На правах рукописи

Мочалов Александр Сергеевич

ПАПОРОТНИКИ УРАЛА

Специальность 03.02.01 – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Томск – 2010

Работа выполнена на кафедре ботаники и в Гербарии им. П.Н. Крылова
ГОУ ВПО "Томский государственный университет"

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Гуреева Ирина Ивановна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Тимошок Елена Евгеньевна

кандидат биологических наук
Куликов Павел Владимирович

Ведущая организация: Государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования "Алтайский государственный университет"

Защита состоится 2 декабря 2010 года в ___ часов ___ минут на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО "Томский государственный университет" по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, факс (3822) 529853.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 34а.

Автореферат разослан "___" октября 2010 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук В.П. Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. История ботанического изучения Урала насчитывает уже более двух с половиной столетий, тем не менее, степень флористической изученности региона еще достаточно сильно уступает не только центральным и северо-западным областям Европейской России, но и ряду районов Южной Сибири (Куликов, 2005). Весьма неоднородна изученность флоры, как в отношении отдельных частей Урала, так и отношении отдельных систематических групп растений этой территории. В частности, папоротникообразные (Polypodiophyta) Урала еще ни разу не становились объектом специального исследования, хотя во флористических работах уже с середины XIX – начала XX вв. им уделялось немалое внимание (Ruprecht, 1846, 1850, 1856; Крылов, 1881, 1927; Шелль, 1883).

Polypodiophyta относятся к числу наиболее древних групп высших растений, история которых восходит к девонскому периоду палеозоя. По своей древности папоротники, вероятно, уступают только Rhyniophyta и Lycopodiophyta и имеют приблизительно один геологический возраст с Equisetophyta (Тахтаджян, 1978). В настоящее время насчитывается около 300 родов и более 10 тыс. видов папоротников; при этом, наибольшее видовое богатство сосредоточено в горных тропиках Старого и Нового Света с экваториальным или тропическим равномерно влажным климатом, который кардинально не менялся во все предыдущие исторические эпохи, начиная с карбона – времени рассвета папоротникообразных. В странах с умеренным и холодным климатом сохранились лишь немногие виды, оказавшиеся способными адаптироваться к новым условиям. В современных флорах умеренных областей встречается около 2 тыс. видов папоротников, но видовой состав папоротников умеренных областей известен только на 90 % и, вероятно, здесь можно ожидать 2.5 тыс. видов (Roos, 1996). В Голарктике разнообразие папоротников постепенно уменьшается по направлению с юга на север и от океанов вглубь континентов. Самое низкое число видов характерно для областей с холодным субарктическим и арктическим климатом, а также для областей с аридным континентальным климатом в центральных частях континентов, значительное повышение таксономического разнообразия папоротников наблюдается в горах.

В связи со сложной морфологией и присущими Polypodiophyta явлениями интенсивной естественной гибридизации и полиплоидии, изучение систематики и географии папоротников сопряжено со значительными трудностями. Во многом поэтому они до сих пор остаются одной из наименее изученных групп в растительном мире. Исследование папоротников горных регионов представляет особый интерес, поскольку горные системы, как флористически наиболее богатые, являются хранилищами генофонда древнереликтовых таксонов и центрами биоразнообразия (Аскеров, 2001).

Работа выполнена в рамках научных тем Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета и грантов РФФИ, в которых автор являлся исполнителем (проекты № 08-04-90713-моб_ст, № 09-04-90714-моб_ст , № 10-04-90835-моб_ст, 10-04-00637-а).

Цель и задачи исследования. Цель работы заключается в изучении таксономического состава и анализе птеридофлоры горного Урала и прилегающих рав-

нинных территорий для выявления специфики птеридофлоры Урала в сравнении с птердофлорами других горных областей.

Конкретные задачи исследования состояли в следующем:

1. Выявить видовой состав папоротников горного Урала и прилегающих равнинных территорий Предуралья и Зауралья;

2. Уточнить распространение папоротников на территориях горного Урала, Предуралья и Зауралья с целью проведения районирования Урала на основе птеридофлоры и выявления редких видов;

3. Провести ботанико-географический (включая хорологический, поясно-зональный и экологический) анализ птеридофлоры горного Урала, Предуралья и Зауралья;

4. Провести биоморфологический анализ птеридофлоры горного Урала и прилегающих равнинных территорий;

5. Выявить специфику и провести сравнительный анализ птеридофлор районов Урала математическими методами сравнительной флористики;

6. Выявить связь птеридофлоры Урала с птеридофлорами горных территорий Кавказа и Алтая.

Научная новизна. Впервые полностью выявлен таксономический состав папоротников Уральского горного хребта и прилегающих равнинных территорий Предуралья и Зауралья. Впервые для флоры России приведен межвидовой гибрид *Dryopteris* × *brathaica* Fraser-Jenkins et Reichstein, для флоры Урала – *D.* × *sarvelae* Fraser-Jenkins et Jermy, описан новый для науки межвидовой гибрид *Dryopteris* × *uralensis* Gureeva et Moczalov (*D. filix-mas* (L.) Schott × *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy). Составлены точечные карты распространения видов и гибридов папоротников на территории Урала, Предуралья и Зауралья. Для анализа морфометрических признаков и сравнения птеридофлор применен метод двумерного шкалирования.

Теоретическая и практическая значимость. Исследование таксономического состава птеридофлор Урала в целом и районов Урала вносит вклад в познание генезиса флоры Урала. Конспект птеридофлоры может использоваться при составлении сводки по флоре Урала и региональных флористических сводок. Данные по распространению видов, подвидов и гибридов могут быть использованы при флористическом районировании территории Урала и при ведении региональных Красных книг. Результаты исследований могут быть использованы при чтении курсов по систематике высших растений и по высшим споровым растениям, при проведении полевых практик в вузах Уральского региона.

Данные по птеридофлоре Урала и новым таксонам папоротников использованы в отчетах по грантам РФФИ по программе "Мобильность молодых ученых" (проекты № 08-04-90713-моб_ст, № 09-04-90714-моб_ст , № 10-04-90835-моб_ст) и в промежуточном отчете по инициативному проекту "Филогения таксономически сложных родов сосудистых растений разного эволюционного уровня по данным морфологических и молекулярно-генетических исследований" (№ 10-04-00637-а).

Апробация работы. Основные результаты исследования доложены и обсуждены на заседаниях кафедры ботаники Томского государственного университета

и Томского отделения Русского ботанического общества, на VIII Международной школе-конференции студентов и молодых ученых (Абакан, 2004); II, III и VI Межрегиональных научно-практических конференциях "Зыряновские чтения" (Курган, 2004, 2005, 2008); Всероссийской школе-семинаре "Биоразнообразие природных и антропогенных экосистем" (Екатеринбург, 2005); III Международной научной конференции "Проблемы изучения растительного покрова Сибири", посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (Томск, 2005); XVII Всероссийской научно-практической краеведческой конференции "Словцовские чтения – 2005" (Тюмень, 2005); I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2006); Первой российской птеридологической конференции и школе-семинаре по птеридологии (Томск, 2007); Молодёжной научной конференции Томского государственного университета (Томск, 2009); II Всероссийской молодёжной научно-практической конференции "Перспективы развития и проблемы современной ботаники" (Новосибирск, 2010); Первой Всероссийской молодёжной научной конференции "Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии" (Томск, 2010); IV Международной научной конференции "Проблемы изучения растительного покрова Сибири", посвященной 125-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (Томск, 2010).

