



Новый взгляд на пути распространения растений Берингии

Авторы: Стефани Икерт-Бонд, Фальк Хуетман, Израиль Лоера, Лиза Стрекер, Надя Секретарева и Юлия Михайлова.

Аннотация

История и география арктической флоры на территории Берингии являют собой достаточно сложную картину, обусловленную отступлениями ледников в четвертичном периоде, двусторонним обменом по сухопутному Берингову мосту, сохранением отдельных видов в рефугиумах и различающимися климатическими режимами. До сих пор остается неизвестным значительное количество особенностей изменений, происходивших в Берингии. Мы предлагаем начать рассмотрение этого вопроса с реконструкции исторических процессов методом стохастического моделирования с использованием данных встречаемости и наличия конкретных признаков на материалах коллекции гербария Университета штата Аляска в Фэрбенксе. Была составлена и проанализирована таблица таксонов 13 экорегионов Берингии и 1549 современных видов сосудистых растений с использованием программного обеспечения RAXML и Mesquite. Флора западной Берингии представляется моложе флоры восточной Берингии; при этом экорегионы западной Берингии имеют признаки происхождения из экорегионов восточной Берингии. Экорегион полуострова Сьюард имеет наибольшее число общих таксонов с образующими отдельную кладу экорегионами Чукотки. Полуостров Сьюард также является наиболее богатым в видовом отношении (здесь зарегистрировано 777 таксонов) в отличие от скудных экорегионов островов Берингова моря, где документируется только 276 таксонов. В целом анализ стохастических моделей показывает, что современное разнообразие видов в Берингии формировалось независимо в результате таких процессов, как расселение, вымирание и в некоторых

Рисунок 1. Вид на Залив Лаврентия с тундрой на переднем плане, где видны многочисленные участки поросшие *Dryas anjavensis* subsp. *beringensis* (белого цвета), *Eritrichium villosum* (голубого цвета) и *Acomasytis rossii* (желтого цвета). Чукотский полуостров, Россия.

случаях расщепление и изоляция в связи с образованием экологических или физических барьеров (например, Берингова пролива). Средне-июльские температуры и осадки различаются в разных районах Берингии, находящихся на одних и тех же широтах, являясь, таким образом, двигателем или «климатическим препятствием» общего развития экосистемы. Наши исследования показали, что музейные данные о разнообразии и распределении видов могут обеспечить необходимую информацию для выдвижения проверяемых гипотез по флористической истории и эволюции таких регионов как Берингия.

Введение

“Необходимо подчеркнуть, что, за редкими исключениями, флора по обе стороны Берингова пролива является идентичной. Этого и следовало ожидать, учитывая, что северная часть современного Берингова моря в период плейстоцена неоднократно становилась сушей, обеспечивая расселение растений с одного континента на другой”. (Эрик Хультен, 1937).

“Аляска и Юкон на первый взгляд представляются своеобразным флористическим придатком Азии... Однако при ближайшем рассмотрении становится очевидным, что даже в арктических районах этих территорий присутствует значительное количество чисто американских таксонов. Видимо, следует разграничивать азиатскую и американскую части этой территории, как две самостоятельные, хотя и близкие друг другу, провинции”. (Борис Юрцев, 1972).

Интересно отметить, что такие авторитетные ученые как Эрик Хультен и Борис Юрцев имеют весьма различные точки зрения на историю берингийской флоры, которые и по сей день побуждают исследования происхождения и эволюции данной флоры. В то время как Хультен подчеркивает таксономическое сходство между восточной и западной Берингиями, Юрцев концентрирует внимание на различиях. Значительное количество представителей современной флоры Аляски мигрировали в этот регион по сухопутному Берингову мосту, который периодически

обнажался и вновь уходил под воду со сменяющимися друг друга эпохами обледенения (ледниковые периоды) и отступления ледников (Хультен, 1937). Арктическая составляющая данной флоры имеет относительно недавнее происхождение (Мюррей, 1995). В исследованиях Арктики традиционно подчеркивается роль Берингии в двухсторонней межконтинентальной миграции фауны и флоры (Икерт-Бонд и др., 2009). При этом данная миграция считалась ассиметричной (Хопкинс, 1967), при которой большинство таксонов североазиатского происхождения мигрировало в Северную Америку (Флеров, 1967). Напротив, восточная Берингия (Аляска) оказалась фактически изолированной от остальной территории североамериканского континента Лаврентийским ледниковым щитом (Пиелоу, 1991) и, следовательно, являла собой восточный предел азиатского биома.

Восточная Чукотка и остров Врангеля являются подлинными горячими точками биоразнообразия в русской Арктике (Холод, 2007), насчитывающими, соответственно, шесть [*Carex norvegica* ssp. *cornicorostata*, *Puccinellia beringensis*, *X Pucciphippsia czukczorum*, *Oxytropis beringensis*, *O. middendorffii* ssp. *submiddendorffii*, *Cardamine sphenophylla*] и десять уникальных эндемичных видов [*Poa hartzii* ssp. *wrangolica*, *Puccinellia wrightii* ssp. *colpodioides*, *Papaver multiradiatum*, *Papaver chionophilum*, *Oxytropis uschakovii*, *Oxytropis uniflora*, *Potentilla wrangelii*, *Packera hyperborealis* ssp. *wrangolica*, *Silene sorensensis*, *Potentilla uschakovii*], в сравнении с четырьмя в западной Аляске [*Ranunculus glacialis* ssp. *alaskensis*, *Parrya nauruaq*, *Primula anvilensis*, *Douglasia beringensis*] и семью [*Symphyotrichum pygmaeum*, *Mertensia drummondii*, *Puccinellia banksiensis*, *Poa ammobila*, *Puccinellia vahliana*, *Papaver "murrayi"*, *Poa hartzii* ssp. *alaskana*] в северной Аляске из общего количества 28 арктических эндемиков присутствующих лишь в одной из шести флористических областей Берингии (Даниельс и др., 2013).

