

## Древесные и травянистые растения Внутренней Азии: видовое богатство и эколого-географические особенности

Д. В. САНДАНОВ<sup>1</sup>, Y. LIU<sup>2</sup>, Z. WANG<sup>2</sup>, А. Ю. КОРОЛЮК<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН  
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6  
E-mail: denis.sandanov@gmail.com

<sup>2</sup>Peking University  
100871, China, Beijing, Yiheyuan Road Haidian District, 5  
E-mail: 18811378132@163.com, zhiheng.wang@pku.edu.cn

<sup>3</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: akorolyuk@rambler.ru

Статья поступила 17.12.2019

После доработки 03.01.2020

Принята к печати 24.01.2020

### АННОТАЦИЯ

Изучено разнообразие сосудистых растений Внутренней Азии и выявлены основные факторы среды, определяющие распространение видов различной жизненной формы и размерности ареала. Ведущими факторами видового разнообразия на территории Внутренней Азии являются изменения климата в прошлом и параметры увлажнения. Температурные условия современного климата не оказывают значимого эффекта на видовое богатство растений. Для древесных растений важное значение имеют условия современного климата, такие как сезонность осадков, средняя сумма осадков зимой и весной, дневной диапазон температуры. В противоположность этому для травянистых видов важную роль играют скорость изменения климата со среднего голоцена и последнего ледникового максимума, пространственная гетерогенность осадков и значения средних летних температур. Возрастающая аридизация в изучаемом регионе в будущем может оказать влияние на сокращение местообитаний растений с узким ареалом.

**Ключевые слова:** разнообразие растений, видовое богатство, экологические факторы, изменение климата, Внутренняя Азия.

Традиционно изучение закономерностей распределения видового богатства проводилось в крупных регионах с богатой флорой, таких как тропические горные экосистемы [Antonelli et al., 2009] или тропические леса [Hoorn et al., 2010; Werneck et al., 2011]. При этом территории с относительно невысоки-

ми показателями видового разнообразия растений, такие как Внутренняя Азия, все еще остаются недостаточно изученными [Tietjen et al., 2009; Li, Yang, 2014]. Закономерности пространственного распределения растений и разнообразия видов в центре Азии могут в значительной степени отличаться от эквато-

риальных или приокеанических областей. Современные исследования в основном направлены на выявление общего видового богатства растений и связи с климатом, тогда как в значительно меньшей степени изучено влияние климатических изменений на видовое богатство различных жизненных форм или разной размерности ареала [Albuquerque et al., 2011; Liu et al., 2019].

Древесные и травянистые растения характеризуются различной морфологией, разным эволюционным происхождением и отличающимися функциональными признаками, что позволяет предположить для этих жизненных форм различный отклик на изменения экологических факторов. Например, различная глубина залегания корней у деревьев и трав способствует дифференциации стратегии использования водных ресурсов [Шереметьев, Гамалей, 2009; Гамалей, 2015], а для трав характерна более короткая продолжительность онтогенеза по сравнению с древесными жизненными формами [Серебряков, 1962; Скрипчинский, 1977; Смирнова и др., 2002; Linder, 2008; Hughes, Atchison, 2015], что позволяет им приспосабливаться к краткосрочным изменениям климата. Необходимо отметить, что большинство исследований пространственного разнообразия растений проводится в лесных экосистемах или для древесных растений, тогда как закономерности для травянистых видов изучены заметно слабее. В регионах континентальной Азии травянистые растения являются доминантами фитоценозов, имеющих ландшафтообразующее значение [Лавренко и др., 1991], что делает актуальным прогнозирование их возможного распространения при изменениях климата.

Виды с широкой и узкой размерностью ареала могут иметь различный отклик на изменения климата и структуры их местообитаний. Виды с небольшим ареалом (большей частью реликты или эндемики) характеризуются узостью занимаемой ими экологической ниши и вследствие этого чувствительны к изменениям климата [Тишков, 2011]. Современные исследования показывают, что эндемичные горные виды могут в значительной степени сократить ареалы или даже исчезнуть под влиянием потепления климата [Dirnböck et al., 2011]. Широко распространенные виды адаптированы к различным экологическим условиям

и поэтому прогнозируемые изменения климата могут их затронуть в меньшей степени.

Внутренняя Азия – обширная внутриконтинентальная территория, охватывающая внеледниковую часть азиатского субконтинента. Она не имеет четких естественных границ и в географическом смысле довольно неопределенна [Дорофеюк, 2008]. Это связано с тем, что в ранних исследованиях термины “Внутренняя Азия” и “Центральная Азия” использовались зачастую как синонимы и под этими регионами разные исследователи понимали различные географические области [Дробышев, 2009]. В данном исследовании мы придерживаемся точки зрения К. В. Чистякова [2001], который выделяет Внутреннюю Азию как территорию в центре Азиатского континента, ограниченную с севера горными системами Южной Сибири, с юга – хребтами Бейшань, Наньшань, Алашань и Иньшань, с запада – горами Джунгарии и Восточным Тянь-Шанем, а на востоке – нагорьем Большого Хингана. Автором обозначены границы бессточного бассейна Внутренней Азии, которые взяты нами за основу в этом исследовании (рис. 1).

Целью наших исследований явилось изучение закономерностей распределения видового богатства и выявление ключевых факторов, определяющих видовое богатство сосудистых растений Внутренней Азии.

Для этого решались следующие задачи:

- 1) выявить особенности пространственного распределения видового богатства для видов различных жизненных форм и размерности ареала;

- 2) определить экологические факторы, которые обуславливают видовое разнообразие сосудистых растений различных жизненных форм и размерности ареала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Внутренняя Азия располагается в южной половине умеренного пояса Евразии. Резкая континентальность климата несколько ослабляется на крайнем западе региона, где в верхней части среднегорий и в высокогорьях ощущается влияние западного переноса, а также на его востоке, где заметно выражена роль муссонов, проникающих вплоть до восточных районов Монголии [Чистяков, 2003]. Среднего-