Публикация результатов исследований: по теме диссертации опубликовано 14 статей, из которых 1 статья в ведущем научном журнале, рекомендованном ВАК.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и 5 приложений. Работа изложена на 214 стр. машинописного текста и включает 38 рисунков и 1 таблицу. Список литературы включает 280 источников, в том числе 79 – на иностранных языках. В приложениях приведены карты распространения папоротников на Урале и прилегающих равнинных территориях (43 карты), фотографии гербарных образцов гибридов и типовых образцов некоторых папоротников (13 фотографий), таблицы типов ареалов, поясно-зональных и экологических групп папоротников Урала, распределения видов по районам Урала, списки видов папоротников Урала, Алтая и Кавказа.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н., проф. каф. ботаники, зав. Гербарием Томского государственного университета Ирине Ивановне Гуреевой за постоянную поддержку и неоценимую помощь в осмыслении материала и написании работы. За ценные консультации автор благодарит д.б.н., проф. каф. ботаники и генетики Курганского государственного университета Н.И. Науменко, с.н.с. Гербария им. П.Н. Крылова В.И. Курбатского, д.б.н., в.н.с. Института систематики и экологии СО РАН В.М. Ефимова, д.б.н., проф. каф. экологического менеджмента Томского государственного университета М.В. Олонову, к.б.н., доц. каф. ботаники Томского государственного университета А.Л. Эбеля. За помощь и поддержку автор благодарит сотрудников Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета, каф. ботаники и генетики Курганского государственного университета и каф. ботаники Санкт-Петербургского государственного унивеситета, за помощь в организации экспедиций – к.б.н., м.н.с. Ботанического сада УрО РАН А.Г. Быструшкина, за возмож-

ность работать с гербарными материалами – кураторов Гербариев Ботанического Института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург), Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург), Института биологии Уфимского научного центра РАН (Уфа), Института проблем освоения Севера СО РАН (Тюмень), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск), а также Пермского, Санкт-Петербургского, Челябинского, Томского, Курганского и Тюменского государственных университетов. Признательность автор выражает старшему хранителю Гербария института экологии растений и животных УрО РАН Н.Г. Ерохину за предоставленную возможность работать с электронной базой данных гербарной коллекции SVER.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Естественноисторические условия исследуемой территории

Традиционно к Уралу относят узкую и вытянутую более чем на 2500 км полосу Уральских гор и примыкающие к ней с запада и востока районы Русской равнины (Предуралье) и Западно-Сибирской низменности (Зауралье). Общая площадь территории превышает 700 тыс. км^2. Разнообразие природных комплексов Урала в значительной степени определяется его сложным морфотектоническим строением и значительной протяженностью с севера на юг, с чем связано и резкое изменение структуры широтной зональности и высотной поясности.

В главе 1 на основе литературных данных (Игошина, 1961, 1964, 1966; Троицкий, 1966; Чикишев, 1966, 1968; Горчаковский, 1966, 1975 и др.) описываются физико-географические условия, рельеф и климат Урала, дается краткая ботанико-географическая характеристика 19 природных провинций Предуралья, горного Урала и Зауралья, приводится история оледенения Урала в плейстоцене и голоцене.

Глава 2. Материалы и методы исследования

Основой настоящей работы послужили материалы, собранные автором в течение 8 лет в ходе маршрутных исследований на Урале. Полевыми исследованиями 2003–2010 гг. охвачены хр. Ирендык, Нурали, Уренга, Зигальга, Иремель, Нургуш, Чистоп, Большой Шатак, Суртанды, Кытлымское горное гнездо (Серебрянский Камень, Конжаковский Камень, Косьвинский Камень), национальные парки Таганай, Зюраткуль и заповедник Аркаим (филиал Ильменского заповедника), окр. горы Денежкин Камень, окр. городов Челябинск, Магнитогорск, Сибай, Миасс, Златоуст, Южноуральск, Сатка, Екатеринбург, Серов, Краснотуринск, Североуральск, Ивдель, Белорецк, окр. сёл Кизильское (Кизильский р-он, Челябинская обл.), Старосубхангулово (Бурзянский р-он, Башкирия), Верхий Авазян (Белорецкий р-н, Башкирия) и значительная часть Курганской обл. (рис. 1). Собрано около 2000 гербарных листов, сделано более 100 геоботанических описаний. Собранный нами гербарный материал хранится в гербарных коллекциях Томского (TK), Санкт-Петербургского (LECB) и Курганского университетов.

Гербарные коллекции просмотрены в Гербариях Ботанического Института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), Института биологии Уфимского научного центра РАН (UFA), Института проблем освоения Севера СО РАН, Пермского (PERM), Санкт-Петербургского

(LECB), Челябинского (CSUH), Томского (TK), Курганского и Тюменского государственных университетов. Всего просмотрено более 6000 гербарных образцов, помимо этого во время работы нам была доступна информация по папоротникам из электронной базы данных гербарной коллекции Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER).

Карты-схемы распространения папоротников на Урале и прилегающих территориях выполнены точечным методом с использованием программы MapInfo Professional 7.8.

Под птеридофлорой мы понимаем обособленную часть флоры, представляющую собой совокупность видов папоротников, встречающихся на данной конкретной территории и заселяющих все свойственные им на этой территории местообитания. Поскольку папоротники не только занимают особое положение в системе растений как таксон в ранге отдела, но и выступают как обособленная группа, обладающая уникальными, свойственными только им, чертами организации спорофитов и гаметофитов, своеобразием жизненного цикла и путями вхождения в современную флору, мы принимаем птеридофлору как часть флоры в широком смысле и получаем возможность анализировать ее, используя методологический аппарат современной сравнительной флористики.

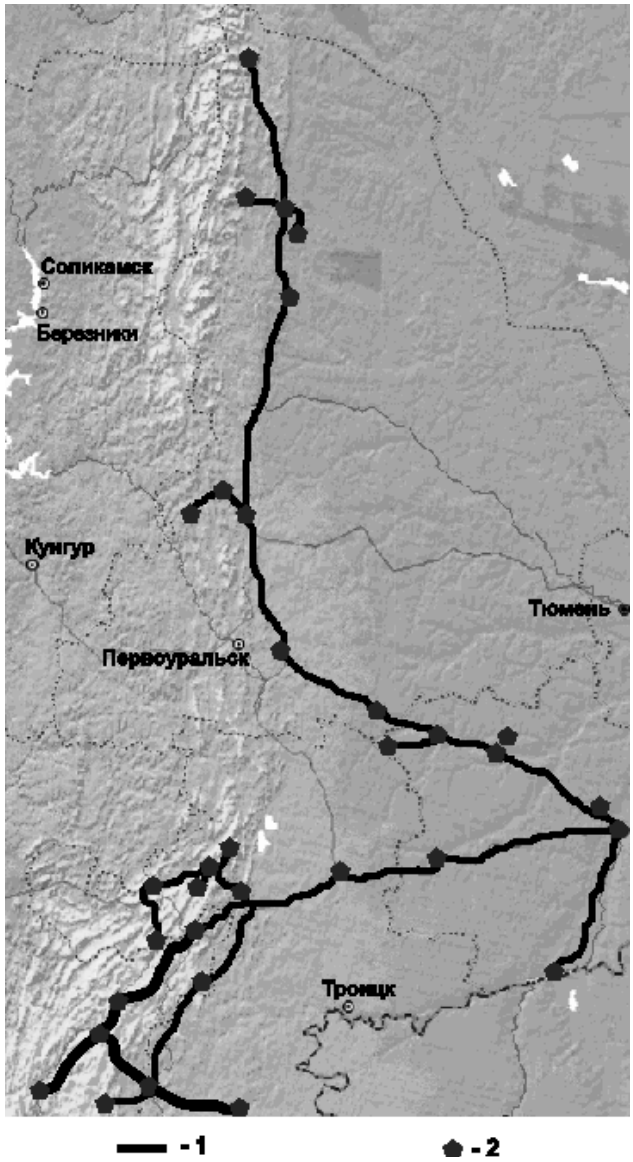

Рис. 1. Маршруты полевых исследований (1) и ключевые участки (2) 2003–2010 гг.

В таксономических исследованиях мы признавали виды и подвиды, кроме того, отмечен ряд гибридов. В отношении некоторых критических таксонов (роды *Gymnocarpium* Newm., *Pteridium* Gleb. ex Scop., секция *Lophodium* (Newm.) C. Chr. ex H. Ito рода *Dryopteris* Adans.) проводились специальные исследования, для чего привлекались материалы не только с территории Урала, Предуралья и Зауралья, но и с других территорий.

При хорологическом анализе птеридофлоры Урала использовался подход А.В. Положий (1965), все виды и подвиды были сгруппированы по типам и подтипам ареалов. При этом учитывались литературные данные по распространению видов и опубликованные карты ареалов (Толмачёв, 1960; Бобров, 1974, 1984; Цвелев, 1991; Шмаков, 1995, 1996, 1999, 2001, 2005; Аскеров, 2001; Гуреева, 1997, 2001; Dostal, Fraser-Jenkins, Kramer, Reichstein, Schneller in Hegy, 1984; Flora Europaea, 1993). Группа ареала характеризует приуроченность таксона к определен-

ным зоне или поясу растительности (поясно-зональный анализ). При экологическом анализе папоротники Урала разбиты на группы по отношению к увлажнению и по характеру предпочитаемого субстрата.

Для сравнения птеридофлор использовались методы парногруппового среднеарифметического связывания по алгоритму Б.И. Сёмкина (1987) и двумерного шкалирования; в обоих методах применялись как коэффициент Жаккара, так и меры включения Симпсона. При сравнении парногрупповым среднеарифметическим связыванием с использованием мер включения Симпсона полученная матрица симметризовалась по максимальным показателям (Сёмкин, 1987) и на её основе строился граф включения.

