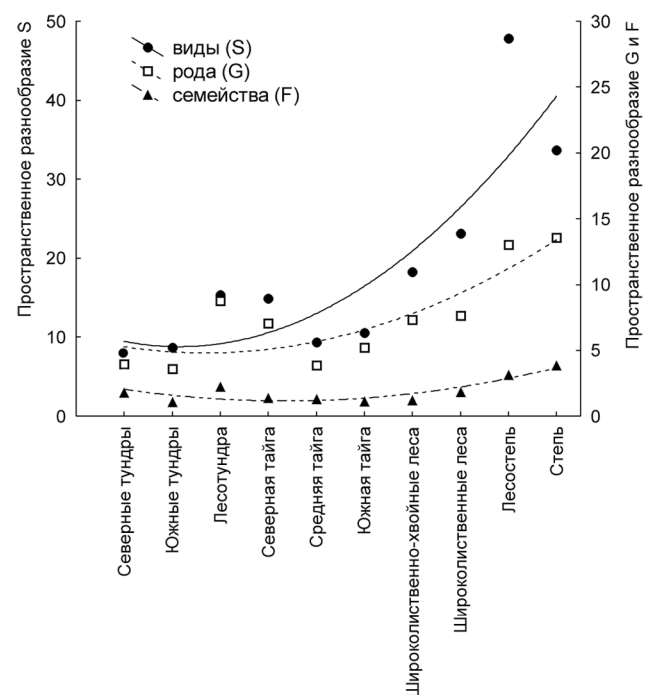


Рис. 6. Пространственное разнообразие таксономического богатства флоры для различных природных зон Восточной Европы и его тренды.