В то время как Чукотка имеет особое значение для понимания флористических родственных связей аляскинской флоры (Юрцев и др., 2010) (и наоборот), формального сравнения данных регионов с целью понять, каким образом расселение, изоляция и климат

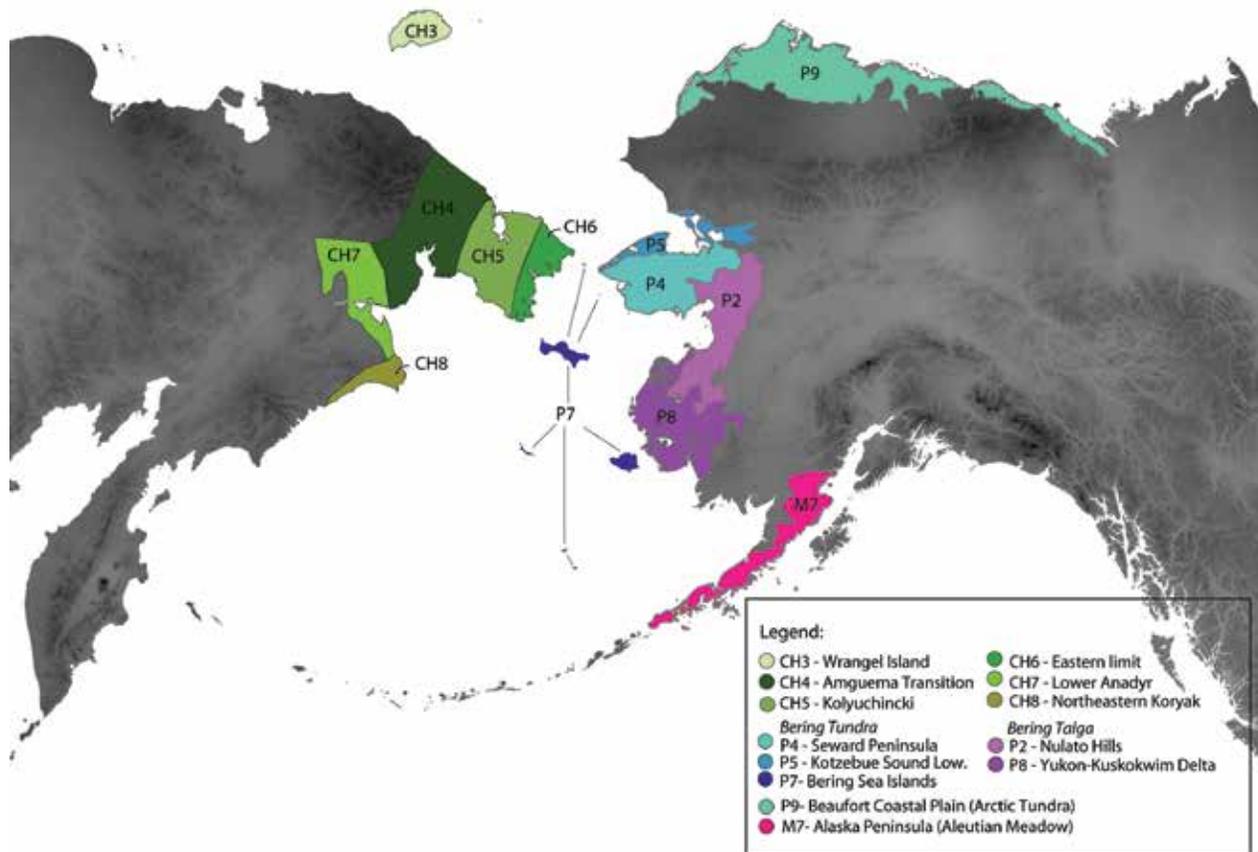


Рисунок 2. Карта экорегионов Аляски (по материалам Новацкого и др., 2001) и Чукотки (Юрцев и др., 2010), использованная в настоящем исследовании.

сформировали данные флористические сообщества, до сих пор не проводилось. Очевидно, что распространение растений в значительной степени формируется климатом (обычно проявляющимся в виде температур и осадков). В отсутствие подробных замеров на местности, исторически в качестве определения суммарной комбинации экологических климатических режимов релевантных для распространения и роста растений использовалось понятие экорегиона (Холдридж, 1947, 1966), а также широко обсуждаются такие концепции как широтные градиенты биоразнообразия (Риклефс, 2004; Виенс и Донохью, 2004; Рой и Голдберг, 2007).

В настоящее время у нас нет единой схемы экорегиональной классификации по Берингии, в данном

случае мы сопоставляем наилучшие из имеющихся экорегиональных полигонов на Аляске (Новацкий и др., 2001) и Чукотке (Юрцев и др., 2010) с данными образцов с координатными привязками (Арктос, <http://arctos.database.museum/>), а также климатическими данными разных уровней (температура и осадки) для проведения оценки и анализа климатической ниши для растений и их предков. Различные виды растений имеют свои климатические предпочтения, которые можно сопоставить с их присутствием или отсутствием в различных районах, и которые попадут под воздействие будущих климатических изменений (Янг, 1971; Эдлунд и Альт, 1989; Даниельс и др., 2000; Лоари и др., 2008; Экерли и др., 2010; Хоф и др., 2012). Таким образом, сравнение

количественных выражений климатических кривых разных регионов может пролить свет на происходящие процессы, воздействующие на видовой состав конкретного региона.

В настоящей работе используется информация по разнообразию видов, основанная на документации их встречаемости, и климатические данные по различным экорегионам Берингии (Рисунок 2) для объяснения различий или сходств данных районов и выдвижения гипотез исторической биогеографии. Данные регионы не совпадают с флористическими зонами и под-зонами, описанными группой составителей карты растительности приполярной Арктики в 2003 году (Уолкер и др., 2005), скорее, описываемые здесь флористические зоны отражают огромный объем полевых данных, собранных Борисом Юрцевым (1978) по Дальнему Востоку России, а также данные Новацкого и др. (2001) по Аляске. Несмотря на отсутствие единообразия применительно ко всей Берингии, мы сочли возможным использовать данные классификации, поскольку они считаются достаточно точными, описывают экорегионы, годятся для субарктических и арктических регионов и являются лучшими из всего, чем мы на сегодняшний день располагаем. Настоящее исследование поможет понять историю и потенциальные причины диверсификации видов, в Берингии в целом и в Арктике в частности, с использованием данных по экорегионам и климату в качестве меры различий между восточной и западной частями Берингии.

Материалы и методы

1. Полевые работы на Аляске (многолетние) и на Чукотке (2010 год)

В начале девяностых годов прошлого века в гербарии при музее Университета штата Аляска была собрана обширная коллекция образцов растений при поддержке Международной программы Национального научного фонда (NSF), Программы «Берингия» Службы национальных парков и в сотрудничестве с российскими учеными. Наиболее важную роль при проведении недавних исследований по панарктической флоре сыграли коллекции с Дальнего Востока России и из центральной Сибири, предоставленные, в основном, Ботаническим институтом им. Комарова в Санкт-Петербурге и Центральносибирским ботаническим садом в Новосибирске, а также наши собственные коллекции, собранные на Алтае и в Саянах на юге центральной Сибири (Давидом Мюрреем) и на Чукотке (Каролиной Паркер). Летом 2010 года при поддержке

Национального научного фонда и Программы «Общее наследие Берингии» Службы национальных парков была проведена экспедиция по сбору берингийских растений на реку Чегитун в восточной Чукотке совместно с Ботаническим институтом им. Комарова в Санкт-Петербурге. Цель исследования состояла в сравнении полученных результатов с таксонами, собранными в процессе многолетних работ на полуострове Сьюард на Аляске.