При анализе морфометрических данных листовой пластинки уральских и сибирских папоротников из рода *Gymnocarpium* и анализе морфометрических данных по роду *Pteridium* (предоставленных И.И. Гуреевой и C.N. Page), нами использовались дискриминантный анализ и двумерное шкалирование. Для того чтобы показывать наиболее характерные для видов этих родов признаки нами использовалось двумерное шкалирование в комбинации с корреляционным анализом. Все расчеты корреляций и двумерного шкалирования проводились в программе PAST, для построения более наглядных графиков дискриминантного анализа и сравнения птеридофлор методом парногруппового среднеарифметического связывания использовался пакет программ STATISTICA 6.0.

Глава 3. Вопросы классификации и история изучения папоротников Урала

В главе 3 приводится обзор основных систем папоротникообразных (Nayar, 1970; Pichi Sermolli, 1970, 1977, 1987; Smith et all., 2006 и др.) и истории изучения папоротников Урала. Показано, что у разных авторов нет единого мнения ни в представлениях о подразделении на отделы, классы и порядки, ни в отнесении семейств к тем или иным порядкам. Нет единодушия также и в отнесении родов к определенным семействам и видов к родам. Наиболее общие данные по папоротникам Урала можно найти в "Определителе папоротников России" А.И. Шмакова (1999, 2009), где для Урала приводится 41 вид (28 – для Северного, 34 – для Среднего, 25 – для Южного Урала). В последние годы значительный вклад в изучение папоротников Урала внесли работы по региональным Красным книгам.

Глава 4. Таксономический состав птеридофлоры Урала

4.1. Критические виды и роды папоротников Урала

При инвентаризации птеридофлоры Урала нами были изучены сложные в систематическом отношении виды и подвиды из родов *Gymnocarpium*, *Pteridium* и секции *Lophodium* рода *Dryopteris*.

Для изучения уральских видов из рода *Gymnocarpium* нами был применен дискриминантный анализ и двумерное шкалирование морфометрических показателей пластинки (23 мерных и 30 расчетных признака) вайи 4 представителей этого рода (*G. dryopteris* (L.) Newm., *G. robertianum* (Hoffm.) Newm., *G. continentale* (V. Petrov) Pojark. и *G. jessojense* (Koidz.) Koidz) с целью оценки их диагностической значимости. В анализе участвовало 155 гербарных образцов, из числа хранящихся в Гербарии им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (ТК), и из собственных сборов автора. Полученные результаты, как только по ди-

агностическим, так и по всем признакам во всех видах анализа не показывают четких отличий исследованных видов по морфометрическим признакам вай. Объекты группируются в одно общее облако, хотя при двумерном шкалировании по всем признакам большинство значений объектов каждого вида расположилось в своем секторе этого облака (рис. 2). Как и ожидалось, наибольшую обособленность в обоих случаях проявил вид, не имеющий железистого опушения – *G. dryopteris*. Объекты видов с железистым опушением перемешаны между собой, а более сгруппированным оказался восточноазиатский вид *G. jessoense*, при этом часть объектов *G. jessoense* перемешиваются с *G. dryopteris*. Как показал анализ конкретных образцов, в области перекрывания попали те из них, которые обладали промежуточными признаками – очень слабым опушением сочетающимся с вайями, характерными для *G. dryopteris*, образцы с черным блестящим ризомом (признак *G. dryopteris*) и удлиненной пластинкой (признак, характерный для видов с железистым опушением) и т.д. Вероятно, это связано с особенностями видообразования в роде *Gymnocarpium*, происходящего преимущественно путем межвидовой гибридизации. Надежно отличать виды по морфологическим признакам вайи не всегда возможно, необходимо учитывать комплекс качественных признаков: жизненную форму, морфологию и цвет ризома, текстуру и цвет вайи.

При обработке материала по роду *Gymnocarpium* комбинацией методов двумерного шкалирования и корреляционного анализа можно отобразить наиболее характерные для каждого из видов признаки. По мерным и расчетным признакам листовой пластинки наиболее близки между собой *G. jessoense* и *G. robertianum*, именно при диагностике этих видов лучше всего использовать качественные признаки. *G. dryopteris* в значительной степени характеризуется наличием базальных перышек у второго пера вайи и большим, чем у других видов значением отношения длины базального пера к длине второго пера. В результате проведенного анализа установлено, что на Урале род *Gymnocarpium* представлен 3 видами – *G. dryopteris, G. robertianum* и *G. continentale.*

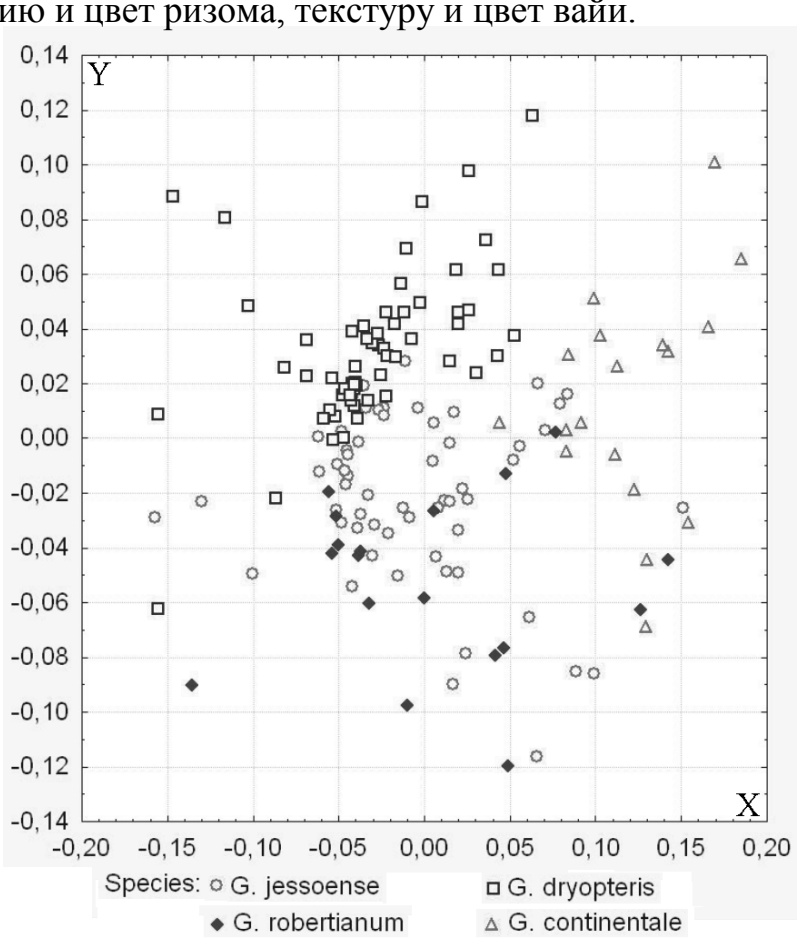

Рис. 2. Категоризированный граф распределения уральских и сибирских видов *Gymnocarpium* построенный методом двумерного шкалирования по 23 мерным и 30 расчетным признакам

В отношении систематики рода *Pteridium* мы принимаем точку зрения И.И. Гуреевой и C.N. Page (2008) и считаем что на Урале орляк незначительно по-

лиморфен, конспецифичен растениям этого рода из Сибири и представлен одним подвидом – *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R.Mill subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page. Граница между двумя подвидами *P. pinetorum* (типовым и сибирским), по всей видимости, пролегает за пределами Урала, западнее рассматриваемого нами региона.

Из секции *Lophodium* рода *Dryopteris,* по нашему мнению, на Урале обитает только *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. et Jermy, полиморфизм которого, вероятно, вызван исключительно экологическими и климатическими причинами. *D. assimilis* S. Walker следует сводить в синонимы *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. et Jermy; *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray на Урале нами не отмечен.

4.2. Гибриды папоротников Урала

Наличие сетчатых (гибридогенных) комплексов у папоротников можно отнести к основным аксиомам современной птридологии. Выявление гибридов – важная часть инвентаризации птеридофлоры. По нашим данным, на Урале и прилегающих равнинных территориях встречается не менее 5 гибридов папоротников из 2 родов (*Dryopteris* и *Gymnocarpium*), 4 из которых были описаны с других территорий и 1 описан нами с Урала как новый для науки.

Из 5 известных гибридов *Gymnocarpium* для исследуемой нами территории отмечен только *G.* × *intermedium* Sarvela. При описании этого гибрида J. Sarvela (1978) отмечает, что типовой образец является гибридом *G. dryopteris* (L.) Newm. × *G. jessoense* (Koidz.) Koidz. subsp. *parvulum* Sarvela и цитирует, наряду с другими, гербарный образец из России: "USSR, Prov. Tjumen, Distr. Tobolsk, prope pag. Denissovaja in silva conofera ad marginem paludis, 1909 Ivanovski", хранящийся в Вене (W). Мы считаем, что *G.* × *intermedium* следует считать гибридом *G. dryopteris* × *G. continentale*, поскольку *G. jessoense* (Koidz.) Koidz. subsp. *parvulum* Sarvela является синонимом *G. continentale* (V. Petrov) Pojark.