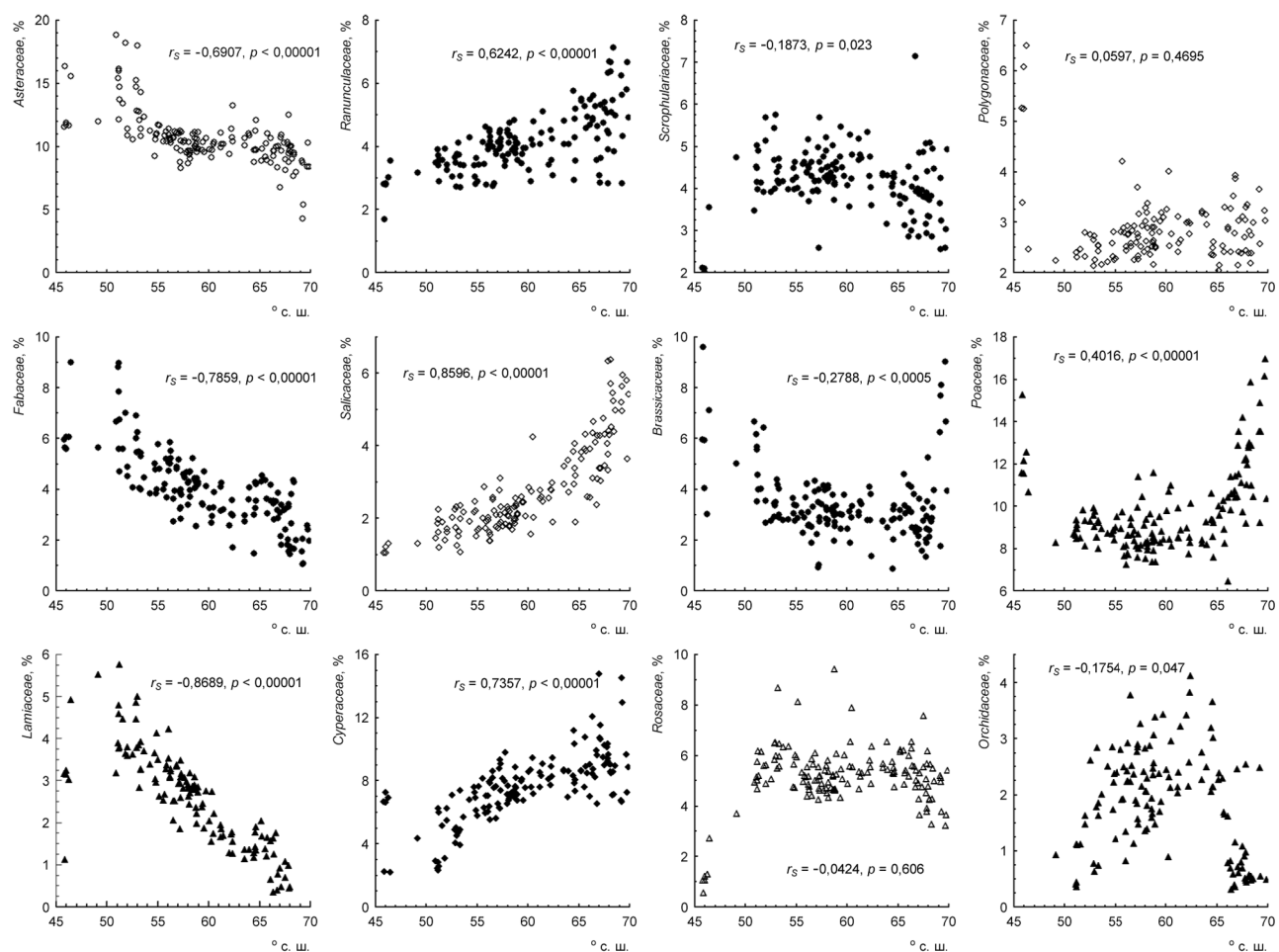


Рис. 7. Изменение доли ведущих семейств в локальных флорах Восточной Европы на широтном градиенте; r_s – коэффициент корреляции Спирмена.

Табл. 5.

Переменные георазнообразия, влияющие на богатство таксонов флоры сосудистых растений Восточной Европы

Таксономическая категория	Переменная	Уровень значимости b	R^2 , %
Вид	Дисперсия высот	NS	1,94
	Амплитуда высот	NS	1,81
	Геоморфологический режим*	0,002287	12,41
Род	Дисперсия высот	NS	0,45
	Амплитуда высот	NS	0,44
	Геоморфологический режим	0,001628	13,04
Семейство	Дисперсия высот	0,024286	2,93
	Амплитуда высот	0,013499	3,52
	Геоморфологический режим	0,008481	10,97

Примечание. Богатство таксонов представлено остатками от климатической модели (остатки = $a + bx$, x – переменная георазнообразия); R^2 – коэффициент детерминации регрессионных моделей; NS – уровень значимости $> 0,05$; * – тип геоморфологического режима определен по работе В.В. Бронгулеева [2].

спорово-пыльцевых диаграмм выявлено 35 рефугиумов флоры [6, 15], которые представляют собой области наиболее устойчивого существования вида в позднеледниковье-голоцене, определенные по относительно малому варьированию процентного содержания пыльцы таксона. Существование значительного числа рефугиумов и их достаточно северное расположение постулировано по результатам молекулярного анализа, который сейчас широко применяется в систематике и биогеографии. Основанием для этого служит значительная генетическая вариабельность популяций в различных частях видовых ареалов, в том числе и в ледниковых областях, которая не смогла бы сформироваться за короткое время послеледниковья [40, 47, 87]. Соответственно рефугиумы могли располагаться не только на значительном удалении, но и непосредственно вблизи края ледникового покрова, либо даже на территории, подверженной оледенению. В последнем случае ледниковый щит явно не был сплошным, а условия столь суровыми, как предполагают сторонники ледниковой гипотезы.

Принцип блочной организации биот

Согласно одной из концепций, биологические системы в той или иной степени обладают модульной организацией, т.е. состоят из блоков или модулей; применительно к флоре и фауне речь идет о композиции таксонов. Блочный принцип организации подразумевает наличие свойств целостности у таксонов надорганизменного уровня [28, 31]: у родов, семейств и у других крупных таксонов. Соответственно эти таксономические категории могут различаться по характеру изменения разнообразия.

Как уже отмечалось выше, расположение максимумов богатства разных таксономических категорий в пространстве может не совпадать. В Восточной Европе у видов, родов и семейств при внешней схожести широтных трендов их богатства пространственное расположение максимальных градиентов несколько различается. Наибольшая скорость изменения числа таксонов надвидового ранга вдоль широтного профиля по сравнению со скоростью изменения видового богатства соответствует более северным рубежам [16, 35]. Нарастание числа видов в ЛФ идет вплоть до лесостепи, а число семейств в целом достигает максимального уровня уже в зоне широколиственных лесов (рис. 4). Отсутствие единых рубежей в распространении таксонов разного ранга отмечено также Н.В. Матвеевой [12] для ЛФ Таймыра.