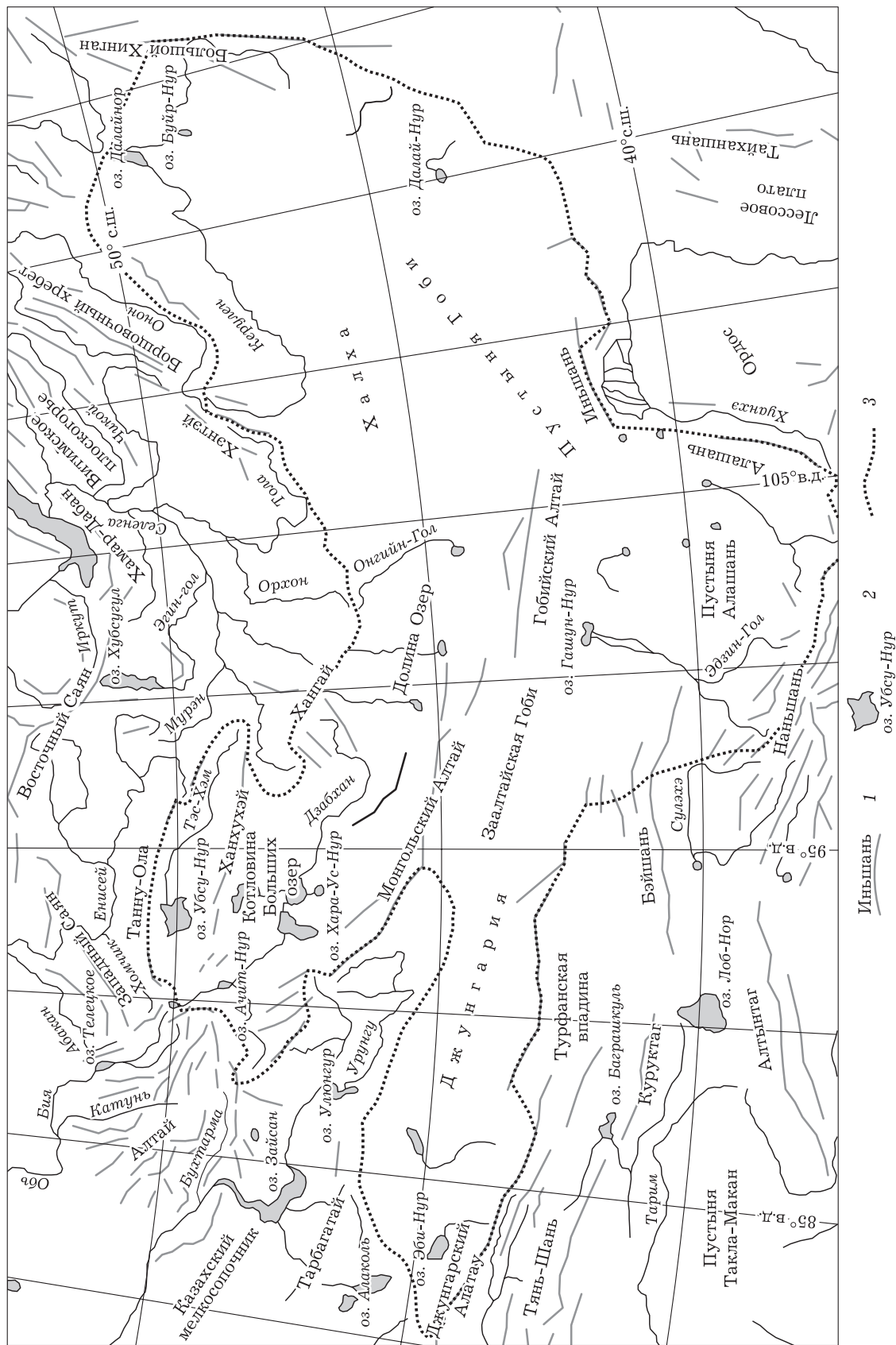


Рис. 1. Оро- и гидрография Внутренней Азии (по: [Чистяков, 2001]).

1 – горные хребты, массивы и нагорья; 2 – реки и озера; 3 – границы бессточного бассейна Внутренней Азии

довые значения температуры за период с 1982 по 2009 г. в целом показывают широтное распределение – от  $-5^{\circ}\text{C}$  на территории Сибири до  $15^{\circ}\text{C}$  на северо-западе Внутренней Азии и на севере Китая. Для горных регионов, таких как Тянь-Шань, Алтай, Памир и часть Тибетского нагорья (находящихся между 70 и 100 меридианами), среднегодовая температура наблюдается ниже  $0^{\circ}\text{C}$  [Mohammad et al., 2013].

В основу анализа положена специализированная база данных по распространению сосудистых растений на территории Внутренней Азии, которая является частью базы данных по аридным территориям Центральной Азии [Liu et al., 2019]. При подготовке базы использовались данные из флор и определителей, флористических списков, открытых баз данных и т. д. Разработанная база данных включает информацию о распространении 5918 видов. Для оценки видового богатства сосудистых растений использовано сеточное картирование с разрешением  $100 \times 100$  км. Пограничные ячейки, меньше 25 % площади которых захватывало изучаемый регион, из дальнейшего анализа исключались.

Все изучаемые виды были разделены на две категории согласно их жизненным формам: древесные (деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички, лианы) и травянистые (однолетние и многолетние травы и травянистые лианы). В итоге 928 видов отнесено к древесным и 4231 вид – к травянистым растениям. Для некоторых видов отсутствовали данные по биоморфам, доля таких видов в базе данных составила 12,83 %.

Ареал определялся по количеству ячеек, где отмечался изучаемый вид. Согласно предыдущим исследованиям все виды были разделены на группы с широким и узким ареалом [Agaújo et al., 2008]. В современной биогеографии для наземных организмов выделяются ареалы четырех уровней размерности [Петров, 2001]. В нашем случае широким ареалом обладают виды континентальной, провинциальной и региональной размерности, а узкоареальные виды отнесены к локальной размерности и совпадают с внутриландшафтными морфологическими комплексами. В конечном итоге, для анализа использовались данные по распространению 2526 узкоареальных и 1705 широкоареальных видов травяни-

стых растений и 484 узкоареальных и 444 широкоареальных видов древесных растений.

Биомы выделялись согласно работе Д. Олсона с соавторами [Olson et al., 2001]. По этой классификации господствующим биомом Внутренней Азии являются пустыни – районы Джунгарии, Гоби и Алашань (рис. 2, а). Степной биом распространен повсеместно и преобладает в восточной части региона. На крайнем востоке региона отмечается биом умеренных лесов, расположенный в западных отрогах Большого Хингана. На северо-западе и юго-востоке региона встречаются горные территории, поэтому одна ячейка включает несколько биомов, сочетания которых повторяются. Эти районы выделены отдельно и для них также проведен расчет показателей видового богатства.