Известные гибриды *Dryopteris* (*D.* × *uliginosa* (A. Br. ex Doll) Druce, *D.* × *sarvelae* Fraser-Jenkins et Jermy, *D.* × *brathaica* Fraser-Jenkins et Reichstein на Урале встречаются довольно редко, исключительно в местах совместного произрастания родительских видов, обладают промежуточными морфологическими признаками родителей, стерильны и обычно приурочены к определенным типам местообитаний.

D. × *uliginosa* (*D. carthusiana*(Vill.) H.P. Fuchs × *D. cristata* (L.) A.Gray) ранее приводился для Урала Н.И. Науменко (Науменко, Иваненко, 1999; Науменко, 2008) и П.В. Куликовым (2005). *D.* × *sarvelae* (*D. carthusiana* × *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. et Jermy) приводится нами для Урала впервые и только из одного местонахождения (восточного склона горы Северный Басег, SVER!). *D.* × *brathaica* (*D. carthusiana* × *D. filix-mas* (L.) Schott) приводится нами впервые для России по сборам Н.И. Науменко (Мочалов, Гуреева, Науменко, 2010). Этот гибрид на Урале, по-видимому распространен достаточно широко, по гербарному материалу (SVER, UFA, PERM) выявлено 11 местонахождений.

Кроме того, нами описан новый для науки гибрид *D.* × *uralensis* Gureeva et Moczalov (*D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. et Jermy и *D. filix-mas*(L.) Schott). От *D. filix-mas* гибрид наследует дважды перистые вайи, крупные сорусы, располагающиеся в верхней части вайи и в зрелом состоянии почти полностью закрытые индузием. На включение *D. expansa* в качестве родителя указывают двуцветные

чешуи, довольно длинные черешки (в 2 раза короче пластинки вайи, а не в 3–4, как у *Dryopteris filix-mas*), длинно и тонко заостренные перья, заостренные сегменты второго порядка, глубоко надрезанные на крупные зубцы (а не едва надрезанные как у *D. filix-mas*), заканчивающиеся коротким заострением.

4.3. Конспект папоротников Урала

Конспект составлен на основе критического пересмотра видового состава папоротников Урала. В него включены 42 вида и 5 межвидовых гибридов, относящихся к 2 классам, 12 семействам и 18 родам. Для каждого таксона приводятся краткая номенклатурная цитата, хромосомные числа (по литературным данным), цитата и место хранения типа, ареал, эколого-фитоценотическая приуроченность, встречаемость и распространение по районам на исследуемой территории. Краткие сведения о семействах, наименование и расположение таксонов даны по A.R. Smith с соавторами (2006) с некоторыми изменениями (семейства *Cryptogrammaceae* и *Athyriaceae* рассматриваются как самостоятельные). Частота встречаемости показана в соответствии со шкалой, приведенной Н.И. Науменко (2008). Все таксоны имеют сквозную нумерацию. Распространение на Урале и прилегающих территориях показано по 19 природным провинциям.

Глава 5. Анализ птеридофлоры Урала

5.1. Таксономический анализ птеридофлоры Урала

В семейственно-родовом спектре птеридофлоры Урала первое место занимает семейство *Athyriaceae* (4 рода), 3 семейства насчитывают по 2 рода (*Dryopteridaceae*, *Ophioglossaceae*, *Thelypteridaceae*), остальные 8 семейств включают по 1 роду (рис. 3). Семейственно-родовой коэффициент птеридофлоры равен 0.67.

По числу видов также выделяется семейство *Athyriaceae* (10 видов), на втором месте – *Dryopteridaceae* и *Ophioglossaceae* (по 7 видов), далее – *Woodsiaceae* (5 видов) и *Aspleniaceae* (4 вида), по 2 вида включают *Cryptogrammaceae* и *Thelypteridaceae*, в остальных семействах – по 1 виду (рис. 3). Семейственно-видовой коэффициент птеридофлоры Урала равен 0.29.

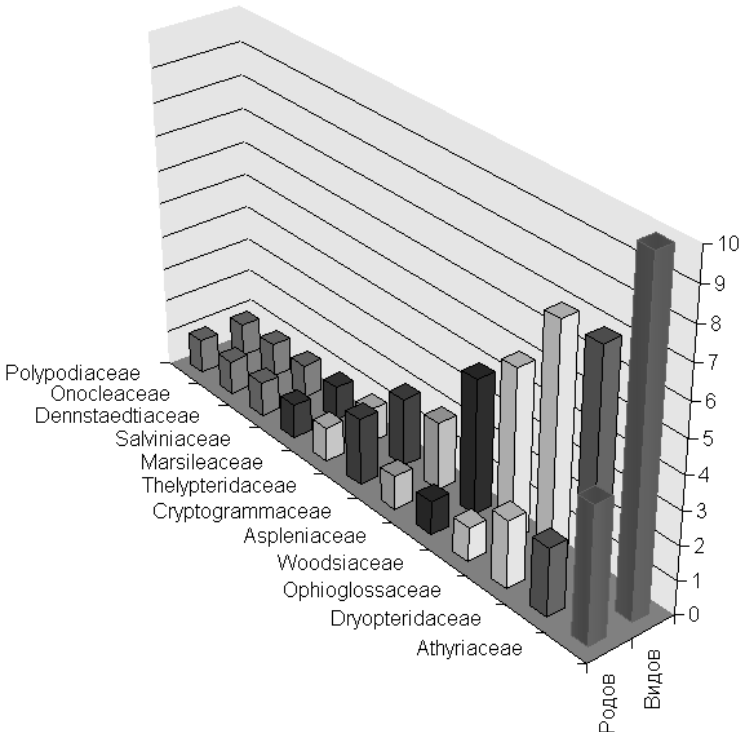

Рис. 3. Семейственно-родовой и семейственно-видовой спектры птеридофлоры Урала

Родовой спектр птеридофлоры Урала широк. На один род приходится в среднем немногим более 2 видов. Соотношение "семейство: род: вид" составляет "1: 1.5: 3.5". По числу видов лидирует род *Botrychium* Sw. – 6 видов, *Woodsia* R.Br. и *Dryopteris* насчи-

тывают по 5 видов, по 4 вида включают роды *Cystopteris* Bernh. и *Asplenium* L., 3 вида – *Gymnocarpium*, по 2 вида – *Polystichum* Roth., *Cryptogramma* R. Br. ex Richards и *Athyrium* Roth, остальные 9 родов представлены одним видом каждый. Родово-видовой коэффициент птеридофлоры Урала и прилегающих равнинных территорий равен 0.43.

5.2. Хорологический и поясно-зональный анализ птеридофлоры Урала

Ареалы папоротников Урала относятся к 5 типам – семикосмополитному, голарктическому, голарктическо-голантарктическому, североамерикано-европейскому и евразийскому. По приуроченности папоротников Урала к растительным зонам и поясам горных систем считаем нужным выделять 5 поясно-зональных групп: азональную, равнинно-горно-лесную, горно-лесную, высокогорную, аркто-высокогорную.