Одно из проявлений блочной организации биоты – индивидуальные широтные тренды у таксонов надвидового ранга как результат их адаптивной целостности, следствием чего является их индивидуальная зависимость от факторов среды и в первую очередь от климата. В ЛФ Восточной Европы ведущие семейства по числу составляют около 14% от всех выявленных семейств, а их соотношение в таксономическом спектре варьирует в зависимо-

сти от широтно-зонального положения ЛФ. На фоне отчетливого увеличения общего таксономического богатства с севера на юг ведущие семейства ЛФ равнинной части Восточной Европы (анализ проведен без учета Кавказа, горного Крыма и Карпат) демонстрируют индивидуальные широтные тренды удельного веса или доли семейства от общего видового богатства локальной флоры (рис. 7). Можно выделить следующие тренды:

1. Доля некоторых семейств (*Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Fabaceae*) в ЛФ увеличивается с севера на юг.
2. У ряда семейств (*Ranunculaceae*, *Salicaceae*, *Ericaceae*, *Superaceae*, *Juncaceae*) происходит снижение удельного веса семейств в южном направлении.
3. Некоторые семейства, например, *Scrophulariaceae*, *Polygonaceae*, имеют более или менее равномерное распределение долей на всем рассмотренном широтном градиенте.
4. Унимодальный характер тренда с повышением удельного веса семейства в экстремальных условиях (в арктических и аридных областях) характерен для *Brassicaceae* и *Roaceae*. Близкое по типу распределение имеет *Caryophyllaceae*, хотя у гвоздичных большой удельный вес наблюдается только в высоких широтах.
5. Противоположный «горбатый» тренд имеют *Rosaceae* и *Orchidaceae*, у которых до определенной широты сначала происходит нарастание доли семейства в ЛФ, а затем ее постепенное снижение. Для родов, как и для семейств, характерны различные варианты изменения непосредственного видового богатства рода и его удельного веса в ЛФ на широтном градиенте [16].

Одна из причин разнонаправленности трендов может быть связана с гетерохронностью флоры, т.е. с набором в ее составе таксонов разного эволюционного возраста, соотношение которых меняется на широтном градиенте. На примере некоторых биотических групп показано, что при движении от экваториальных областей к высоким широтам снижается удельный вес апоморфных относительно молодых групп и увеличивается доля архаичных [29]. Если очень грубо подойти к оценке филогенетического уровня таксонов флоры, то аналогичную тенденцию можно обнаружить и для растений. В ЛФ Восточной Европы удельный вес относительно молодых с эволюционной точки зрения и более продвинутых по некоторым характеристикам групп высших растений, таких как семейства *Ariaceae*, *Lamiaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae*⁴, выше в ЛФ более низких широт по сравнению с тундровой зоной и севером бореальной. Семейства более низкого филогенетического уровня (*Ranunculaceae*, *Salicaceae*)⁵ имеют противоположный тренд и сохраняют значительный процент видов в северных районах (тундре, лесотундре и на севере лесной зоны), тогда как южнее (в лесостепной и степной зонах) их доля невелика [15]. Изменение таксономического

⁴ Каждое из перечисленных семейств объединяет разновозрастные группы.

⁵ *Ranunculaceae* принадлежат к относительно архаичному подклассу *Ranunculidae*, а *Salicaceae* – к подклассу *Dilleniidae*, примитивные представители которого связаны с архаичным подклассом *Magnoliidae* [24].

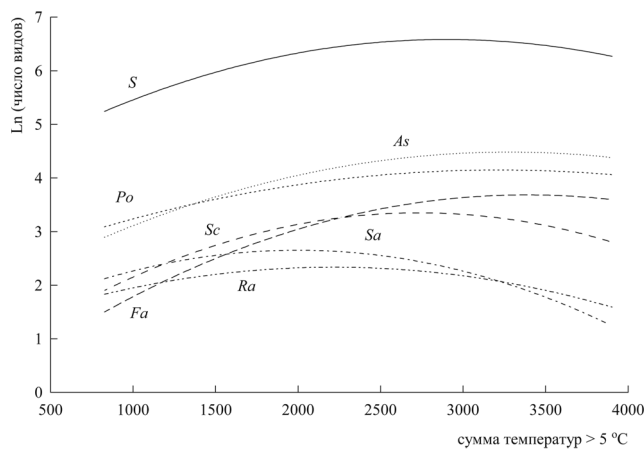


Рис. 8. Изменение числа видов некоторых семейств флоры Восточной Европы в зависимости от суммы температур вегетационного периода (по [16]). Модели зависимости имеют вид $\ln y = a + bx - cx^2$ ($p < 0,001$). Число видов (y): S – все виды (коэффициент детерминации, $R^2 = 80,32\%$), As – Asteraceae ($R^2 = 81,17\%$), Fa – Fabaceae ($R^2 = 72,39\%$), Po – Poaceae ($R^2 = 68,78\%$), Ra – Ranunculaceae ($R^2 = 27,77\%$), Sa – Salicaceae ($R^2 = 34,50\%$), Sc – Scrophulariaceae ($R^2 = 64,50\%$).