Использованные в анализе экологические переменные сгруппированы по пяти категориям, их обозначения приведены в табл. 1. Данные по современному и прошлому климату загружены с сайта WorldClim (<http://www.worldclim.org>) в пространственном разрешении 1 угловая минута (1 arcmin). Данные по прошлому климату оценивались для двух периодов: последнего ледникового максимума (~22000 лет назад) и среднего голоцена (~6000 лет назад). Для этих данных рассчитаны температурные аномалии, т. е. абсолютные значения разницы среднегодовых температур прошлого геологического периода и современных данных. Эта переменная позволяет оценить произошедшие изменения температур и использовалась для расчета отклика видового богатства растений на наблюдаемые изменения. Климатическая ландшафтная метрика как “переменная скорости изменения климата” была предложена С. Лоари с соавторами [Loarie et al., 2009] и обозначает пространственную дистанцию, на которую должен сдвинуться ареал вида в связи с изменением климата. Более подробные детали по расчетам и анализу этой переменной приведены в работе А. Хаманна с соавторами [Hamann et al., 2015]. В нашем исследовании данные прошлых геологических эпох реконструированы с использованием модели MPI-ESM-P по методике С. Ватанабе с соавторами [Watanabe et al., 2011]. Данные по расчетам эвапотранспирации взяты с сайта CGIAR-CSI <http://www.cgiar-csi.org/data/global-aridity-and-pet-database>

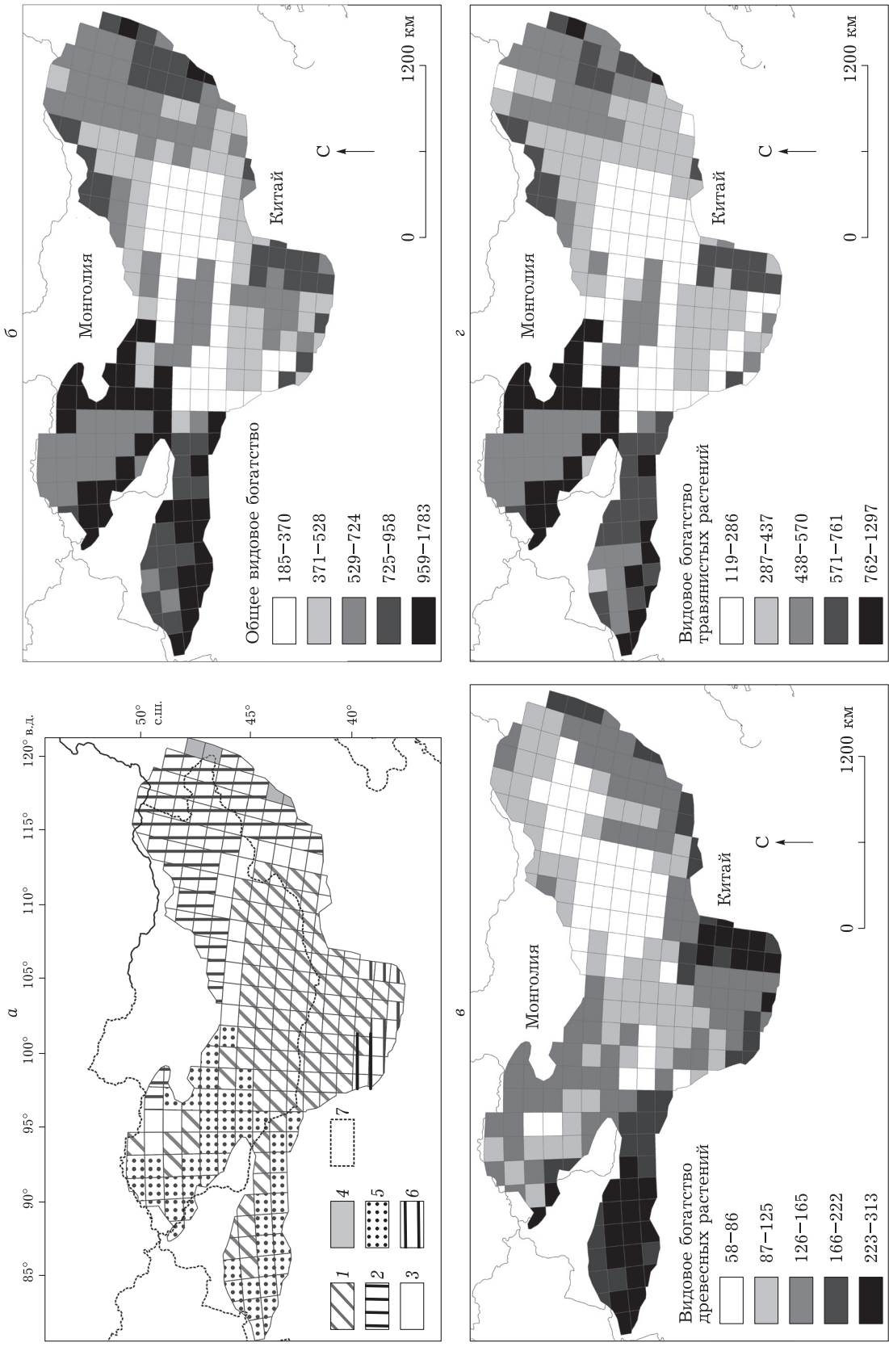


Рис. 2. Пространственное распределение биомов и видового богатства растений на территории Внутренней Азии.

*а* – основные биомы (1 – пустыни; 2 – степи; 3 – опустыненные степи; 4 – умеренные леса; 5 – горы северо-запада; 6 – горы юго-востока; 7 – государственные границы); *б* – общее видовое богатство; *z* – видовое богатство травянистых растений; *в* – видовое богатство древесных растений.



## Перечень экологических переменных, использованных в исследовании

№	Код	Экологическая переменная
Температурные переменные		
1	MAT	Средняя годовая температура
2	PET	Потенциальная эвапотранспирация
3	MTS	Средняя температура летом (данные с июня по август)
4	MTW	Средняя температура зимой и весной (данные с декабря по май)
Осадки		
5	MAP	Среднегодовая сумма осадков
6	MPS	Средняя сумма осадков летом (данные с июня по август)
7	MPW	Средняя сумма осадков зимой и весной (данные с декабря по май)
8	RAIN	Сумма дождевых осадков (общая сумма осадков в месяцы со средней температурой выше 0 °С)
Вариабельность современного климата		
9	DRT	Дневной диапазон температуры
10	PSN	Сезонность осадков
Гетерогенность местообитаний		
11	ELER	Диапазон высот в ячейке
12	MAPR	Диапазон среднегодовых осадков в ячейке
Изменения климата в сравнении с прошлыми геологическими эпохами		
13	MHano	Температурные аномалии со среднего голоцена (абсолютные значения разницы среднегодовых температур в среднем голоцене ~6000 лет назад и современные данные)
14	MHvl	Скорость изменения климата со среднего голоцена (пространственная дистанция, на которую должен сдвинуться ареал вида в связи с изменением климата)
15	LGMano	Температурные аномалии с последнего ледникового максимума (абсолютные значения разницы среднегодовых температур в период последнего ледникового максимума ~22000 лет назад и современные данные)
16	LGMvl	Скорость изменения климата с последнего ледникового максимума

(база данных по мировому распределению потенциальной эвапотранспирации Global-PET) и индекса аридности (Global-Aridity)).