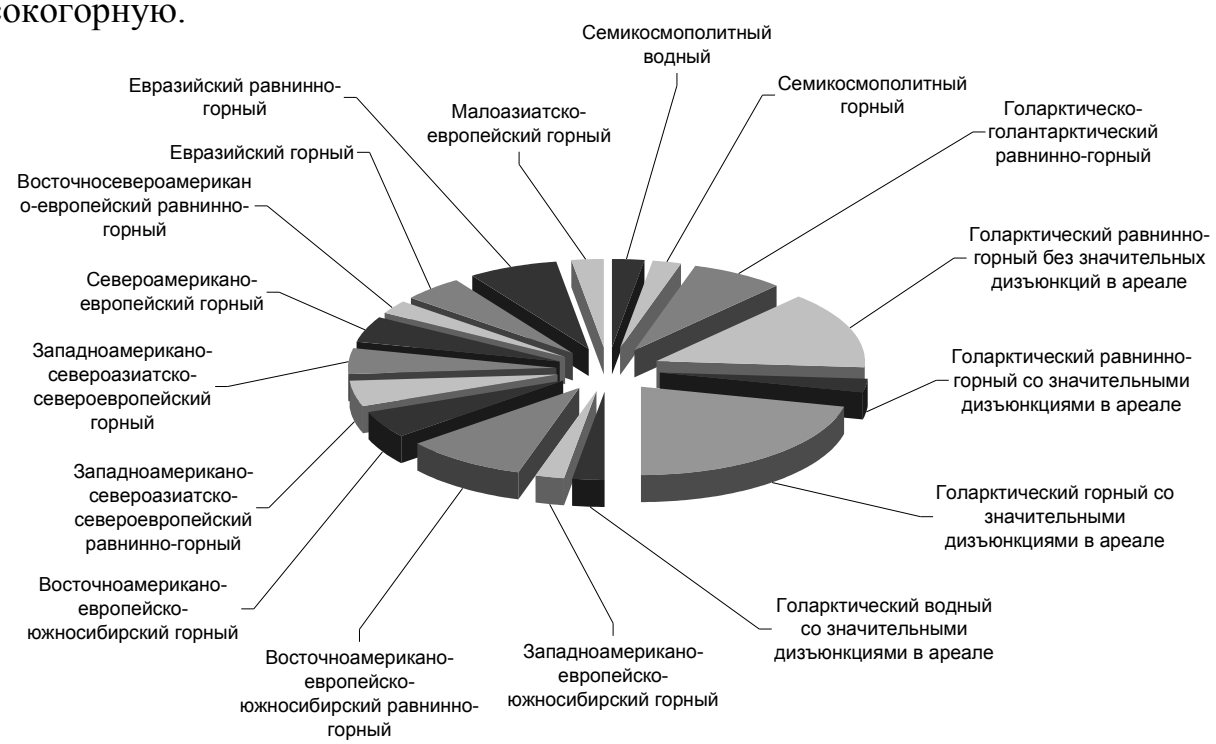

Рис. 4. Ареалы папоротников Урала

Птеридофлора Урала формируется видами с широкими ареалами, главным образом, голарктическими (28 видов, 67 % птеридофлоры). Наиболее узкий ареал среди уральских папоротников имеют евразийские (6 видов, 14 % птеридофлоры) и североамерикано-европейские (3 вида, 7 % птеридофлоры) виды. По восточному макросклону Урала пролегает восточная граница ареала 3 видов папоротников: собственно североамерикано-европейских – *Woodsia alpina* (Bolt.) S.F. Gray и *W. gracilis* (Lawson) Butters и малоазиатско-европейского вида *Cryptogramma crispa* (L.) R.Br. Восточная граница восточносевероамерикано-европейского вида *Botrychium matricariifolium* A. Braun ex Koch находится в Предуралье (в районе 56º в.д.). Видов с западными границами ареалов в птеридофлоре Урала нет. Для ареалов большинства папоротников Урала характерна высокая степень дизюнктивности, что связано с преимущественно горным происхождением видов. Более других в птеридофлоре Урала и прилегающих равнинных территорий представлены голарктические горные виды со значительными дизъюнкциями в ареале – 9 видов, 21 % птеридофлоры (рис. 4).

5.3. Экологический анализ птеридофлоры Урала

Характерной чертой птеридофлоры Урала в целом, как и птеридофлор других территорий, в частности гор Южной Сибири (Гуреева, 2001) является приуроченность видов к каменистым субстратам: 18 видов (43 % птеридофлоры Урала) приурочены только к разного рода каменистым местообитаниям и скалам, т.е. являются облигатными петрофитами, еще 4 вида одинаково характерны как для каменистых местообитаний, так и для почв – факультативные петрофиты. Эдафофитов (обитающих на почве папоротников) в птеридофлоре Урала – 17 видов.

На горном Урале виды, приуроченные к каменистым субстратам преобладают (62 %), в Предуралье и Зауралье доля петрофитных видов значительно меньше – 45 и 38 % соответственно, в Зауралье они находят убежище на склонах по берегам рек, в Предуралье – на склонах по берегам рек и имеющихся здесь выходах горных пород. В отсутствии скал некоторые петрофитные виды могут встречаться на почве. Например, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. характеризуется как облигатный петрофит, но в Предуралье и Зауралье встречается по обрывистым берегам лесных ручьев и рек, что позволяет нам характеризовать его как факультативный эдафофит. В целом более низкое число видов папоротников в Зауралье связано с отсутствием здесь скал.

По отношению к увлажнению среди папоротников Урала преобладают мезофиты – 28 видов (67 %), ксеромезофитов – 6 видов, гигромезофитов – 5 видов, гидрофитов –2 вида, гигрофитов – 1 вид.

5.4. Биоморфологический анализ птеридофлоры Урала

При анализе жизненных форм большинства папоротников Урала использовали систему равноспоровых папоротников И.И. Гуреевой (2001). Для ужовниковых папоротников использовали обозначение жизненной формы по О.В. Храпко (1997). Отсутствие полноценной системы жизненных форм для разноспоровых водных папоротников послужило причиной отдельного их рассмотрения при биоморфологическом анализе птеридофлоры Урала.

Все папоротники региона – травянистые растения. В биоморфологическом спектре выявляется 14 жизненных форм, объединенных в 9 групп секций. В целом преобладают короткокорневищные папоротники – 29 видов (69 %), на втором месте – длиннокорневищные папоротники – 11 видов (26 %), земноводных и водных папоротников – по 1 виду (в сумме 2 % птеридофлоры). Среди короткокорневищных видов преобладают мелкокорневищные радиально симметричные рыхлорозеточные многолетние папоротники (12 видов). Мелкокорневищные папоротники наиболее адаптированы к обитанию на каменистых и скальных субстратах, их преобладание обусловлено приуроченностью большинства папоротников Урала к горным районам, каменистым и скальным местообитаниям.

5.5. Редкие виды папоротников Урала и их охрана

Красная книга Российской Федерации (2008) не включает ни одного вида папоротников из числа произрастающих на Урале. Однако, Красные книги субъектов Российской Федерации, территории которых расположены в исследуемом регионе, включают довольно большое число видов папоротников. В целом, сводный список папоротников Предуралья, горного Урала и Зауралья, включенных в Красные книги, составляет 34 вида (или 81 % всего видового состава), еще 3 вида включены в

издания по редким растениям, не имеющие правового статуса. Такое высокое число охраняемых видов связано с меридиональным расположением хребта и со значительной протяженностью уральского региона в целом с севера на юг, так что виды, массовые в южных и центральных районах Урала, являются редкими в самых северных и самых южных. В целом, наиболее богата папоротниками подзона южной тайги, число видов уменьшается в направлении к северу и к югу.

Несомненно, к наиболее редким для Урала и прилегающих равнинных территорий папоротникам относятся виды *Botrychium*, все 6 видов включены в Красные книги разных субъектов. Однако, на наш взгляд, в целом для Урала наиболее редкими являются *Botrychium boreale* Milde (4 местонахождения), *B. matricariifolium* (находится на восточной границе ареала и известен из 3 местонахождений) и *B. lanceolatum* (S. G. Gmel.) Ångstr (12 местонахождений). К наиболее редким видам относятся также *Polystichum braunii* (Spenn) Fee и петрофитные виды *P. lonchitis* (L.) Roth и *Cryptogramma crispa*. *Polystichum braunii* встречается в Предуралье (3 местонахождения) и на западном макросклоне Урала в южной его части. *P. lonchitis* имеет на Урале весьма ограниченное распространение: все находки этого вида сосредоточены севернее 59º 30' с.ш., пока ничем не объяснимо его отсутствие в южных районах Урала, где имеются высокогорья и подходящие виду местообитания. Все известные местонахождения *Cryptogramma crispa* сосредоточены в Приполярном Урале. *Marsilea quadrifolia* L. известна только по литературным данным (Рябинина, Князев, 2009) всего из одного местонахождения на границе Оренбургской области с Казахстаном, тем не менее, она не включена в списки рекомендованных к охране видов Оренбургской области. Поскольку *Marsilea quadrifolia* зачастую обитает во временных водоемах, не исключено, что приводимое в литературе местонахождение уже не существует.

Кроме того нельзя не упомянуть еще о 18 видах, которые, хотя и могут образовывать довольно обильные популяции, но только в благоприятных для них условиях и на ограниченных территориях: *Ophioglossum vulgatum* L., *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *B. multifidum* (S.C.Gmel.) Rupr., *B. virginianum* (L.) Sw., *Dryopteris cristata* (L.) A.Gray, *D. fragrans* (L.) Bernh., *Asplenium trichomanes* L., *A. viride* Huds., *A. septentrionale* (L.) Hoffm., *Cystopteris montana* (Lam.) Bernh., *C. sudetica* A. Br. et Milde, *C. dickieana* R.Sim, *Salvinia natans* (L.) All., *Woodsia alpina* (Bolt.) S.F.Gray, *W. glabella* R.Br., *W. heterophylla* (Turcz. ex Fomin) Schmakov, *W. gracilis* (Lauson.) Butters, *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl.