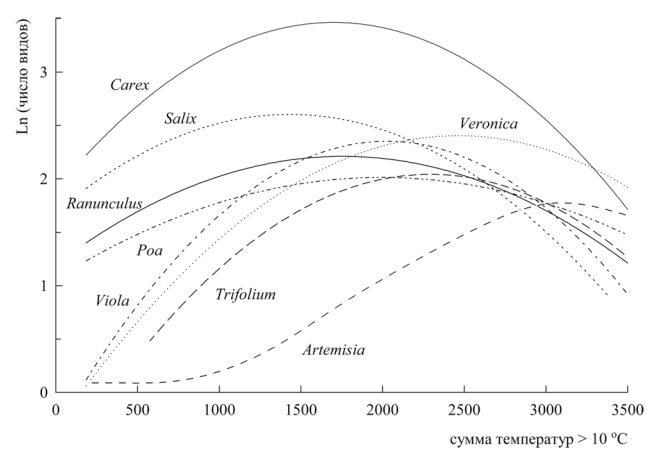


Рис. 9. Изменение числа видов некоторых родов флоры Восточной Европы в зависимости от суммы температур вегетационного периода (по [16]). Модели зависимости для родов Carex (коэффициент детерминации, $R^2 = 70,34\%$), Poa ($R^2 = 43,24\%$), Ranunculus ($R^2 = 47,90\%$), Salix ($R^2 = 58,27\%$), Trifolium ($R^2 = 59,32\%$), Veronica ($R^2 = 76,43\%$), Viola ($R^2 = 71,10\%$) имеют вид $\ln y = a + bx - cx^2$; модель для Artemisia – $\ln y = a + b/x$ ($R^2 = 19,39\%$). Все модели значимы при $p < 0,001$.

богатства на широтном градиенте в зависимости от «примитивности–продвинутой» подтверждает анализ соотношения примитивных и продвинутых эколого-физиологических типов, проведенный Ю.В. Гамалеем [3] для двудольных растений по характеристикам терминальных пучков и мезофилу листа. Для каждого зонального растительного типа он определил спектр соотношения таксонов с выбранными признаками и показал, что с ростом вектора экстремальности климатических условий уменьшается доля таксонов с продвинутыми структурными типами и увеличивается доля с примитивными.

С точки зрения системного характера флоры, основной вопрос, который встает при рассмотрении богатства разных таксономических категорий и анализе их зависимости от факторов среды, следующий: меняется ли тип зависимости и набор основных переменных при изменении ранга таксонов? Для флоры Восточной Европы показано, что при повышении иерархического ранга таксонов основные климатические переменные, от которых зависит уровень разнообразия, во многом остаются те же, что и для зависимости числа видов [15]. Однако в модели зависимости числа семейств от климата у температурного показателя снижается порог необходимого для вегетации тепла (табл. 4), а также немного уменьшается роль влажности. Последнее выражается в том, что в модели участвует только линейный параметр этого показателя. Помимо этого, при повышении ранга таксонов коэффициент детерминации в моделях увеличивается. Аналогичная тенденция отмечена при исследовании зависимости числа древесных таксонов Южной Африки от факторов среды [69].

Впрочем, такой показатель, как число таксонов, хотя и демонстрирует некоторую дифференцированную зависимость от внешних условий при из-

менении ранга таксономических категорий, не отражает в полной мере экологической специфики таксонов, которая проявляется при рассмотрении зависимости отдельных родов и семейств от факторов среды. Хотя для видового богатства отдельных семейств основной тип зависимости числа видов от суммы температур вегетационного периода сохраняется неизменным и имеет вид параболы, форма кривой и соответственно ее параметры (характер наклона, положение максимума) для отдельных семейств индивидуальны (рис. 8). Распределение богатства конкретных родов в зависимости от термического фактора также подчиняется индивидуалистическому принципу, причем у некоторых родов не только меняются параметры модельных кривых, но и тип самой зависимости (рис. 9). Так, принципиально иной тип зависимости, не параболический, характерен для рода *Artemisia*, сходное распределение имеет также *Centaurea*, у этих таксонов наблюдается резкое нарастание присутствия рода в семиаридных и отчасти аридных областях.