2. Классификация экорегионов Аляски (а) и Чукотки (б)

а) Картографирование экосистем на Аляске имеет длинную историю. Вначале предпринимались попытки интерпретировать ландшафт и растительный покров с использованием черно-белой аэрофотографии (Спецман, 1963). В 1980е годы появление дистанционного зондирования и совершенствование понимания экосистемных процессов привело к глобальным попыткам картографирования экосистем, в результате которых появилось две различные карты штата Аляска (Галлант и др., 1995; Новацкий и Брок, 1995). Затем была создана междисциплинарная, межведомственная и международная группа, которая попыталась свести границы экорегионов на Аляске в единое целое и в результате появилась Объединенная карта экорегионов Аляски (Новацкий и др., 2001; <http://agdcftp1.wr.usgs.gov/pub/projects/fhm/akecoregions.htm>). Всего на Аляске было выделено 32 экорегиона на основании таких критериев как климат, физиография, растительность, геология/поверхностные отложения и обледенение. Впоследствии они были заведены в систему ГИС (Географическая информационная система ArcGIS vers. 10).

б) Что же касается флористического деления Чукотки, мы взяли за основу карту, составленную Борисом Юрцевым и его коллегами из Ботанического института им. Комарова РАН в Санкт-Петербурге. В России имеется большое количество публикаций, свидетельствующих о проведении долгосрочных и фундаментальных исследований в сфере флористической классификации и районирования Арктики, лишь некоторые из которых были переведены на английский язык (Разживин, 1999). Работа Юрцева основывается на солидной и обширной базе первичных полевых данных (Юрцев и др., 1978). Но основе этих данных Юрцев разработал и усовершенствовал аналитический подход с широким диапазоном критериев, которые должны находиться в сбалансированном соответствии

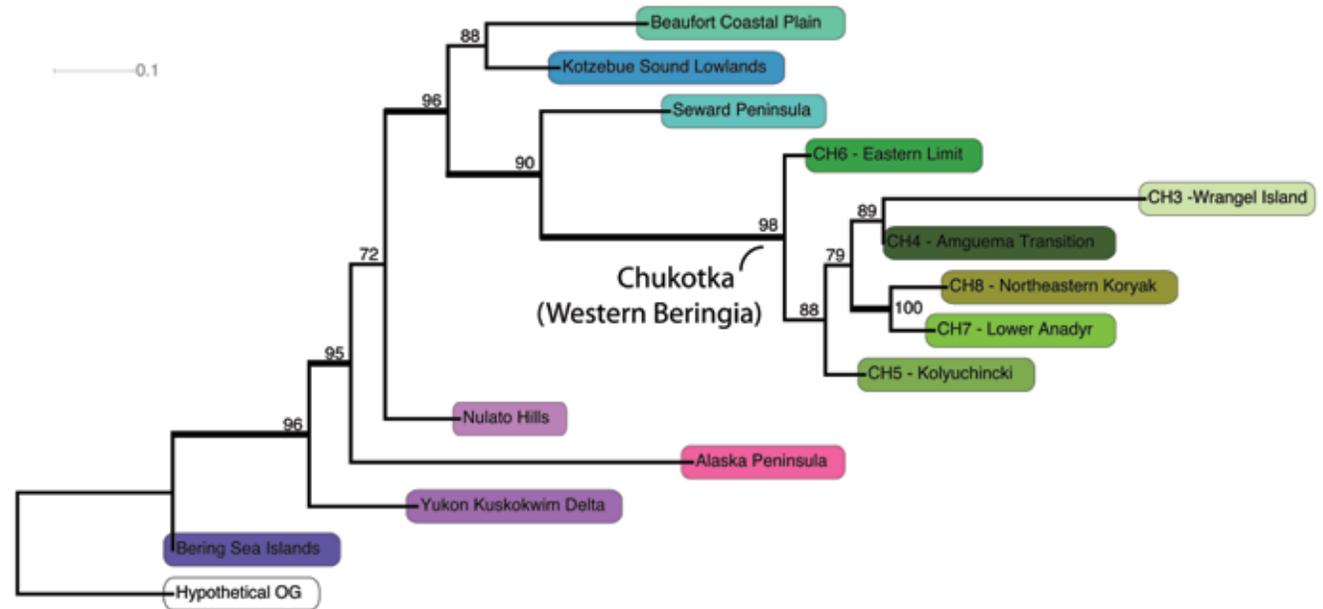


Рисунок 3. Ареал-кладограмма экорегионов на основе анализа максимального правдоподобия с использованием программы RAxML vers. 7.2.8. Значения (МП МБ) указаны над ветвями на основании 1000 репликатов. Цвета регионов соответствуют цветам на Рисунке 2.

друг с другом для определения границ между регионами и субрегионами. Таким образом, в основу представленной здесь карты положен качественный подход (Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1978; Юрцев, 1994). Хотя полученные результаты не поддаются прямому воспроизведению, как Классификация растительности Аляски Виерека (Виерек и др., 1992), и не основываются на таких современных методах как базы данных ГИС, базы гео-данных или нелинейной статистике, они представляют собой надежную общепринятую систему классификации, применяемую на Чукотке и в других районах российской Арктики.

3. Анализ таксонов и ареалов

В работе были использованы следующие данные: по Аляске - данные с привязкой к местности (103.074) из базы данных музейного гербария Университета штата Аляска (<http://arctos.database.museum/SpecimenSearch.cfm>) (Новацкий и др., 2001), по Чукотке - данные контрольного перечня «Флора чукотской тундры» (Юрцев и др., 2010) а также перечня по острову Врангеля (Петровский 1988).