Глава 6. Сравнительный анализ птеридофлоры Урала

6.1. Районирование Урала на основе птеридофлоры

Папоротники, как мхи и другие споровые, имеют широкое распространение по всему Земному шару со специфическими его закономерностями. В связи с этим часто схемы ботанико-географического и флористического районирования различных территорий, принятые для цветковых растений, не отражают закономерности расселения птеридофитов (Аскеров, 2001). Поэтому на основе схемы природного районирования Урала А.Г. Чикишева (1968), с учетом ботанико-географического районирования Урала на основе зональных флористических групп К.Н. Игошиной (1961) и детального анализа распространения папоротников на горном Урале, Пре-

дуралье и Зауралье, нами предложена схема районирования Урала на основе состава птеридофлоры, включающая 27 районов (рис. 5).

Границы горного Урала в отношении птеридофлоры совпадают с орографическими, так как хорошо отражают закономерности распространения скальных и высокогорных папоротников (*Polypodium vulgare* L., *Cryptogramma stelleri*, *Asplenium septentrianale*, *A. viride* и др.). Различия касаются лишь участка вдоль р. Белой между 53° с.ш. и 54° 30' с.ш. А.Г. Чикишев (1968) проводит границу между Белебеевской лесостепью и Южным Уралом по правобережью р. Белой, а К.Н. Игошина (1961) выделяет эту область в качестве ботанико-географических районов дубовой и горной дубовой лесостепи – Прибельский и Бельско-Приикский районы лесостепной зоны степной области. Целый ряд папоротников Урала имеют на этом участке границу своего распространения в регионе: юго-западную – *Asplenium trichomanes, A. septentrionale, A. ruta-muraria* L., *Gymnocarpium robertianum, Woodsia ilvensis* (L.) R.Br. (встречается на скалах обоих берегов р. Белой) и *Dryopteris filix-mas* (отмечен в широколиственных лесах прибрежной зоны); северо-восточную – *Salvinia natans* (старицы и озера в пойме р. Белой). Исходя из этого, мы считаем возможным провести границу между Южным Уралом и Белебеевской лесостепью на участке между 53° и 54° 30' с.ш. непосредственно по р. Белой.

На западном макросклоне Урала в районе 56 параллели (граница между Средним и Южным Уралом) К.Н. Игошина (1961) выделяет 2 ботанико-географических экстразональных района островной горной лесостепи: Кунгуро-Красноуфимский с реликтовыми островами березово-сосновой лесостепи в окружении горной южной тайги и широколиственно-хвойных лесов и Месягутовский с реликтовыми островами березово-сосновой лесостепи в окружении широколиственно-хвойных лесов на западе и травяных боров на востоке. Согласно А.Г. Чикишеву, оба эти района надо включать в Средний Урал. Анализируя ареалы папоротников Урала, заметим, что ряд видов, встречающихся в Месягутовском ботанико-географическом районе, не встречается в Кунгуро-Красноуфимском (например, *D. cristata*). Кроме того *Asplenium trichomanes* имеет в Месягутовском ботанико-географическом районе северную границу уральского сектора ареала (Челябинская обл., окр. д. Сарагулово). На основании вышесказанного считаем возможным по данным птеридофлоры, включить Месягутовский ботанико-географический район в Южный Урал.

Наиболее неоднородным по составу папоротников оказался Северный Урал. Распространение здесь *Cryptogramma crispa*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*, *Botrychium multifidum*, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G.Kunze) Kurata, *Dryopteris cristata*, *D. fragrans*, *D. filix-mas* и *Gymnocarpium robertianum* показывает возможность разделения его на 2 провинции: север Северного Урала и юг Северного Урала. На западном макросклоне границей между ними мы считаем границу между подзонами северной и средней тайги К.Н. Игошиной, согласно линии, отделяющей Печоро-Щугорский и Среднепечорский ботанико-географические районы от Верхне-Печорского и Илычско-Верхнепечорского. На восточном макросклоне мы проводим эту границу согласно границе между равнинным Северососьвинским и Верхнесосьвинским бо-

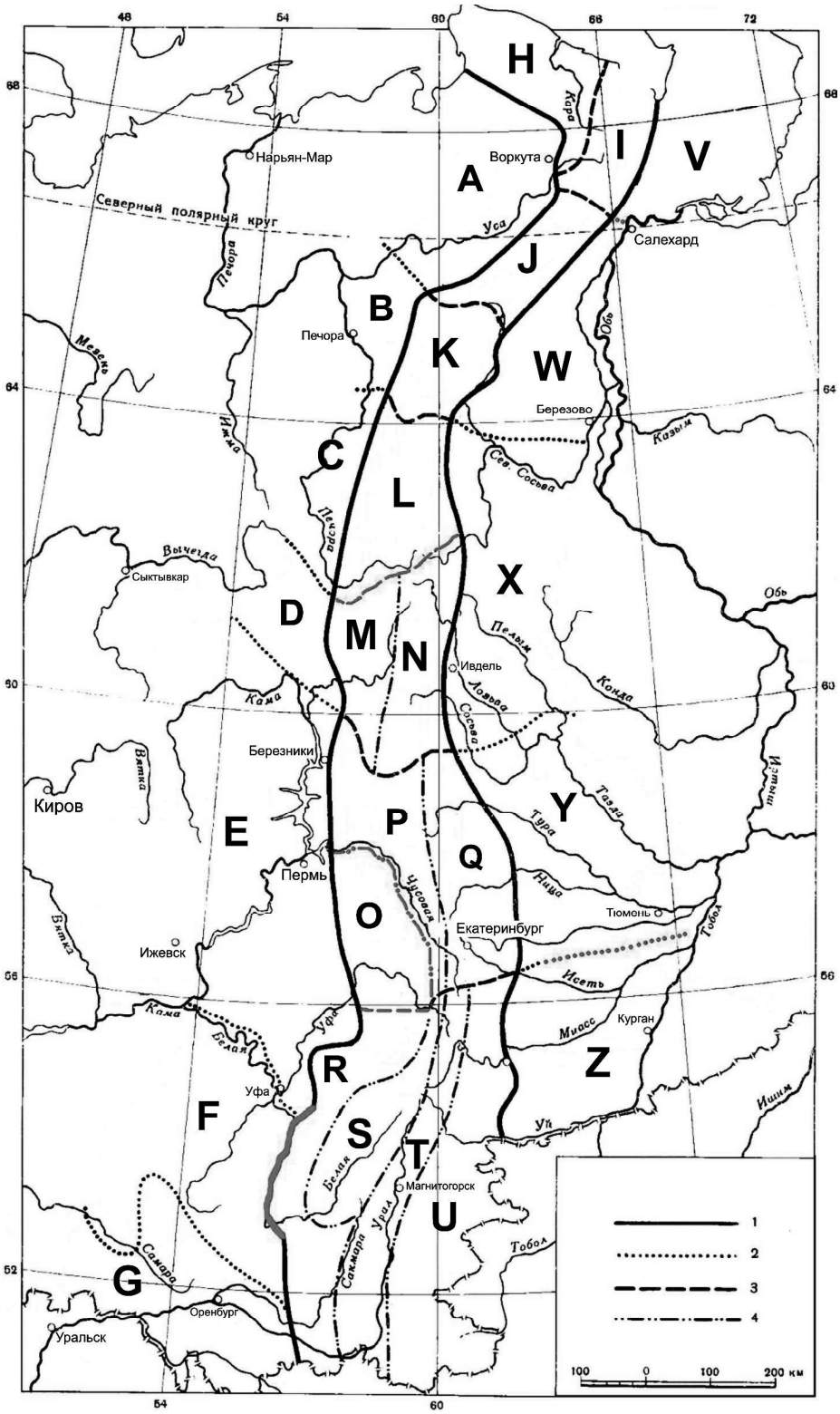

Рис. 5. Схема районирования Урала на основе птеридофлоры
1 – граница горного Урала, 2 – границы равнинных провинций, 3 – границы горных провинций, 4 – границы областей

Районы: A – Печорская тундра, B – Печорская северная тайга, C – Печорская средняя тайга, D – Южный Тиман, E – Камско-Уфимский регион, F – Белебеевская лесостепь, G – Самаро-Илецкая степь, H – Пай-Хой, I – Заполярный Урал, J – Полярный Урал, K – Приполярный Урал, L – Север Северного Урала, M – Запад юга Северного Урала, N – Восток юга Северного Урала, O – Западный Средний Урала, P – Центральный Средний Урал, Q – Восточный Средний Урал, R – Западный Южный Урал, S – Центральный Южный Урал, T – Восточный Южный Урал, U – Южное Зауралье, V – Ямальская тундра, W – Нижне-Обская северная тайга, X – Сосьвинская средняя тайга, Y – Тавдино-Туринская южная тайга, Z – Средне-Тобольская лесостепь

танико-географическими районами. Четкость этой границы нарушается в центральной зоне хребта: здесь папоротники, имеющие вдоль параллели 62–63 º с.ш. южную границу распространения на Урале (*Cryptogramma crispa* и *Dryopteris fragrans*), по высокогорьям спускаются немного южнее, до широты 61º с.ш., а виды *Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina* и др., имеющие здесь северную границу распространения, по южным склонам и западинам продвигаются на север.