Видовое богатство оценивали как общее число видов в каждой ячейке. Предварительную оценку взаимосвязей видового богатства с параметрами современного климата проводили с использованием линейных корреляций по Пирсону. В дальнейшем для сравнения вклада каждой экологической переменной на видовое богатство использовали одномерные генерализованные линейные модели с расчетом квазираспределения Пуассона остатков от модели между видовым богатством и экологическими переменными среди семи групп (все виды, древесные, травянистые, и виды с широким и узким ареалом для древесных и травянистых видов). Силу вклада каждой переменной оценивали коэффициентом детерминации регрессионных моделей ( $R_{adj}^2$ ), выраженным в процентах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Внутренняя Азия является исключительно гетерогенной территорией, в ее пределах представлены 6 из 14 мировых биомов. Здесь встречаются высокие и обширные горные системы с выраженными лесными и высокогорными поясами, разделенные относительно выровненными территориями с пустынными и степными ландшафтами.

На исследованной территории наиболее обширные и непрерывные площади занимают степной и пустынный биомы. Значительное число ячеек полностью попадают в указанные биомы, что позволяет сравнить показатели их видового разнообразия. Средние показатели по общему числу видов различаются почти в два раза (рис. 3). Амплитуда разнообразия в пустынном биоме составляет от 185 до 1059 видов на 10000 км<sup>2</sup>. При этом наибольшие показатели (от 717 до 1059 видов) зарегистри-

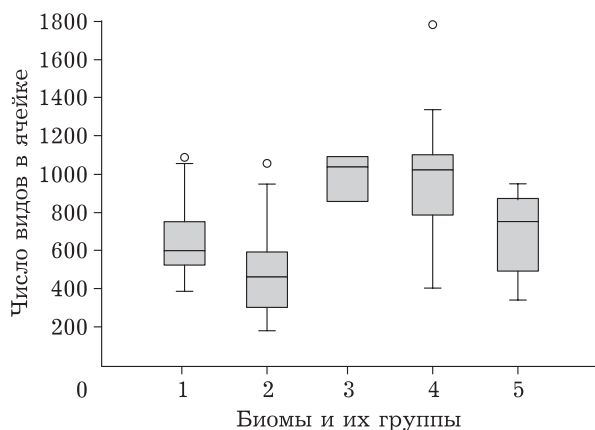


Рис. 3. Видовое разнообразие Внутренней Азии в различных биомах и их группах.

1 – степи; 2 – пустыни; 3 – умеренные леса; 4 – горы северо-запада; 5 – горы юго-востока

рованы в Джунгарских пустынях, которые сочетаются с флористически богатыми горными хребтами Тянь-Шаня. В остальных пустынях центральной части Внутренней Азии разнообразие оценивается 200–600 видами на ячейку и лишь на самом юго-западе пустыни становятся богаче – от 900 до 948 видов.

Среднее видовое разнообразие в степном биоме примерно на четверть выше при значительной разнице между максимальным (1088) и минимальным (388) значениями. Наибольшие показатели наблюдаются в горах Хангая – 1058–1088 видов. Аналогичные закономерности наблюдаются в группе травянистых растений. При этом различия в богатстве арборифлоры незначительны. Единственный интересный, на наш взгляд, факт связан с существованием на территории степного биома ячеек с высоким разнообразием древесных растений, заметно превышающим средние значения в ячейках, охватывающих несколько биомов и представляющих преимущественно горные территории.

Широкий размах показателей демонстрируют ячейки, охватывающие по несколько биомов на западе Внутренней Азии (Тянь-Шань). Данные территории характеризуются аридным климатом, но при этом большие высоты горных хребтов позволяют формироваться нескольким высотным поясам, что значительно увеличивает флористическое разнообразие. Высоким разнообразием отличается биом умеренных лесов, в ячейки которых попадают западные отроги Большого Хингана. Они располагаются на границе

с маньчжурской лесной областью, как следствие этого, здесь проявляется влияние маньчжурской флоры. Эти регионы имеют более благоприятные условия увлажнения.

Горные районы северо-запада имеют больший размах – от 406 до 1783 видов (см. рис. 3). Это объясняется переходным характером от аридных пустынных ландшафтов к семигумидным горным, где наблюдаются наибольшие показатели как по травянистым, так и по древесным растениям. Здесь же зафиксировано наибольшее разнообразие – 1738 видов. Эта ячейка захватывает отроги Тянь-Шаня с высотами более 4 тыс. м, при этом днище располагающейся севернее гор котловины с городом Урумчи – на высотах менее 1200 м. Значительный перепад высот, выраженная колонка вертикальной поясности и разнообразие ландшафтов вносят свой вклад в высокое видовое разнообразие.

Наибольшее видовое богатство сосудистых растений характерно для горных территорий Внутренней Азии (Джунгарский Алатау и горы Джунгарии, хребты Алашань и Иншань – для древесных, Монгольский Алтай, Хангай и горы Джунгарии – для травянистых растений). На севере региона отмечается большее видовое богатство травянистых растений, высокие показатели для древесных растений характерны для запада Внутренней Азии (см. рис. 2).

Пространственное распределение видового богатства древесных растений разной размерности ареала в значительной степени различается: высокое видовое богатство широкоареальных растений отмечается в Джунгарии, а узкоареальных – на хребтах Наньшань, Алашань и в предгорьях Большого Хингана (рис. 4, а, б). Видовое богатство различных ареологических групп травянистых растений сильно не различается (рис. 4, в, г) и в основном сходно с закономерностями распределения как общего видового богатства, так и видового богатства травянистых растений (см. рис. 2, б, г). Однако стоит отметить, что параметры видового богатства травянистых растений с широким ареалом значительно выше на западе региона – в Джунгарии и северо-востоке – в бассейне р. Керулен.