Данные были сведены в таблицу наличия и отсутствия таксонов по выбранным экорегионам Берингии (Рисунок 2). Таксономические названия соответствуют перечню панарктической флоры <http://nhm2.uio.no/paf/>. Затем этот набор данных анализировался по методу максимального правдоподобия с использованием модели Маркова и программы RAxML (www.phylo.org/sub_sections/portal/). Во все анализы включалась гипотетическая нулевая искусственно созданная внешняя группа в целях укоренения (Гипотетическая ВГ; Розен, 1988; Кракрафт, 1991; Морроун, 1994). Используя полученные кладограммы «таксон-ареал» в качестве основы для стохастической реконструкции ключевых видов в программе Mesquite <http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html> мы получили проверяемые гипотезы по истории популяций растений Берингии, которые можно анализировать далее с использованием данных молекулярного секвенирования.

4. Оценка климатических данных

В целях обеспечения единообразия мы использовали

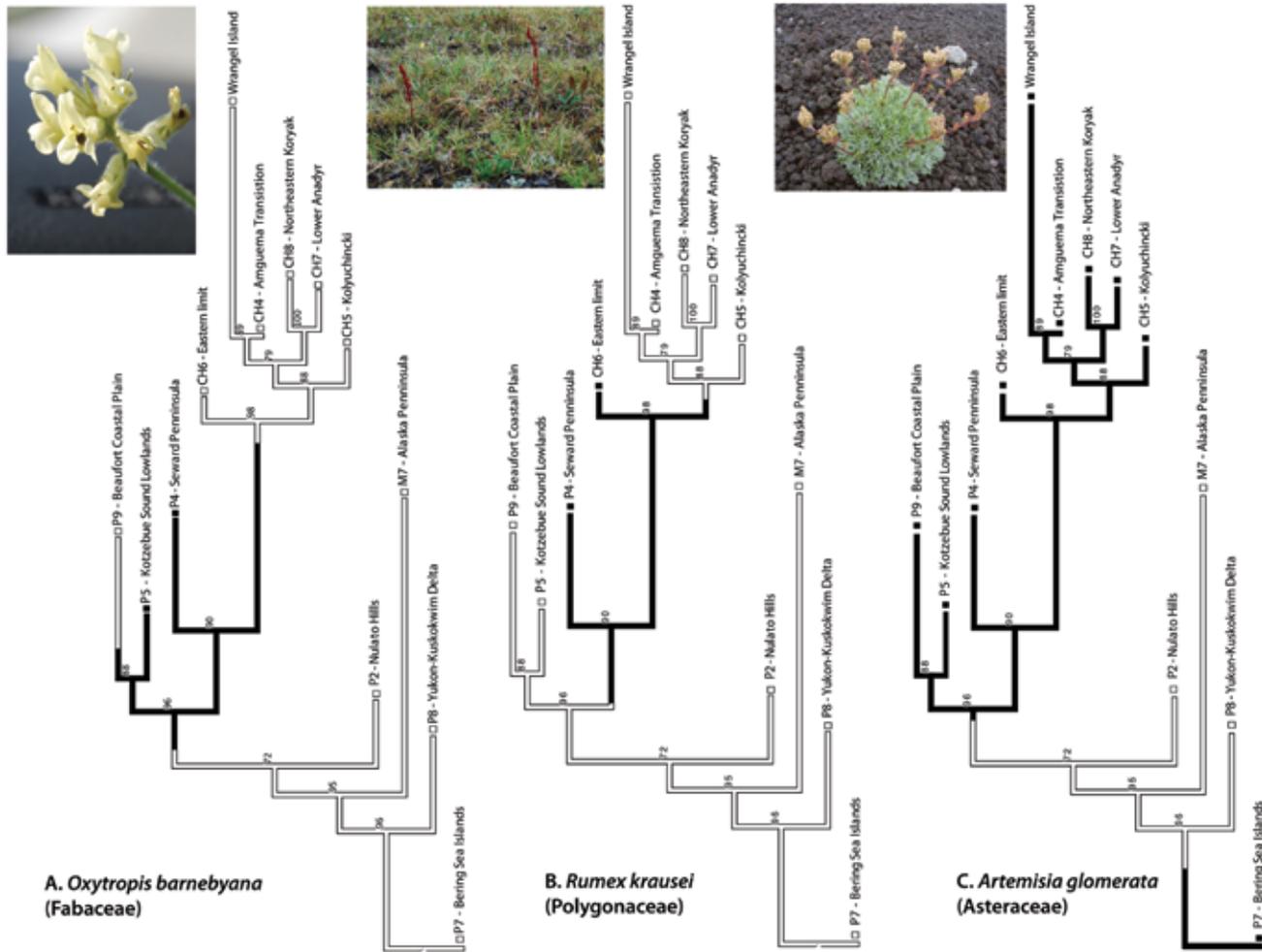


Рисунок 4. Стохастическое моделирование признаков эндемика Западной Берингии *Oxytropis barnebyana* (слева), узко амфиберингийского редко встречающегося вида *Rumex krausei* (в центре) и широко распространенного амфиберингийского вида *Artemisia glomerata* (справа). На вставке - *O. barnebyana*, Аляска, полуостров Сьюард. *R. krausei*, Чукотский автономный округ; Подтверждение Бутстреп тестом указана в каждом узловом звене. Состояние признака указано квадратиками на концах (черный = наличие. Белый = отсутствие). Изменения признака на ветвях, а не только в узловых точках показано цветом ветвей (выявлено методом максимального правдоподобия, программа Mesquite).

сообщества размещаются на полуострове Сьюард (777 таксонов), полуострове Аляска (685 таксонов, хотя и не в Арктике) и в Чукотском регионе №6 Восточный Предел, где было документировано 611 таксонов (Таблица 1). К регионам с наименьшим количеством таксонов относятся острова Берингова моря возле Аляски (276 таксонов), дельты рек Юкон и Кукоквим (341 таксон в каждой) и остров Врангеля, где зафиксировано наличие 352 таксонов (Таблица 1). Только 20 таксонов обладали столь широкими экологическими возможностями, что их присутствие было обнаружено во всех 13 экорегионах (Таблица 2).

Результаты анализа методом максимального правдоподобия (МП) в программе RAxML позволяют однозначно сгруппировать вместе экорегионы Чукотки (подтверждение Бутстреп-тестом = 100%) и указывают на их происхождение из экорегионов Аляски (Рисунок 2). По всей топологии подтверждающие значения (подтверждение максимального правдоподобия методом Бутстреп – МП МБ) высоки для всех клад (Рисунок 3). Экорегион полуострова Сьюард имеет наибольшее число общих таксонов со всеми кладообразующими экорегионами Чукотки (МП МБ 98%) и образует хорошо обоснованную сестринскую группу чукотским экорегионам (МП МБ 90%, Рисунок 3). Экорегионы Северовосточный Корякский (СН8) и Анадрьский (СН7) – самые молодые в западной Берингии (МП МБ 100%, Рисунок 3) и характеризуются присутствием большого количества общих видов. Оба региона входят в выделенную Юрцевым Южную чукотскую суб-провинцию (1978).