Выделение "долготных" районов в пределах Заполярного, Полярного, Приполярного Урала и севера Северного Урала в отношении птеридофлоры не целесообразно, поскольку состав папоротников, обитающих на их западном и восточном макросклонах, существенно не отличается. Более существенные различия между западным и восточным макросклонами прослеживаются в южной части Северного Урала; здесь можно выделить 2 района (западный и восточный), граница между которыми пролегает по южной части Североуральского ботанико-географического района К.Н. Игошиной.

По особенностям состава и распространения папоротников на Среднем Урале мы различаем 3 района. Первый включает Камско-Чусовской ботанико-географический район К.Н. Игошиной в пределах Уфа-Чусовского междуречья, и Кунгуро-Красноуфимский ботанико-географический район. Второй объединяет север Камско-Чусовского (включая р. Чусовая) и Бисертско-Чусовской ботанико-географические районы К.Н. Игошиной. Третий район включает Нейво-Туринский и Сысертско-Режевский ботанико-географические районы К.Н. Игошиной. Первый среднеуральский район (запад Среднего Урала) характеризуется меньшим, по сравнению с другими среднеуральскими районами, видовым богатством папоротников, в первую очередь из-за отсутствия целой серии скальных видов: *Woodsia heterophylla*, *W. glabella*, *W. gracilis*, *Gymnocarpium robertianum*, *G. continentale*. Наибольшим видовым богатством папоротников среди всех провинций и районов Урала характеризуется Центральный Средний Урал – здесь встречается 33 вида. В восточной части Среднего Урала отсутствуют *Cystopteris dickieana*, *C. montana*, *Woodsia alpina*, *W. heterophylla*, *W. glabella*.

Районирование Южного Урала в отношении птеридофлоры соответствует природным областям А.Г. Чикишева (1968). Граница между Тавдино-Туринской южной тайгой и Средне-Тобольской лесостепью равнозначна границе намеченной Н.И. Науменко (1995, 1998, 2003, 2004, 2008) между Бединско-Тюменским подтаежным и Зырянско-Исетским подтаежно-лесостепным флористическими округами. В Ямальскую тундру включены Харбейско-Щучьереченский и Харбейско-Приобский ботанико-географические районы К.Н. Игошиной (1961).

6.2. Сравнительный анализ птеридофлор районов Урала

Видовой состав папоротников выделенных районов Урала варьирует от 3 (Самаро-Илецкая степь) до 33 видов (Центральный Средний Урал). Для выявления степени уникальности и более детального анализа нами был проведен сравнительный анализ птеридофлор районов Урала.

При использовании коэффициента Жаккара, как при парногрупповом среднеарифметическом связывании, так и при двумерном шкалировании, получены достаточно сходные результаты, но двумерное шакалирование с использованием коэффициента Жаккара, показывает взаимосвязь птеридофлор Урала более нагляд-

но. Районные птеридофлоры Урала четко разбились на 3 группы (рис. 6). Первым отделяется самый бедный папоротниками район – Самаро-Илецкая степь, остальные группируются в "северные" и "южные" птеридофлоры. В число "северных" птеридофлор вошли Пай-Хой, Ямальская тундра, Печорская тундра, Полярный Урал, Заполярный Урал, Нижне-Обская северная тайга, Печорская северная и средняя тайга, Приполярный Урал и Север Северного Урала. При этом двумерное шкалирование показывает обособленное положение среди "северных" птеридофлор Печорской северной и средней тайги (более близких к птеридофлоре Сосьвинской средней тайги) и разграничивает "искусственно" объединенные при парногрупповом среднеарифметическом связывании птеридофлоры Белебеевской лесостепи и Сосьвинской средней тайги (показывающие связь только через Средне-Тобольскую лесостепь) (рис. 6).

Результаты, полученные при использовании мер включения Симпсона, не противоречат результатам, полученным при использовании коэффициента Жаккара. При парногрупповом среднеарифметическом связывании птеридофлоры районов Урала разделяются на 3 части, и первой отделяется птеридофлора Самаро-Илецкой

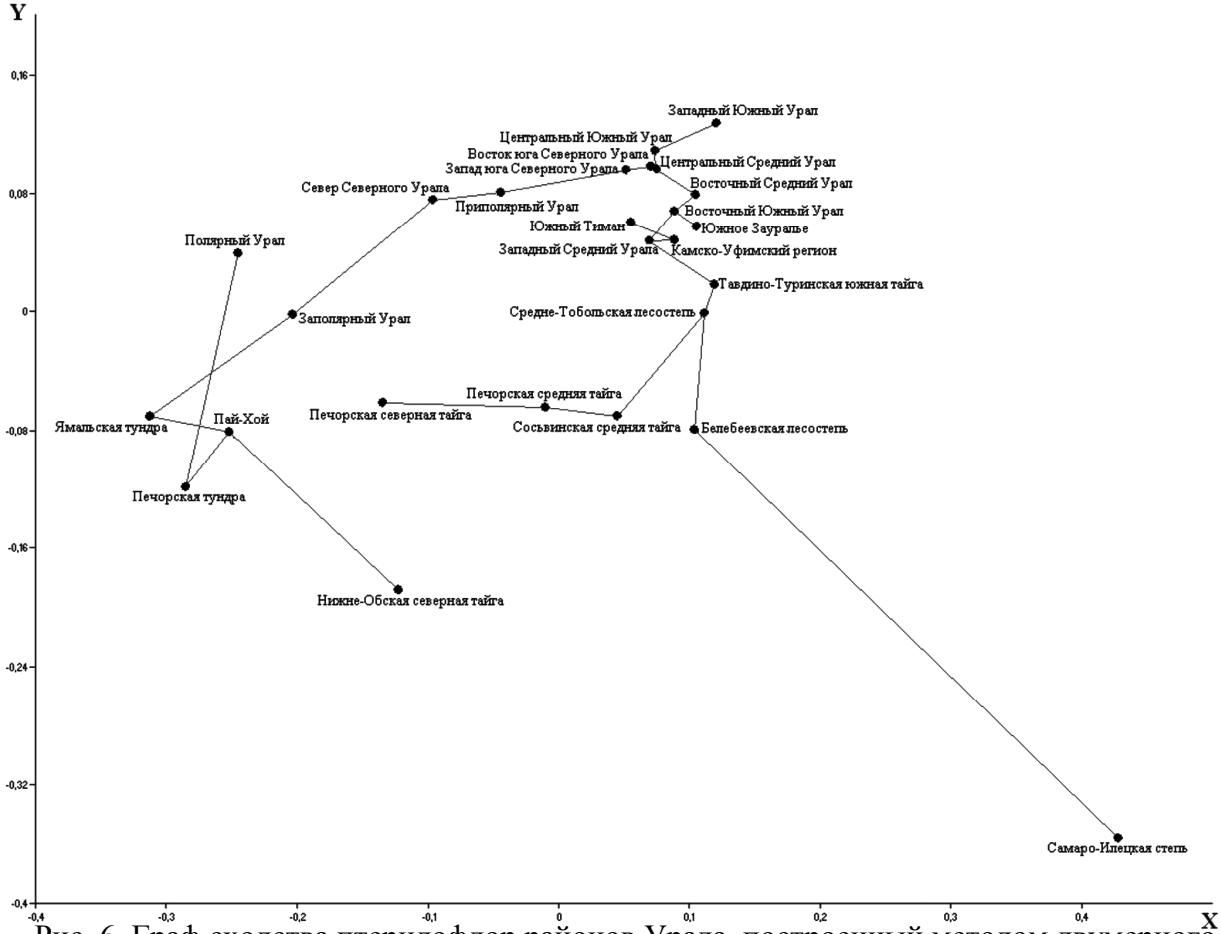

Рис. 6. Граф сходства птеридофлор районов Урала, построенный методом двумерного шкалирования с использованием коэффициента Жаккара

степи, а оставшиеся птеридофлоры разбиваются на "более северные" и "более южные". Птеридофлоры Нижнее-Обской северной тайги, Печорской северной и средней тайги включаются в "более южные" птеридофлоры, что может свидетельствовать об их промежуточном положении. Метод парногруппового среднеарифметического связывания с использованием мер включения Симпсона при сравнительном анализе районов птеридофлоры Урала и прилегающих территорий пока-

зывает ключевое значение для "северных" птеридофлор птеридофлоры Приполярного Урала, а для "южных" – птеридофлоры Центрального и Восточного Среднего Урала, отдельное место в системе птеридофлор Урала занимают птеридофлоры Печорской средней тайги и Самаро-Илецкой степи. Двумерное шкалирование с использованием мер включения Симпсона подтверждает ключевое значение в птеридофлоре Урала и сопредельных территорий птеридофлоры Центрального Среднего Урала. При этом птеридофлора Восточного Среднего Урала проявляет себя как связующее звено между птеридофлорой Центрального Среднего Урала и птеридофлорами Среднего Предуралья (Камско-Уфимский регион), Южного Предуралья (Белебеевская лесостепь, Самаро-Илецкая степь) и Зауралья (Средне-Тобольская лесостепь, Тавдино-Туринская южная тайга). Приполярный Урал показывает узловое значение в связи "северных" птеридофлор, через запад юга Северного Урала и Южный Тиман с Центральным Средним Уралом. Весьма интересно то, что птеридофлоры долготных районов Южного Урала не проявили связи между собой и, в конечном итоге, по отдельности включились в птеридофлору Центрального Среднего Урала.