Заключение

Проблема пространственной дифференциации разнообразия имеет несколько аспектов. В методическом плане очень важен выбор единиц для сравнения, которые в наиболее адекватной форме отражали бы как биотическую составляющую, так и факторы среды; оптимально – использование хорологических единиц в разных масштабах исследования. С этой точки зрения наиболее подходящей является концепция конкретных флор/фаун, которая может быть использована при изучении пространственной дифференциации разнообразия в различных масштабах: от локального до глобального.

Очевидно также, что, несмотря на общность самого явления (изменения богатства с широтой), в силу различий широтных трендов разнообразия

в зависимости от конкретного физико-географического сектора и типа биотической группы поиск универсального фактора обречен на неудачу. Во многом предпочтение того или иного разъяснения, а также выбор факторов связаны с масштабом исследований, причем необходимо учитывать как пространственную шкалу, так и временную [90, 92].

В масштабе континента общий тренд изменения таксономического богатства флор подчиняется широтно-зональным закономерностям. Например, в Восточной Европе снижение таксономического богатства наблюдается при постепенном усилении экстремальности климатических условий, и основные векторы связаны с уменьшением температуры и увлажнения. Комбинация этих двух факторов нашла отражение в теории относительного или динамического соотношения между «водой» и «энергией» [68] как необходимого условия для поддержания биологического разнообразия. При этом наблюдаемые тренды богатства – скорее «закономерное преобразование таксономической структуры» [31, с. 522], чем просто процесс обогащения видами на широтном градиенте с севера на юг. Анализ

пространственных трендов основных показателей таксономической структуры флор Восточной Европы достаточно четко демонстрирует системную организацию флоры. При наличии общих тенденций в изменении таксономического богатства с севера на юг таксоны разного иерархического ранга ведут себя как единое целое. Это проявляется не только в разнонаправленности трендов богатства отдельных таксонов на широтном градиенте и отсутствии единых рубежей в распространении у видов, родов и семейств, но и в разном характере зависимости таксономических показателей от условий среды. В целом распределение таксонов надвидового ранга в зависимости от факторов среды соответствует индивидуалистическому принципу, т.е. можно сказать, что таксоны разного ранга обладают экологической спецификой. Вероятно, блочную структуру организации биоты можно рассматривать как один из механизмов, обеспечивающих пространственную дифференциацию разнообразия.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 09-04-00548).

Литература

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції і сообщества. Т. 2: пер. с англ. – М.: Мир, 1989. – 477 с.
2. Бронгулеев В.Вад. Современные экзогенно-динамические режимы Русской равнины // Геоморфология. – 2000. – № 4. – С. 11–23.
3. Гамалей Ю.В. Экологическая дифференциация двудольных. I. Деревья и травы // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122, № 1. – С. 55–72.
4. Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // Доклады АН СССР. – 1956. – Т. 110. – С. 129–132.
5. Дубовик Д.В. Современное состояние и тенденции изменения флоры сосудистых растений восточной части Беларуси (таксономический состав, хоровогические особенности, вопросы охраны). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск, 2009. – 23 с.
6. Кожаринов А.В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье – голоцене. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М.: ИЭМЭЖ РАН, 1994. – 47 с.
7. Кравченко А.В., Кузнецов О.А. Особенности биогеографических провинций Карелии на основе анализа флоры сосудистых растений // Труды Карельского научного центра РАН. Биогеография Карелии. Серия Б. Биология. – 2001. – Вып. 2. – С. 59–64.
8. Левич А.П. Экстремальный принцип в теории систем и видовая структура сообществ // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т. 1. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – С. 164–183.
9. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 600 с.
10. Малышев Л.И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60. – С. 1537–1550.
11. Малышев Л.И. Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Материалы III раб. совещ. по сравнительной флористике. Кунгур, 1988. – СПб.: Наука, 1994. – С. 34–87.
12. Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики // Труды Ботанического института РАН. – СПб., 1998. – Вып. 21. – С. 1–220.
13. Мильков Ф.Н. Географические пояса и периодическая система географических

зон // Землеведение. Новая серия. – 1969. – Т. 8 (48). – С. 16–23.

14. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.

15. Морозова О.В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. – М.: Наука, 2008. – 328 с.

16. Морозова О.В. Пространственные тренды таксономического богатства сосудистых растений Восточной Европы // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. – М., София: Товарищество научных изданий КМК; Pensoft Pbl., 2009. – С. 298–317.

17. Морозова О.В., Стародубцева Е.А., Царевская Н.Г. Адвентивная флора Европейской России: итоги инвентаризации // Известия РАН, сер. географическая. – 2008. – № 5. – С. 85–94.

18. Морозова О.В., Царевская Н.Г. Участие чужеродных видов сосудистых растений во флорах заповедников Европейской России // Известия РАН, сер. географическая. – 2010. – № 4. – С. 81–89.

19. Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Алещенко Г.М. Разнообразие ландшафта и методы его измерения // География и мониторинг биоразнообразия. – М.: Изд-во НУМЦ, 2002. – С. 143–302.

20. Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. – М.: Наука, 1981. – 274 с.

21. Ребристая О.В. Опыт применения метода конкретных флор в Западносибирской Арктике (полуостров Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II раб. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. – Л.: Наука, 1987. – С. 67–90.

22. Розенберг Г.С. Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию. – Тольятти: Кассандра, 2009. – 478 с.

23. Соловьева В.В., Розенберг Г.С. Современное представление об экотонах или теория экотонов // Успехи современной биологии. – 2006. – Т. 126. – С. 531–549.

24. Тахтаджян А.А. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.

25. Толмачев А.И. К методике сравнительно-флористических исследований. I. Поня-

тие о флоре в сравнительной флористике // Журнал Русского ботанического общества. – 1931. – Т. 16, № 1. – С. 111–124.

26. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.

27. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных стран. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 990 с.

28. Чернов Ю.И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 154–174.

29. Чернов Ю.И. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67. – С. 1445–1458.

30. Чернов Ю.И. Тепловые условия и биота Арктики // Экология. – 1989. – № 2. – С. 49–57.

31. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 580 с.

32. Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113. – С. 515–531.

33. Шварцман Ю.Г., Болотов И.Н. Пространственно-временная неоднородность таежного биота в области плейстоценовых материковых оледенений. – Екатеринбург: УрО РАН, 2008. – 302 с.

34. Шеляг-Сосонко Ю.Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор // Ботанический журнал. – 1980. – Т. 60. – С. 761–774.

35. Шмидт В.М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // Ботанический журнал. – 1979. – Т. 64, № 2. – С. 172–183.

36. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: учебное пособие. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. – 288 с.

37. Юрцев Б.А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Ботанический журнал. – 1997. – Т. 82, № 6. – С. 60–69.

38. Юрцев Б.А., Зверев А.А., Катенин А.Е. и др. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89, № 11. – С. 1689–1727.

39. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики: учебное посо-

бие по спецкурсу. – Пермь: Изд-во Пермского университета, 1991. – 80 с.

40. *Anderson L.L., Hu F.S., Nelson D.M. et al.* Ice-age endurance: DNA evidence of a white spruce refugium in Alaska // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA.* – 2006. – Vol. 103. – P. 12447–12450.

41. *Barthlott W., Biedinger N., Braun G. et al.* Terminological and methodological aspects of the mapping and analysis of global biodiversity // *Acta Botanica Fennica.* – 1999. – Vol. 162. – P. 103–110.

42. *Barthlott W., Lauer W., Placke A.* Global Distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity // *Erdkunde.* – 1996. – Bd. 50. – S. 317–328.

43. *Birks H.J.B.* Statistical approaches to interpreting diversity patterns in the Norwegian mountain flora // *Ecography.* – 1996. – Vol. 19. – P. 332–340.

44. *Burrough P.A.* Spatial aspects of ecological data // *Data analysis in community and landscape ecology* / Eds. Jongman R.H., ter Braak C.J.F., van Tongeren O.F.R. Wageningen: Pudoc, 1987. P. 213–251.

45. *Chown S.L., Sinclair B.J., Leinaas H.P., Gaston K.J.* Hemispheric asymmetries in biodiversity – a serious matter for ecology // *PLoS Biology.* – 2004. – Vol. 2. – P. 1701–1707. – DOI: 10.1371/journal.pbio.0020406.