Аналогичным образом остров Врангеля (СН3) и Амгуэмский мост (СН4) также недавнего происхождения и образуют кладу (МП МБ 89%, Рисунок 3). В отличие от них остров Врангеля характеризуется большим числом эндемичных видов, что подтверждается длинной ветвью, ведущей к острову Врангеля и

данные, находящиеся в свободном доступе на сайте WorldClim (www.worldclim.org). Мы использовали многолетние средние значения температур и осадков января и июля для обозначения «климата». Эти данные повторно проецировались в программу ArcGIS в проекцию Меркатора исследуемого региона (Херрик и др., 2013), а затем на них накладывались созданные вручную векторные форматы географических файлов экорегионов Чукотки (Юрцев и др., 2010) и Аляски (Новацкий и др., 2001). Для извлечения данных использовалась программа Geospatial Modeling Environment (GME; Hawth's tools), а также R and

SPLUS для построения боксплотов (ящичковых диаграмм), показывающих срединные значения и интервалы 95% правдоподобия по каждому их экорегиональных полигонов (при недостатке количества проб).

Результаты

Таблица насчитывала 1 549 наименований таксонов по обследуемым регионам. Многие из них встречаются как на Аляске, так и на Чукотке, хотя есть и определенное количество уникальных таксонов, обнаруженных только в одном экорегионе (Таблица 1). Наиболее богатые

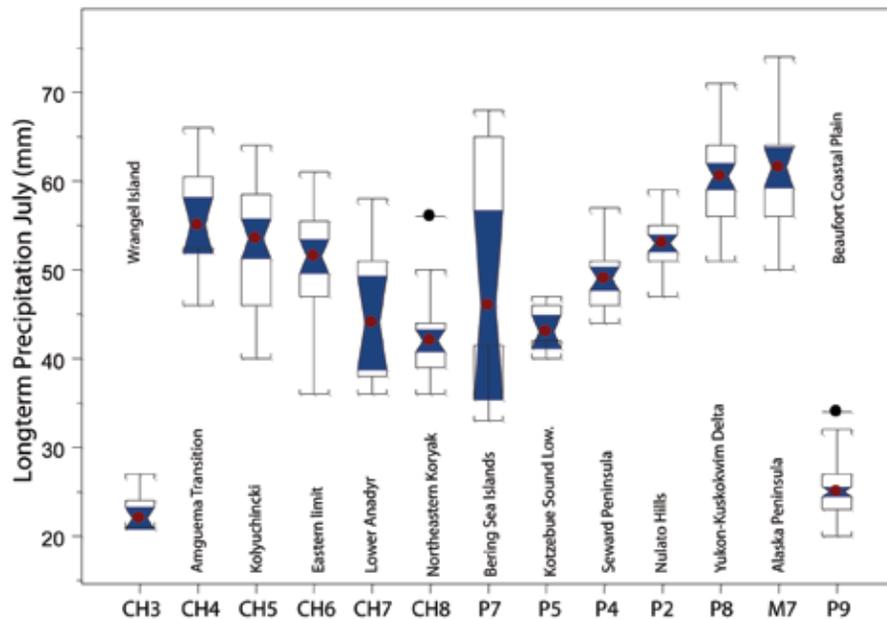
Таблица 1. Сравнение таксономического состава отдельных экорегионов Аляски и Чукотки на основании данных по встречаемости Аркто и Перечня растений острова Врангеля (Петровский, 1988) и чукотской тундры (Юрцев и др., 2010).

	Всего таксонов	%	Всего уникальных таксонов	%
Полуостров Аляска	685	44.22	167	10.78
Низменности залива Коцебу	445	28.73	11	0.71
Острова Берингова моря	276	17.82	10	0.65
Холмы Нулато	425	27.44	12	0.77
Полуостров Сьюард	777	50.16	75	4.84
Дельта Юкон-Кускоквим	341	22.01	12	0.77
Береговая равнина моря Бофорта	420	27.11	22	1.42
Чукотка 4 – Амгуэмский мост	487	31.44	1	0.06
Чукотка 5 – Колючинки	485	31.31	3	0.19
Чукотка 6 – Восточный предел	611	39.44	16	1.03
Чукотка 7 – Нижний Анадырь	596	38.48	21	1.36
Чукотка 8 – Северовосточный Корякский	481	31.05	5	0.32
Чукотка 3 – Остров Врангеля	352	22.72	27	1.74

Anemone richardsonii, *Arctagrostis arundinacea*, *Artemisia tilesii* subsp. *tilesii*, *Cerastium beeringianum* var. *beeringianum*, *Equisetum arvense*, *Festuca rubra* subsp. *rubra*, *Hierochloë alpina*, *Luzula kjellmaniana*, *Pedicularis capitata*, *Pedicularis verticillata*, *Poa arctica* subsp. *arctica*, *Poa pratensis* subsp. *alpigena*, *Pyrola grandiflora*, *Ranunculus hyperboreus* subsp. *hyperboreus*, *Ranunculus nivalis*, *Salix arctica*, *Salix reticulata*, *Saxifraga hirculus*, *Tofieldia coccinea*, и *Valeriana capitata*

Таблица 2. Таксоны, обнаруженные во всех 14 обследованных экорегионах.