Корреляционный анализ выявил определенные зависимости между видовым богатством растений и экологическими переменными

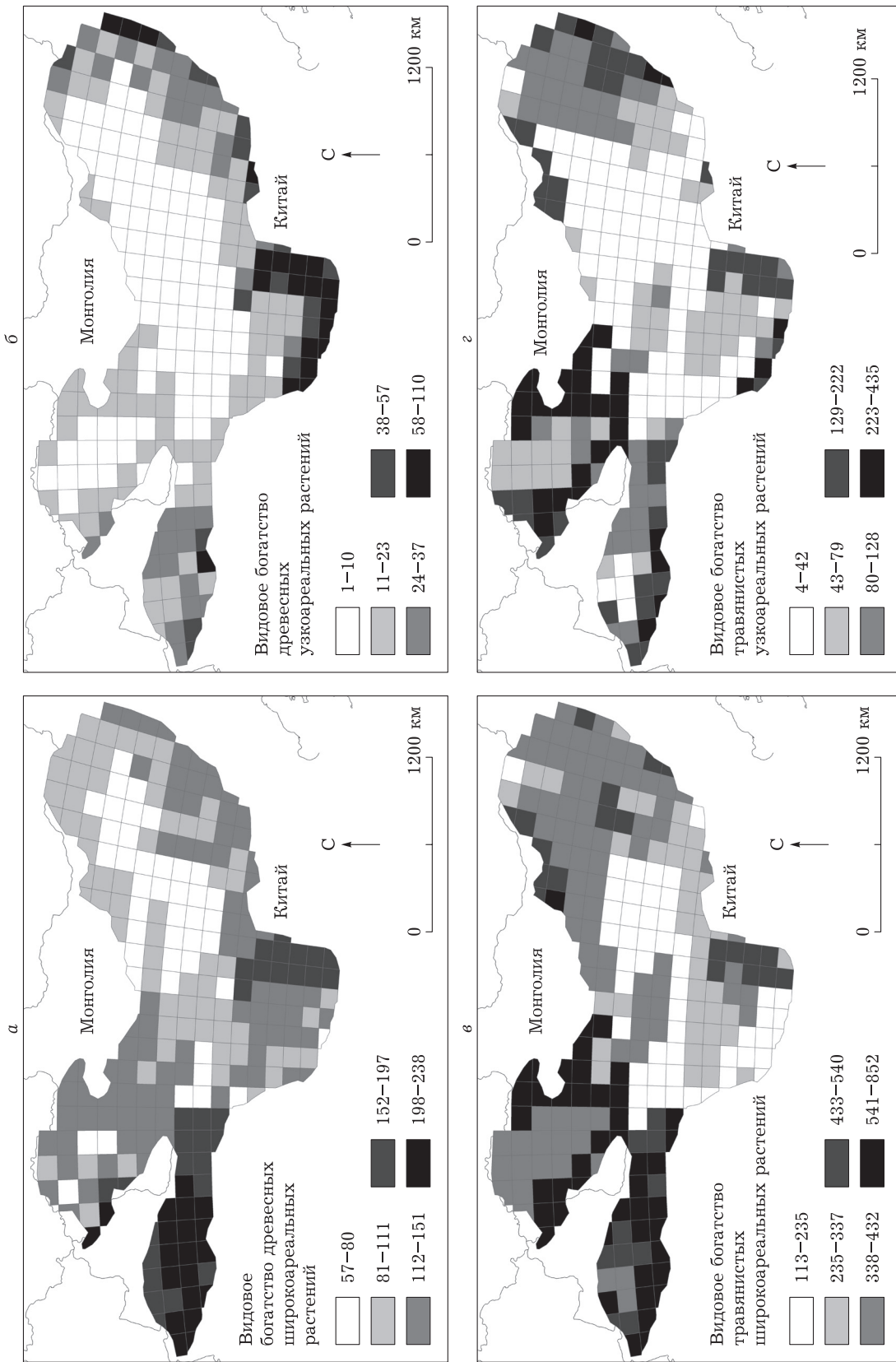


Рис. 4. Пространственное распределение видового богатства растений различных жизненных форм и размерности ареала.

а – видовое богатство широкореальных древесных растений; б – видовое богатство узкореальных древесных растений; в – видовое богатство широкореальных травянистых растений; г – видовое богатство узкореальных травянистых растений.



## Взаимосвязи параметров видового богатства и экологических переменных, связанных с современным климатом

Переменная	Видовое богатство						
	Общее	Травянистые	Древесные	Травянистые широко-ареальные	Травянистые узко-ареальные	Древесные широко-ареальные	Древесные узко-ареальные
PET	-0,3875***	<b>-0,4872***</b>	0,1235	-0,395***	<b>-0,5641***</b>	0,1521*	0,0097
MTS	<b>-0,4136***</b>	<b>-0,4898***</b>	0,0263	-0,3514***	<b>-0,6445***</b>	0,0879	-0,1275*
MTW	-0,3052***	-0,4239***	0,2387***	-0,3687***	<b>-0,4488***</b>	0,2412***	0,1423*
MPW	<b>0,5502***</b>	<b>0,4913***</b>	<b>0,537***</b>	<b>0,4652***</b>	<b>0,456***</b>	<b>0,4642***</b>	<b>0,5038***</b>
MPS	0,2348***	0,2615***	0,0033	0,1766**	0,3625***	-0,1458*	0,3506***
RAIN	0,2922***	0,2925***	0,1323*	0,2183**	0,3706***	-0,022	0,4431***
MAT	-0,348***	<b>-0,4614***</b>	0,1957**	-0,3749***	<b>-0,5331***</b>	0,2167**	0,0722
MAP	0,3566***	0,3566***	0,1803**	0,283***	<b>0,4233***</b>	0,0371	<b>0,4468***</b>
ELER	<b>0,4478***</b>	<b>0,4246***</b>	0,3796***	0,3603***	<b>0,4647***</b>	0,3948***	0,2003**
MAPR	<b>0,5082***</b>	0,4919***	0,3762***	<b>0,4347***</b>	<b>0,5092***</b>	0,3309***	0,3395***
DRT	-0,3073***	-0,2452***	-0,3949***	-0,2672***	-0,1685**	-0,3862***	-0,2654***
PSN	<b>-0,4423***</b>	-0,3458***	<b>-0,6574***</b>	<b>-0,4266***</b>	-0,1537*	<b>-0,7419***</b>	-0,2106***

Примечание. Достоверность коэффициента корреляции: \* – при  $p < 0,05$ , \*\* – при  $p < 0,01$ , \*\*\* – при  $p < 0,001$ ; полужирным шрифтом выделены значения коэффициента корреляции более 0,4.

ми, связанными с параметрами современного климата. Наиболее значимая отрицательная корреляция для древесных растений с широким ареалом связана с сезонностью осадков (табл. 2). Здесь, прежде всего, сказывается приуроченность большинства древесных растений к субтропическим областям, которые характеризуются высоким видовым разнообразием арборифлоры. Между сезонностью осадков и параметрами увлажнения наблюдается отрицательная корреляция, т. е. климатические условия в более аридных регионах характеризуются высокой сезонностью осадков.