46. *Cowling R.M., Rundel P.W., Desmet P.G., Esler K.J.* Extraordinary high regional-scale diversity in Southern African arid lands: subcontinental and global comparisons // *Diversity and Distributions.* – 1998. – Vol. 4. – P. 27–36.

47. *Cruzan M.B., Templeton A.R.* Paleogeography and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record // *Trends in Ecology and Evolution.* – 2000. – Vol. 15. – P. 491–496.

48. *Currie D.J., Paquin V.* Large-scale biogeographical patterns of species richness in trees // *Nature.* – 1987. – Vol. 329. – P. 326–327.

49. *Eberhard R. (ed.).* Patterns and Process: Towards a Regional Approach to National Estate Assessment of Geodiversity / Technical Series № 2, Austr. Heritage Commission and Environment Forest Taskforce, Environment Australia. – Canberra, 1997.

50. *Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V. et al.* Spatial species-richness gradients across scales:

a meta-analysis // *Journal of Biogeography.* – 2009. – Vol. 36. – P. 132–147.

51. *Francis A.P., Currie D.J.* A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms // *American Naturalist.* – 2003. – Vol. 161. – P. 523–536.

52. *Gentry A.H.* Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients // *Annals of the Missouri Botanical Garden.* – 1988. – Vol. 75. – P. 1–34.

53. *Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V. et al.* Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness // *Ecology.* – 2003. – Vol. 84. – P. 3105–3117.

54. *Hillebrand H.* On the generality of the latitudinal diversity gradient // *American Naturalist.* – 2004. – Vol. 163. – P. 192–211.

55. *Hoffman M.T., Midgley G.F., Cowling R.M.* Plant richness is negatively related to energy availability in semi-arid southern Africa // *Biodiversity Letters.* – 1994. – Vol. 2. – P. 35–38.

56. *Huston M.A.* Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes. – Cambridge: Cambridge University Press, 1994. – 681 p.

57. *Jiménez I., Distler T., Jørgensen P.M.* Estimated plant richness across northwest South America provides similar support for the species-energy and spatial heterogeneity hypothesis // *Ecography.* – 2009. – Vol. 32. – P. 433–448.

58. *Juárez A., Ortega-Baes P., Sühring S. et al.* Spatial patterns of dicot diversity in Argentina // *Biodiversity and Conservation.* – 2007. – Vol. 16. – P. 1669–1677.

59. *Körner Ch.* Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations // *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes, and ecosystem consequences. Ecological studies*, vol. 113. – Berlin, Heidelberg, N. Y.: Springer-Verlag, 1995. – P. 45–62.

60. *Kreft H., Jetz W.* Global patterns and determinants of vascular plant diversity // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA.* – 2007. – Vol. 104. – P. 5925–5930.

61. *Kreft H., Jetz W., Mutke J., Barthlott W.* Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity // *Ecography.* – 2010. – Vol. 33. – P. 408–419.

62. *Kreft H., Jetz W., Mutke J. et al.* Global

diversity of island floras from a macroecological perspective // *Ecology Letters*. – 2008. – Vol. 11. – P. 116–127.

63. *Latham R.E., Ricklefs R.* Continental Comparisons of Temperate-Zone Tree Species Diversity // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds. Ricklefs R.E., Schluter D. – Chicago: Chicago University Press, 1993. – P. 294–314.

64. *Malyshev L., Nimis P.L., Bolognini G.* Essays on the modelling of spatial floristic diversity in Europe: British Isles, West Germany, and East Europe // *Flora*. – 1994. – Vol. 189. – P. 79–88.

65. *Mutke J., Barthlott W.* Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales // *Biologiske Skrifter*. – 2005. – Vol. 55. – P. 521–531.

66. *Mutke J., Kier G., Braun G.* et al. Patterns of African vascular plant diversity – a GIS based analysis // *Systematics and Geography of Plants*. – 2001. – Vol. 71. – P. 1125–1136.

67. *O'Brien E.M.* Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model // *Journal of Biogeography*. – 1998. – Vol. 25. – P. 379–398.

68. *O'Brien E.M.* Biological relativity to water-energy dynamics // *Journal of Biogeography*. – 2006. – Vol. 33. – P. 1868–1888.

69. *O'Brien E.M., Whittaker R.J., Field R.* Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography // *Oikos*. – 2000. – Vol. 89. – P. 588–600.

70. *Pyšek P., Kučera T., Jarošík V.* Plant species richness of nature reserves: the interplay of area, climate and habitat in a central European landscape // *Global Ecology and Biogeography*. – 2002. – Vol. 11. – P. 279–289.