A



B

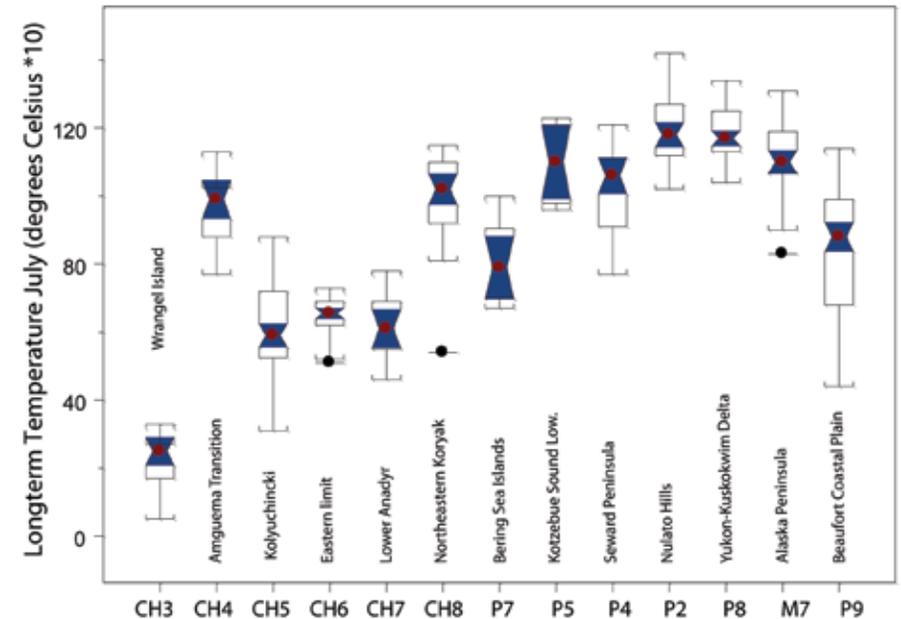


Рисунок 5. Оценка климатических данных (A) средне-годовых температур июля и (B) среднего количества осадков в июле месяце. Боксплоты показывают серединные значения и 95% доверительные интервалы по каждому экорегиону.



Фото Ричарда Вольфа

Рисунок 6. Укладка образцов в гербарный пресс в полевом лагере около села Лорино, Чукотский полуостров, Россия

представляющей многочисленные таксоны, характерные только для флоры острова (Рисунки 3-4).

Мы отобрали несколько интересных видовых схем, чтобы продемонстрировать процесс образования разнообразия в Берингии (Рисунок 4А-С). Каждая схема представляет собой один из большого числа возможных вариантов развития вида. Рисунок 4А показывает реконструкцию методом стохастического моделирования вида *Oxytropis barnebyana*, который является эндемиком Восточной Берингии и дает возможность предположить его распространение во всем предковом ареале береговой равнины моря Бофорта (Р9), низменностей Коцебу (Р5), полуострова Сьюард (Р4) и производной клады западной Берингии. Позднее на прибрежной равнине моря Бофорта и в западной

Берингии данный вид мог вымереть. При другом варианте развития вид *O. barnebyana* мог присутствовать в предковом ареале прибрежной равнины моря Бофорта (Р9), низменностях Коцебу (Р5), полуострова Сьюард (Р4), а затем распространиться с полуострова Сьюард только на прилегающие к нему низины Коцебу (Р5), тогда как Берингов пролив оказался препятствием для распространения этого растения в западную Берингию, где оно сегодня не встречается. На Рисунке 4В показан восстановленный методом стохастического моделирования узко амфи-берингийский вид *Rumex krausei*, встречающегося сегодня только в мокрой извстняковой тундре полуострова Сьюард (Р4) и в регионе Восточный предел (СН6) Чукотки. Реконструкция показывает, что данный вид присутствовал в предковом ареале в остальных пяти входящих в западную Берингию экорегионах Чукотки, но, возможно, не смог там закрепиться. Возможно, его отсутствие в экорегионах западной Берингии объясняется вымиранием. Реконструкции распространения широко встречающейся амфиберингийской *Artemisia glomerata* показывает прошлое существование вида в компактных предковых ареалах (Рисунок 4С). Впоследствии этот вид разветвился в предковых ареалах экорегионов западной Аляски (береговая равнина моря Бофорта, низменности Коцебу и полуостров Сьюард) и производной кладе Западной Берингии (СН6 – Восточный предел, СН3 – Остров Врангеля, СН4 – Амгуэма, СН8 – Северо-восточный корякский, СН7 – Нижний анадырский регион, СН5 – Колючинки). Его присутствие на островах Берингова моря, вероятно, объясняется расселением в этот регион.

Обращают на себя внимание климатические различия июльских показателей в разных районах Берингии (например, в одних и тех же широтах (СН5 Колючинки и СН6 Восточный предел в сравнении с Низинами Коцебу (Р5) и Полуостровом Сьюард (Р4) (Рисунок 5А, В). Чукотка оказывается более прохладной и несколько менее влажной. Остается только выяснить, являются ли климатические различия еще одним препятствием на пути распространения растений наряду с физическими барьерами. Но уже сегодня климатически обоснованные различия прослеживаются довольно четко и с высокой степенью правдоподобия – более 95% (Рисунки 5А и В).

Обсуждение

Мелкомасштабная оценка видового разнообразия по региональным перечням видов и музейным записям – лишь первый шаг в определении приоритетов в работе по сохранению ресурсов. Более того, сравнение видовых сообществ различных географических регионов может содействовать пониманию истоков и истории биоразнообразия (Мавродиев и др., 2012) в условиях недостатка или отсутствия подробных филогенетических данных из конкретных регионов.

История многих таксонов, встречающихся в разных экорегионах или ареалах, не может объясняться исключительно процессом расчленения исторических ареалов и изоляции их фрагментов. Напротив, многие популяции, скорее, являются результатом распространения их в конкретный ареал. В целом, расселение и занятие новых экологических ниш представляет собой наиболее вероятный процесс возникновения многих современных изолированных распространений эндемиков Восточной и Западной Берингии. В отсутствие филогенетических данных документация встречаемости видов по гербариевым образцам позволяет нам выдвигать проверяемые гипотезы по истории популяций конкретных ареалов, которые затем можно прорабатывать с использованием генетических данных. В связи с плохой сопоставимостью экорегионов Берингии в их нынешнем виде, мы предлагаем пересмотреть критерии и схему их выделения на основе новейших научных данных и методов.

В целом обзор исторических реконструкций по методу стохастического моделирования показывает, что современная картина распределения видов в Берингии сложилась в результате независимых процессов расселения, вымирания и в некоторых случаях расчленения и изоляции ареалов экологическими или физическими барьерами (например, Беринговым проливом). С течением времени данные процессы привели к формированию одинаковых растительных сообществ в двух разъединенных районах (Восточной и Западной Берингии).