Значимые связи с видовым богатством имеет диапазон среднегодовых осадков. Это, по-видимому, объясняется гетерогенностью местообитаний, так как в ячейках с различающимся диапазоном осадков существует несколько поясов растительности со своей флорой, что, в конечном итоге, определяет высокое видовое разнообразие. В целом, для изучаемого региона можно выделить наличие экстрааридных (пустыня Гоби) и менее аридных (в основном горные массивы и их предгорья) территорий, последние характеризуются более высоким увлажнением и в целом более выровнены по осадкам.

Наибольшая связь с пулом изученных переменных наблюдается для травянистых рас-

тений с узким ареалом (см. табл. 2). Высокое видовое богатство этой группы отмечается в Монгольском Алтае и на Хангае (см. рис. 4, з). В целом, высокое видовое богатство растений с узким ареалом характерно для горных территорий (см. рис. 4, б, з), что прежде всего связано с гетерогенностью местообитаний, особенно для травянистых видов с узким ареалом (см. табл. 2).

Анализ генерализованных линейных моделей показал, что ведущим фактором, влияющим на современное разнообразие сосудистых растений Внутренней Азии, является скорость изменения климата со среднего голоцена и последнего ледникового максимума, средняя сумма осадков зимой и весной и пространственная гетерогенность осадков (табл. 3). Подтверждено, что температурные условия современного климата не оказывают значимого эффекта на видовое богатство растений изучаемого региона, тогда как различные параметры увлажнения являются ключевыми. Ведущими факторами для древесных видов являются экологические переменные, характеризующие параметры современного климата (сезонность осадков PSN, средняя сумма осадков зимой и весной MPW и дневной диапазон температуры DRT). В противополож-

Вклад экологических переменных на параметры видового богатства растений различных жизненных форм и размерности ареала

Переменная	Все виды	Древесные	Травянистые	Древесные широкоареальные	Древесные узкоареальные	Травянистые широкоареальные	Травянистые узкоареальные
MAT	12,13	3,91	21,20	4,90	0,59	13,62	<b>30,35</b>
PET	11,62	2,17	19,11	4,51	0,34	9,21	<b>37,26</b>
MTS	16,66	0,07	<b>23,03</b>	0,81	1,78	11,72	<b>40,40</b>
MTW	9,34	5,84	17,89	6,08	2,30	13,17	21,49
MAP	12,43	3,25	12,35	0,14	<b>20,56</b>	7,64	18,06
MPS	5,43	0,00	6,67	2,24	12,74	2,99	13,25
MPW	<b>27,27</b>	<b>26,25</b>	21,71	20,45	<b>22,67</b>	<b>19,31</b>	18,71
RAIN	8,38	1,76	8,35	0,05	<b>20,17</b>	4,56	13,92
ELER	20,20	14,61	18,10	16,13	4,50	12,66	23,43
MAPR	<b>26,34</b>	14,49	<b>24,59</b>	11,42	13,15	18,60	28,77
DRT	9,16	<b>15,07</b>	5,84	14,78	7,29	6,75	2,95
PSN	17,82	<b>38,03</b>	11,00	<b>49,19</b>	4,45	16,20	2,38
LGMano	1,10	5,72	0,44	7,86	0,39	0,13	1,21
LGMvl	<b>33,56</b>	12,05	<b>33,78</b>	9,52	10,48	<b>20,94</b>	<b>47,58</b>
MHano	13,46	1,49	21,87	0,12	8,73	23,90	12,82
MHvl	<b>39,14</b>	6,23	<b>43,70</b>	5,43	4,32	<b>30,97</b>	<b>53,22</b>
GrassVar.MH	8,66	0,05	11,29	0,00	0,60	11,79	7,38
GrassVar.LGM	8,67	0,05	11,29	0,00	0,61	11,78	7,38

П р и м е ч а н и е . Цифрами обозначена сила вклада каждой переменной как коэффициента детерминации регрессионных моделей ( $R_{adj}^2$ ), выраженная в процентах.

ность этому для травянистых видов важными являются скорость изменения климата со среднего голоцена и последнего ледникового максимума.

К детерминирующим факторам для травянистых видов с узким ареалом также относятся температурные переменные, такие как средняя летняя температура, потенциальная эвапотранспирация и среднегодовая температура. Для изучаемого региона повышение температурных показателей способствует усилению аридизации, поэтому при прогнозируемых климатических трендах следует предполагать снижение видового разнообразия растений с узким ареалом.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Показатели видового богатства сосудистых растений Внутренней Азии в основном зависят от параметров увлажнения, в частности от средней суммы осадков зимой и вес-

ной. Это, прежде всего, связано с тем, что для аридной территории региона летом создаются условия недостаточного увлажнения. В результате растения получают основные запасы влаги в более холодный период, когда нет интенсивного испарения. Такие же закономерности наблюдаются и для степей Средней Азии, где ключевым фактором для развития растений являются зимние осадки [Wesche et al., 2016]. Необходимо также отметить высокое разнообразие видов в горах, которые характеризуются более устойчивым водным балансом и большим количеством снежных осадков по сравнению с равнинными территориями [Miehe et al., 2007]. Горные экосистемы являются рефугиумами, где сохраняются редкие и эндемичные виды, и характеризуются относительно низкой скоростью изменения климата в четвертичное время [Sandel et al., 2011]. Эти местообитания могут являться центрами сохранения редких видов при будущих климатических изменениях.

Полученные нами результаты по видовому богатству травянистых растений с узким ареалом согласуются с данными по разнообразию эндемичных растений Монголии [Urgamal, Oyuntsetseg, 2017], где также отмечается большое число эндемиков для Монгольского Алтая и лесостепи Хангая. Виды с небольшим ареалом (редкие виды, эндемики и реликты) приспособлены к специфическим местообитаниям и вследствие этого чутко реагируют на изменения климата [Rosenblad et al., 2019], в особенности пустынные виды [Vale, Brito, 2015]. Прогнозируемая динамика климатических условий в изучаемом регионе в первую очередь будет способствовать снижению видового богатства видов с узким ареалом.

В целом, видовое богатство травянистых растений тесно связано с изменениями климата в прошлом (см. табл. 3). Эти результаты согласуются с исследованием, которое выявило более выраженные изменения климатических ниш травянистых растений в прошлые геологические эпохи по сравнению с древесными растениями [Smith, Beaulieu, 2009]. Скорость изменения климата в прошлом также является ключевым фактором для травянистых растений с разной размерностью ареала. Важность этой переменной по сравнению с температурными аномалиями, по-видимому, ассоциируется с более детальной оценкой пространственной миграции видов [Stein et al., 2015].