71. *Qian H.* Large-Scale Biogeographic Patterns of Vascular Plant Richness in North America – An Analysis at the Generic Level // *Journal of Biogeography*. – 1998. – Vol. 25. – P. 829–836.

72. *Qian H.* Spatial Pattern of Vascular Plant Diversity in North America North of Mexico and its Floristic Relationship with Eurasia // *Annals of Botany*. – 1999. – Vol. 83. – P. 271–283.

73. *Qian H.* A comparison of the taxonomic richness of temperate plants in East Asia and North America // *American Journal of Botany*. – 2002. – Vol. 89. – P. 1818–1825.

74. *Qian H.* Global tests of regional effect on species richness of vascular plants and terrestrial vertebrates // *Ecography*. – 2009. – Vol. 32. – P. 553–560.

75. *Qian H., Fridley J.D., Palmer M.W.* The latitudinal gradient of species-area relationships for vascular plants of North America // *American Naturalist*. – 2007. – Vol. 170. – P. 690–701.

76. *Qian H., Ricklefs R.E.* Taxon richness and climate in angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? // *American Naturalist*. – 2004. – Vol. 163. – P. 773–779.

77. *Qian H., Song J.-S., Krestov P.* et al. Large-scale phytogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients // *Journal of Biogeography*. – 2003. – Vol. 30. – P. 129–141.

78. *Ricklefs R.E., Qian H., White P.S.* The region effect on mesoscale plant richness between eastern Asia and eastern North America // *Ecography*. – 2004. – Vol. 27. – P. 129–136.

79. *Rozenzweig M.L.* Species diversity in space and time. – Cambridge: Cambridge University Press, 1995. – 436 p.

80. *Schall J.J., Pianka E.R.* Geographical trends in the numbers of species // *Science*. – 1978. – Vol. 201. – P. 679–686.

81. *Scheiner S.M., Rey-Benayas J.M.* Global patterns of plant diversity // *Evolutionary Ecology*. – 1994. – P. 331–347.

82. *Simpson G.G.* Species density of North American recent mammals // *Systematic Zoology*. – 1964. – Vol. 13. – P. 57–73.

83. *Stevens G.C.* The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics // *American Naturalist*. – 1989. – Vol. 133. – P. 240–256.

84. *Stewart J.R., Lister A.M.* Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2001. – Vol. 16. – P. 608–613.

85. *Stohlgren T.J., Barnett D., Flather C.* et al. Species richness and patterns of invasion in plants, birds, and fishes in the United States // *Biological Invasions*. – 2006. – Vol. 8. – P. 427–447.

86. *Svenning J.-C., Skov F.* The relative roles of environment and history as controls of trees species composition and richness in Europe //

Journal of Biogeography. – 2005. – Vol. 32. – P. 1019–1033.

87. *Tollefsrud M.M., Kissling R., Gugerli F.* et al. Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen // *Molecular Ecology*. – 2008. – Vol. 17. – P. 4134–4150.

88. *Venevsky S., Venevskaia I.* Large-scale energetic and landscape factors of vegetation diversity // *Ecology Letters*. – 2003. – Vol. 6. – P. 1004–1016.

89. *Whittaker R.J., Nogués-Bravo D., Araújo M.B.* Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa // *Global Ecology and Biogeography*. – 2007. – Vol. 16. – P. 76–89.

90. *Whittaker R.J., Willis K.J., Field R.* Scale and species richness: towards a general hierarchical theory of species diversity //

Journal of Biogeography. – 2001. – Vol. 28. – P. 453–470.

91. *Willig M.R., Kaufman D.M., Stevens R.D.* Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. – 2003. – Vol. 34. – P. 273–309.

92. *Willis K.J., Whittaker R.J.* Species Diversity – Scale Matters // *Science*. – 2002. – Vol. 295. P. 1245–1248.

93. *Wright D.H.* Species-energy theory: an extension of species-area theory // *Oikos*. – 1983. – Vol. 41. – P. 496–506.

94. *Wylie J.L., Currie D.J.* Species-energy theory and patterns of species richness: I. patterns of bird, angiosperm, and mammal species richness on islands // *Biological Conservation*. – 1993. – Vol. 63. – P. 137–144.

95. *Zhao S., Fang J.* Patterns of species richness for vascular plants in China's nature reserves // *Diversity and Distributions*. – 2006. – Vol. 12. – P. 364–372.