Будучи так называемой «горячей точкой» арктического биоразнообразия, остров Врангеля характеризуется большим количеством эндемичных видов (Петровский, 1997). Наш анализ показывает, что флора острова Врангеля сформировалась, в основном, в результате многочисленных расселений видов с «большой земли»; вероятно, в формировании биоразнообразия также имели место

явления расчленения и изоляции. Остров Врангеля является частью крупного континентального шельфа, отделившейся от континентальной Берингии только около 10 000 лет назад. Он оставался свободным от ледников на протяжении, как минимум, всего обледенения эпохи плейстоцена (Стаух и Гвалтиери, 2008), и не уходил под воду во время наступления океана на сушу в позднем Плейстоцене (Баух и др., 2001). Остров характеризуется большим количеством различных биотопов. Здесь много гор, занимающих до 70% территории острова, и достигающих до 1096 метров высотой, и много долин с благоприятным микроклиматом. Разнообразие сред обитания на острове Врангеля, возможно, повлияло на высокий уровень присутствующего здесь эндемизма. Повышенное разнообразие эндемичных видов также нашло свое отражение в повышенном числе полиплоидов на острове, и Петровский (1997) выделяет его в собственный флористический район «Врангелия» (Петровский, 1997, его Рисунок 1), отличный от флористический районов «Сьюардии», в которую входят большая часть Чукотского полуострова, остров Св. Лаврентия и полуостров Сьюард (то есть экорегионы СН5, СН6, Р7 [только остров Св. Лаврентия], Р4, Р5, и Р2, см. Рисунок 1) или «Маккензии», простирающейся от моря Бофорта (Р9) до хребта Брукс и гор Ричардсона, и от залива Амундсена на востоке до отмели Геральд на западе.

Обобщенные климатические показатели по каждому экорегиону показывают определенные закономерности, различия и наложения. Некоторые из них в регионах сухопутной части Берингии не описывались. Например, мы видим, что в июле месяце восточная Чукотка в среднем на 4 градуса холоднее западной Аляски (Рисунок 5В), при этом, хотя количество осадков является почти одинаковым, различия между климатом обоих регионов в зимнее время практически не наблюдается (результаты здесь не показаны; см. также Рисунок 5А). Янг (1971) уже суммировал аналогичные наблюдения в своей часто игнорируемой учеными статье о флористическом зонировании Арктики. Исследуя северную границу распространения растений в Арктике, Янг (1971) обнаружил четкую корреляцию между границей распространения растений и общим количеством тепла в этих районах в летнее время. На основании этой информации он выделил в Арктике флористические зоны, которые хорошо объясняют, в частности, почему флора острова Св. Лаврентия так резко отличается от флоры полуострова Сьюард при том что оба региона находятся на одних широтах и в географической

близости друг от друга (Даниельс и др., 2000).

Детальное сравнение островов Берингова моря с островами западной части Алеутского архипелага, хотя они и не входят в зону Арктики, дает еще одну оценку флористических сообществ двух различных групп островов Берингии (Гарутт и Икерт-Бонд, в данном томе). Насколько нам известно, до сих пор при рассмотрении экологической ниши для растений в пределах Берингии разница в климате сухопутных районов в летний период не описывалась, за исключением анализа, проведенного Янгом (1971) с модификациями, использованными Эвельбакк и др. (1999) и Даниельс и др. (2000). Скорее всего, воздействие летнего тепла на распространение растений в Арктике связано с океаническими режимами

и течениями, а также облачным покровом (Ритчи и Хэр, 1971). Эти факторы заслуживают более пристального внимания и изучения, особенно применительно к понятию «климатического барьера». Кроме того, данные выводы имеют важное значение в отношении того, какие конкретно районы внутри Берингии фактически можно сопоставлять на основании данных по распространению растений и так далее. Необходимо пересмотреть правомерность нынешних границ экорегионов и Берингии в целом. Наличие качественных данных по распределению, генетике и климату дает нам возможность более точно определить границы и количество экорегионов Берингии.



Рисунок 7. «Арктический тундро-мобиль», вездеход у реки Четыгун, Чукотский полуостров, Россия

Рисунок 7. «Арктический тундро-мобиль», вездеход у реки Четыгун, Чукотский полуостров, Россия

СПРАВОЧНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Экерли Д.Д., Лоари С.Р., Корнуэлл У.К., Вайс С.Б., Гамильтон Г., Брансфорт Р. Крафт Н.Дж.Б. География климатических изменений: что это означает для природоохранной биогеографии. Журнал *Diversity Distribution*, 16: 476-487.

Баух Х.А., Мюллер-Лупп Т., Талденкова Е., Спиленхаген Р.Ф., Кассенс Х., Грутс А.М., Тиед Ж., Хайнемайер Дж., Петряшов Дж. Хронология наступления моря на севере Сибири в эпоху голоцена. Публикация *Global Planetary Change* 31: 125–139.

Группа CAVM, 2003

Карта растительности циркумполярной Арктики. Масштаб: 1:7.500.000. Программа сохранения арктической флоры и фауны (CAFF), Карта №1. Служба Охраны ресурсов рыб и дикой природы, Анкоридж.

Кракraft Дж., 1991

Модели разнообразия в рамках континентальных биот: иерархическое соответствие областей эндемизма у австралийских позвоночных. Журнал *Austral. Syst. Bot.* 4: 211–227.

Эдлунд С.А. и Альт Б.Т., 1989

Региональные корреляции растительности и летних климатических параметров на островах Королевы Елизаветы, Северо-Западные территории, Канада. Журнал *Arctic* 42: 3–23.

Даниельс Ф.Дж.А., Бюльтман Х., Люнтербуш М. и Вильгельм М.

Растительные зоны и биоразнообразие североамериканской Арктики. Публикация *Berichte der Rhein Hessischen Tüxen-Gesellschaft* 12: 131–151

Даниельс Ф.Дж.А., Гиллеспи Л., Поулин М., Афонина О.М., Алсос И.Г., Аронсон М., Бюльтман Х., Икерт-Бонд С.М., Константинова Н., Лавджой С., Вяре Х. и Бакке Вестергаард К., 2013. Глава 9: РАСТЕНИЯ (под редакцией) Х. Мелтофт.

Оценка биоразнообразия Арктики: статус и тенденции. Программа сохранения арктической флоры и фауны (CAFF), стр. 259-301.

Элвебак А., Элвен Р., Разживин В.Ю., 1999.

Разграничение, зональное и секторальное подразделение Арктики на панарктическую флору. Проект. В монографии Концепция видов на крайнем севере – инициатива Панарктической флоры под редакцией И. Нордала и В.Ю. Разживина. Норвежская академия науки и литературы, Осло, Норвегия, стр. 375-386.

Флероу К.К., 1967.

О происхождении млекопитающей фауны Канады. В сборнике «Сухопутный Берингов Мост» под редакцией Д. Хопкинса. Издательство *Stanford University Press*, 271–287.

Галлант А.Л., Бинниан Е.Ф., Омерник Дж. М., Шасби М.Б., 1995.

Экорегions Аляски. Рабочий документ Геологической службы США, 1567.

Херрик К. А., Хуэттманн Ф., Линдгрэн М.А., 2013.