За последние 30 лет на территории Внутренней Азии наблюдаются серьезные климатические изменения, прежде всего эта динамика обусловлена снижением показателей влажности [Nemani et al., 2003]. Данные подразделения климатических исследований (Climatic Research Unit – CRU) показывают значительное снижение суммы осадков в течение вегетационного периода при высокой пространственной вариабельности наблюдаемых трендов [Mitchell, Jones, 2005]. Более того, средняя температура изучаемого региона начиная с 1980 г. выросла на 0,05 °C в год [Mohammad et al., 2013]. На территории Монголии температурные показатели в период с 1951 по 2002 г. были наиболее высокими в мире при наличии малого количества осадков [Girvetz et al., 2009]. Это в большей степени обусловило продвижение пустыни Гоби в северном направлении параллельно с ис-

сушением рек и других водотоков [Yu et al., 2004; Zhang et al., 2011]. В результате подобные тренды потепления на территории изучаемого региона привели к увеличению показателей эвапотранспирации и в дальнейшем – к потере влаги с земной поверхности [Dai et al., 2004]. Травянистые растения в основном используют поверхностное увлажнение и в силу этого в большей степени зависимы от количества осадков [Gries et al., 2003]. Поэтому наблюдаемые процессы в дальнейшем могут способствовать снижению разнообразия травянистых экосистем.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе базы данных по распространению видов растений, параметров современного климата и климатических изменений в прошлые геологические эпохи сделан анализ закономерностей разнообразия растений на территории Внутренней Азии и проведена оценка относительного эффекта различных экологических переменных на видовое богатство растений. Высокое видовое богатство сосудистых растений характерно для горных районов Внутренней Азии, большее видовое богатство травянистых растений отмечается на севере, древесных растений – на западе региона. Основными детерминирующими факторами являются параметры увлажнения. Для распространения древесных растений на изучаемой территории важное значение имеют гетерогенность современного климата и параметры увлажнения, тогда как пространственное распределение травянистых растений в большей степени связано со скоростью изменения климата в прошлом. Исходя из прогнозируемых трендов потепления климата и аридизации, в будущем может наблюдаться снижение видового разнообразия как для травянистых экосистем, так и для видов с узким ареалом.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ, проект № 19-54-53014, и частично в рамках государственного задания по теме № АААА-А17-117011810036-3.

## ЛИТЕРАТУРА

Гамалей Ю. В. Климатический адаптогенез жизненных форм высших растений // Успехи соврем. биологии. 2015. Т. 135, № 4. С. 323–336.

- Дорофеюк Н. И. Реконструкция природных условий Внутренней Азии в позднеледниковье и голоцене (по материалам диатомового и палинологического анализов озерных осадков Монголии): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2008. 49 с.
- Дробышев Ю. И. Еще раз о понятии “Центральная Азия” // Центральная Азия и Южная Сибирь: альманах. М., 2009. Вып. I. С. 104–138.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 146 с.
- Петров К. М. Биogeография с основами охраны биосферы. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 2001. 476 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Скрипчинский В. В. Эволюция онтогенеза растений. М.: Наука, 1977. 85 с.
- Смирнова О. В., Паленова М. М., Комаров А. С. Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры их популяций // Онтогенез. 2002. Т. 33, № 1. С. 5–15.
- Тишков А. А. Биogeографические последствия природных и антропогенных изменений климата // Успехи соврем. биологии. 2011. Т. 131, № 4. С. 356–366.
- Чистяков К. В. Ландшафты Внутренней Азии (динамика, история и использование): дис. ... д-ра геогр. наук. СПб., 2001. 269 с.
- Чистяков К. В. Естественные и антропогенные факторы в истории степных котловин северо-запада Внутренней Азии // Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования: материалы III Междунар. симп. “Степи Северной Евразии”. Оренбург, 2003. С. 572–575.
- Шереметьев С. Н., Гамалей Ю. В. Тренды экологической эволюции трав // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70, № 6. С. 459–483.
- Albuquerque F. S., Olallatarraga M. Á., Montoya D., Rodríguez M. Á. Environmental determinants of woody and herb plant species richness patterns in Great Britain // Ecoscience. 2011. Vol. 18. P. 394–401.
- Antonelli A., Nylander J. A. A., Persson C., Sanmartin I. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2009. Vol. 106, N 24. P. 9749–9754.
- Araújo M. B., Nogués-Bravo D., Diniz-Filho J. A. F., Haywood A. M., Valdes P. J., Rahbek C. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians // Ecography. 2008. Vol. 31, Iss. 1. P. 8–15.
- Dai A. G., Trenberth K. E., Qian T. T. A global dataset of Palmer Drought Severity Index for 1870–2002: relationship with soil moisture and effects of surface warming // J. Hydrometeorol. 2004. Vol. 5, N 6. P. 1117–1130.
- Dirnböck T., Essl F., Rabitsch W. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change // Global Change Biol. 2011. Vol. 17. P. 990–996.
- Girvetz E. H., Zganjar C., Raber G. T., Maurer E. P., Kareiva P., Lawler J. J. Applied climate-change analysis: the climate wizard tool // PLoS One. 2009. Vol. 4, N 12. e8320. DOI: 10.1371/journal.pone.0008320
- Gries D., Zeng F., Foetzki A., Rundt S. K., Bruelheide H., Thomas F. M., Zhang X., Rung M. Growth and water relations of *Tamarix ramosissima* and *Populus euphratica* on Taklamakan desert dunes in relation to depth to a permanent water table // Plant, Cell & Environment. 2003. Vol. 26. P. 725–736.
- Hamann A., Roberts D. R., Barber Q. E., Carroll C., Nielsen S. E. Velocity of climate change algorithms for guiding conservation and management // Global Change Biol. 2015. Vol. 21. P. 997–1004.
- Hoorn C., Wesselingh F. P., ter Steege H., Bermudez M. A., Mora A., Sevink J., Sanmartin I., Sanchez-Meseguer A., Anderson C. L., Figueiredo J. P., Jaramillo C., Riff D., Negri F. R., Hooghiemstra H., Lundberg J., Stadler T., Särkinen T., Antonelli A. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity // Science. 2010. Vol. 330, Iss. 6006. P. 927–931.
- Hughes C. E., Atchison G. W. The ubiquity of alpine plant radiations: from the Andes to the Hengduan Mountains // New Phytologist. 2015. Vol. 207. P. 275–282.
- Li H., Yang X. Temperate dryland vegetation changes under a warming climate and strong human intervention – With a particular reference to the district Xilin Gol, Inner Mongolia, China // Catena. 2014. Vol. 119. P. 9–20.
- Linder H. P. Plant species radiations: where, when, why? // Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biol. Sci. 2008. Vol. 363, Iss. 1506. P. 3097–3105.
- Liu Y., Su X., Shrestha N., Wang S., Xu X., Li Y., Wang Q., Sandanov D., Wang Z. Effects of contemporary environment and Quaternary climate change on dryland plant diversity differ between growth forms // Ecography. 2019. Vol. 42. P. 334–345.
- Loarie S. R., Duffy P. B., Hamilton H., Asner G. P., Field C. B., Ackerly D. D. The velocity of climate change // Nature. 2009. Vol. 462. P. 1052–1055.
- Miehe G., Schlütz F., Miehe S., Opgenoorth L., Vermaak J., Ravčigijn S., Jäger J., Wesche K. Mountain forest islands and Holocene environmental changes in central Asia: a case study from the southern Gobi Altay, Mongolia // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2007. Vol. 250. P. 150–166.
- Mitchell T. D., Jones P. D. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids // Int. J. Climatol. 2005. Vol. 25, Iss. 6. P. 693–712.
- Mohammad A., Wang X., Xu X., Peng L., Yang Y., Zhang X., Myneni R. B., Piao S. Drought and spring cooling induced recent decrease in vegetation growth in Inner Asia // Agricult. and Forest Meteorol. 2013. Vol. 178–179. P. 21–30.
- Nemani R. R., Keeling C. D., Hashimoto H., Jolly W. M., Piper S. C., Tucker C. J., Myneni R. B., Running S. W. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999 // Science. 2003. Vol. 300, N 5625. P. 1560–1563.
- Olson D. M., Dinerstein E., Wikramanayake E. D., Burgess N. D., Powell G. V. N., Underwood E. C., D’Amigo J. A., Itoua I., Strand H. E., Morrison J. C., Loucks C. J., Allnut T. F., Ricketts T. H., Kura Y., Lamoreux J. F., Wettengel W. W., Hedao P., Kassem K. R. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth // BioScience. 2001. Vol. 51, N 11. P. 933–938.
- Rosenblad K. C., Perret D. L., Sax D. F. Niche syndromes reveal climate-driven extinction threat to island endemic conifers // Nat. Climate Change. 2019. Vol. 9. P. 627–631.