Глобальная модель прогнозирования птичьего гриппа у диких птиц: значение северных регионов. Журнал *Veterinary Research* 44(1): 42. doi:10.1186/1297-9716-44-42.

Хоф А., Джэнсон Р., Нильсон Р., 2012.

В условиях будущих климатических изменений преимущество получат неспециализированные млекопитающие арктических и субарктических регионов. Публикация *PLoSone* 7(12): e52574. doi:10.1371/journal.pone.0052574.

Холдридж Л.Р., 1947.

Определение формаций растений по простым климатическим данным. Журнал *Science* 105: 367–368.

Холдридж Л.Р., 1966.

Система биомов. Публикация *Adansonia* 6: 199–203.

Хопкинс Д.М., 1967.

Сухопутный Берингов мост. Издательство *Stanford University Press*.

Хультен Е., 1937.

Описание истории арктической и бореальной биоты в четвертичном периоде. Стокгольм. Издательство *Bokförlags Aktiebolaget Thule*.

Икерт-Бонд С.М., Мюррей Д.Ф., ДеШен Е., 2009.

Контрастные модели расселения растений в Берингии. Материалы симпозиума по исследованиям в парках арктической Аляски и Международной конференции по Берингии. Сборник статей *Alaska Park Science*, том 8 (2): 26–32.

Холод С.С., 2007.

Классификация растительности острова Врангеля. Растения России. Санкт-Петербург 11, стр. 3-135.

Лоари С.Р., Картер Б.Е., Хейхоу К., МакМагон С., Моу Р., Найт К.А., Экерли Д.Д.

Климатические изменения и будущее эндемичной флоры Калифорнии. Публикация *PloS One* 3: e2502. doi:10.1371/journal.pone.0002502.

Мавродиев Е.В., Ликанов А.П., Целлинес Н.

Вероятностный подход к выработке гипотез по эволюции и исторической биогеографии в районах нижней Волги. *Экология и эволюция* №2: 1765–1779.

Морроун Дж.Дж. 1994.

Об идентификации областей эндемизма. Журнал *Systematic Biology* 43: 438–441.

Мюррей Д.Ф. 1995.

Причины растительного разнообразия Арктики: истоки и эволюция. В сборнике под редакцией Чейпина Ф.С. и Кернера С. «Биоразнообразие арктической и альпийской растительности: картина, причины и экосистемные последствия». Публикация *Springer*

- Verlag, 21–32.
- Новацкий Г., Брок Т., 1995.
Экорегions и субрегионы Аляски, Экокарта Версия 2.0 (карта). МСХ США Служба Лесов, Аляска, Джуно. Масштаб: 1:5.000.000.
- Новацкий Г., Спенсер П., Флеминг М., Брок Т., Йоргенсон Т.
Экорегions Аляски: 2001. Отчет Геологической службы США, стр. 02-297.
- Петровский В.В., 1988.
Сосудистые растения острова Врангеля. Конспект флоры. Сдано в печать. Магадан.
- Петровский В.В., 1997.
Области интенсивного видообразования на Арктическом шельфе Берингова моря. Работы по ботанике 132: 19–25.
- Пиелоу Е.К., 1991.
После ледникового периода: возвращение жизни в районы обледенений Северной Америки. Чикаго. Издательство: : University of Chicago Press.
- Разживин В.Ю., 1999.
Зонация растительного покрова в российской Арктике. В сборнике под редакцией Нордала и Разживина «The Species Concept in the High North – a Panarctic Flora Initiative.» Норвежская академия наук и литературы, Осло, Норвегия 113-130.
- Ричи Дж.К., Хеар Ф.К., 1971.
Растительность и климат позднего четвертичного периода на границе зоны лесов на северо-западе Северной Америки. Исследования четвертичного периода 1: 331–342.
- Риклефс Р.Е., 2004.
Всеобъемлющие рамки для глобального. Записки экологии 7: 1–15.
- Розен Б.Р., 1988.
От окаменелостей к истории земли: прикладная историческая биогеография. В сборнике «Аналитическая биогеография» под редакцией А.А. Майерса и П.С. Гиллера. Лондон. Издательство Chapman and Hall, 437–481.
- Рой К., Голдберг Е.Е., 2007.
Происхождение, вымирание и расселение: интеграционные модели для понимания современных градиентов разнообразия. Журнал The American Naturalist 170: S71–S85.
- Спетцман Л. А., 1963.
Исследование рельефа Аляски. Часть 5. Растительность. Инженерное командование Армии США. Исследование инженерной разведки 301.
- Стауч Г., Галтиери Л., 2008.
Оледенение позднего четвертичного периода в северо-восточной России. Исследования Четвертичного периода 23: 545–558.
- Уолкер Д.А., Рейнолдс М.К., Даниельс Ф.Дж.А., Эйнарсон Е., Элвebak А., Гульд У.А., 2005.
Карта растительности циркумполярной Арктики. Журнал Journal of Vegetation Science 16: 267–282.
- Вирек Л.А., Дирнесс К.Т., Бэттен А.Р., Вензлик К. Дж., 1992.
Классификация растительности Аляски. Министерство сельского хозяйства США, Служба лесов, Научно-исследовательская станция северо-западной части тихоокеанского побережья, Общий технический отчет PNW-GTR-286.
- Винс Дж.Дж., Донохью М.Дж., 2004.
Историческая биогеография, экология и богатство видов. Тенденции в экологии и эволюции, 19: 639–644.
- Янг С., 1971.
Сосудистые растения острова Св. Лаврентия с учетом флористического зонирования арктического региона. Материалы гербария Гарвардского университета 201: 11–115.
- Юрцев Б.А., 1972.
Фитогеография северо-восточной Азии и проблема транс-берингийских флористических взаимосвязей. В сборнике под редакцией А. Грэхема «Флористика и палеофлористика Азии и восточной Северной Америки». Амстердам. Издательство Elsevier, 19-54.
- Юрцев Б.А., 1974.
Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Ленинград. Издательство «Наука», 160 стр.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В., 1978.
Флористическое ограничение и разделение Арктики. В сборнике под редакцией Юрцева «Арктическая флористическая область». Ленинград. Издательство «Наука», 5-104.
- Юрцев Б.А., 1994.
Флористическое разделение Арктики. Журнал «Наука о растениях» 5:765-776.
- Юрцев Б.А., Королева Т.М., Петровский В.В., Полозова Т.Г., Жукова П.Г., Катенин А.Е., 2010.
Конспект флоры Чукотской тундры. Санкт-Петербург: VVM. 850 стр.