- Sandel B., Arge L., Dalsgaard B., Davies R. G., Gaston K. J., Sutherland W. J., Svenning J.-C. The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism // *Science*. 2011. Vol. 334, Iss. 6056. P. 660–664.
- Smith S. A., Beaulieu J. M. Life history influences rates of climatic niche evolution in flowering plants // *Proc. Royal Soc. B. Biol. Sci.* 2009. Vol. 276, Issue 1677. P. 4345–4352.
- Stein A., Beck J., Meyer C., Waldmann E., Weigelt P., Kreft H. Differential effects of environmental heterogeneity on global mammal species richness // *Global Ecol. Biogeogr.* 2015. Vol. 24. P. 1072–1083.
- Tietjen B., Jeltsch F., Zehe E., Classen N., Groenigroeft A., Schippers K., Oldeland J. Effects of climate change on the coupled dynamics of water and vegetation in drylands // *Ecohydrology*. 2009. Vol. 3, Iss. 2. P. 226–237.
- Urgamal M., Oyuntsetseg B. Atlas of the endemic vascular plants of Mongolia. Ulanbaatar, 2017. 108 p.
- Vale C. G., Brito G. C. Desert-adapted species are vulnerable to climate change: Insights from the warmest region on Earth // *Global Ecol. Conservat.* 2015. Vol. 4. P. 369–379.
- Watanabe S., Hajima T., Sudo K., Nagashima T., Takemura T., Okajima H., Nozawa T., Kawase H., Abe M., Yokohata T. MIROC-ESM 2010: model description and basic results of CMIP5–20c3m experiments // *Geoscientific Model Development*. 2011. Vol. 4. P. 845–872.
- Werneck F. P., Costa G. C., Colli G. R., Prado D. E., Sittes J. W. Revisiting the historical distribution of seasonally dry tropical forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence // *Global Ecol. Biogeogr.* 2011. Vol. 20, Iss. 2. P. 272–288.
- Wesche K., Ambarli D., Kamp J., Török P., Treiber J., Dengler J. The Palaearctic steppe biome: a new synthesis // *Biodiversity and Conservation*. 2016. Vol. 25, Iss. 12. P. 1–35.
- Yu F., Price K. P., Ellis J., Feddema J. J., Shi P. Inter-annual variations of the grassland boundaries bordering the eastern edges of the Gobi Desert in central Asia // *Int. J. Remote Sensing*. 2004. Vol. 25, Iss. 2. P. 327–346.
- Zhang G., Kang Y., Han G., Sakurai K. Effect of climate change over the past half century on the distribution, extent and NPP of ecosystems of Inner Mongolia // *Global Change Biol.* 2011. Vol. 17, Iss. 1. P. 377–389.

## Woody and herbaceous plants of Inner Asia: species richness and eco-geographic patterns

D. V. SANDANOV<sup>1</sup>, Y. LIU<sup>2</sup>, Z. WANG<sup>2</sup>, A. Yu. KOROLYUK<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Institute of General and Experimental Biology of SB RAS  
670047, Ulan-Ude, Sakhyanova str., 6  
E-mail: denis.sandanov@gmail.com*

<sup>2</sup>*Peking University  
100871, China, Beijing, Yiheyuan Road Haidian District, 5  
E-mail: 18811378132@163.com, zhiheng.wang@pku.edu.cn*

<sup>3</sup>*Central Siberian Botanical Garden of SB RAS  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101  
E-mail: akorolyuk@rambler.ru*

Plant diversity, species richness patterns, and determinants for different growth forms and range sizes on the territory of Inner Asia have been studied. Main factors determining species diversity in Inner Asia are past climate changes and parameters of precipitation. Temperature of current climate had little effect on the species richness patterns. Precipitation seasonality, mean precipitation of winter and spring, diurnal range of temperature dominated the richness patterns of woody species, while climate velocity since the Last Glacial Maximum and Mid-Holocene, precipitation seasonality and mean temperature of summer dominated the richness patterns of herbaceous species. Increasing of aridity in the studied region can influence the distribution of species with narrow range in the future.

**Key words:** plant diversity, species richness, environmental factors, climate change, Inner Asia.