6.3. Связь птеридофлоры Урала с птеридофлорами некоторых горных территорий России

При сравнительном анализе районов птеридофлоры Урала и сопредельных территорий становится ясно, что в ней наибольшее значение имеют птеридофлоры горных районов, что подтверждает горную природу папоротников. Для выявления положения птеридофлоры Урала в системе птеридофлор России мы провели сравнение птеридофлор горных районов Урала с птеридофлорами наиболее географически близких к нему крупных горных стран, данные по которым опубликованы, – Кавказа с одной стороны и Алтая с другой. Данные о видовом составе папоротников и районировании Алтая взяты из обработки папоротников для "Флоры Алтая" (Шмаков, 2005), в определении видового состава папоротников и районирования Кавказа мы ориентировались на данные А.М. Аскерова (2001) и Г.Л. Кудряшовой (2003). Птеридофлоры горных районов Алтая, Кавказа и Урала сравнивались между собой с использованием коэффициента Жаккара, при сравнении птеридофлоры горных районов Урала с птеридофлорами Алтая (56 видов и 22 рода) и Кавказа (70 видов и 28 родов) в целом, использовались меры включения Симпсона, рекомендованные Б.И. Сёмкиным (1987) специально для сравнения разновеликих флор.

При анализе методом парногруппового среднеарифметического связывания с использованием коэффициента Жаккара птеридофлоры горных районов Урала, Кавказа и Алтая четко разбились на 6 групп. При этом, большинство птеридофлор горных районов Алтая объединились в 1 плеяду, а Кавказа – в 2. Птеридофлоры горных районов Урала разбились на 3 плеяды. Первую, наиболее обособленную, образовали Пай-Хой, Полярный Урал и Заполярный Урал – горные представители "заполярной" группы Урала. Горные птеридофлоры "приполярной" группы Урала – Приполярный Урал и север Северного Урала – показали более сильную связь с основной, "более южной" плеядой. В целом, прослеживается более сильная связь горных птеридофлор "заполярной" и "более южной" группы с птеридофлорами горных районов Алтая. Обособленное положение занимают птеридофлоры Восточно-Предкавказского района Кавказа и Хемчикского района Алтая.

При анализе методом двумерного шкалирования с использованием коэффициента Жаккара Урал, Алтай и Кавказ группируются обособленно, образуя каждый свою плеяду. При этом на плоскости птеридофлоры горных районов Урала занимают промежуточное положение и с равной степенью удалены как от Алтая, так и от Кавказа. Так же, как и при парногрупповом среднеарифметическом связывании, в Уральской плеяде вычленяется "цепь" из "более северных" птеридофлор, связанная с "более южными" птеридофлорами через запад юга Северного Урала. Восточно-Предкавказский район Кавказа и Хемчикский район Алтая располагаются каждый в своей плеяде (Кавказской и Алтайской соответственно).

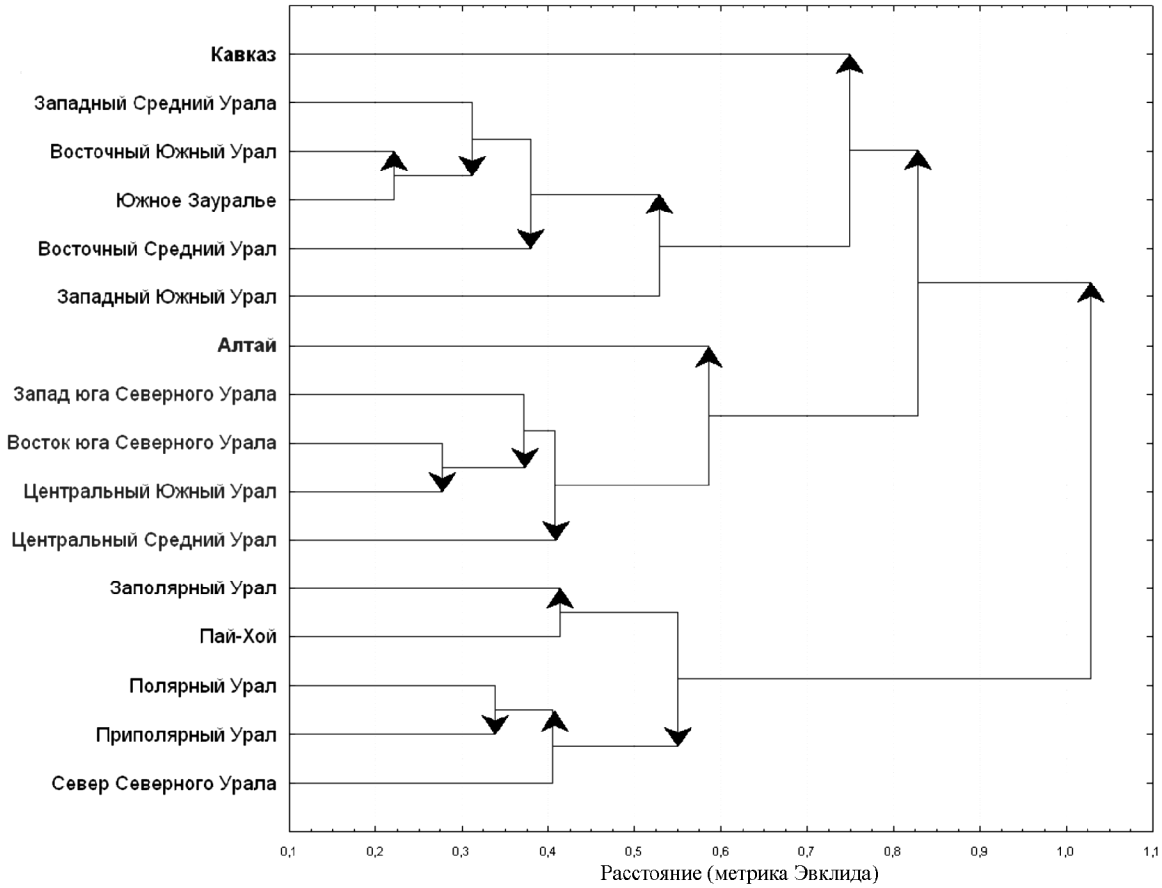

Рис.7. Граф вхождения птеридофлор Алтая, Кавказа и горных районов Урала построенный методом парногруппового среднеарифметического связывания с использованием мер включения Симпсона по алгоритму Б.И. Сёмкина (1987)

При парногрупповом среднеарифметическом связывании с использованием мер включения Симпсона по алгоритму Б.И. Сёмкина (1987) кластер четко разбивается на 3 группы (рис. 7). Первая, наиболее обособленная группа, включает "заполярные" и "приполярные" горные районы. Среди "более южных" птеридофлор наблюдается весьма интересное разделение: птеридофлоры всех более высокогорных районов (Центральный Южный Урал, Центральный Средний Урал, запад и восток юга Северного Урала) включились в птеридофлору Алтая, что в значительной степени подчеркивает более сильные генетические связи высокогорной флоры Урала с высокогорными флорами гор Южной Сибири (Горчаковский, 1963, 1969, 1975). Птеридофлоры более низкогорных районов (Западный и Восточный Средний Урал, Западный и Восточный Южный Урал и Южное Зауралье) включились в птеридофлору Кавказа.

Двумерное шкалирование с использованием мер включения Симпсона показывает 2 узловые птеридофлоры: подтверждается "ключевая" роль птеридофлоры Центрального Среднего Урала, как самой богатой среди районных птеридофлор Урала, птеридофлора Алтая проявляется как связующая между "более северными" и "более южными" птеридофлорами горного Урала. Птеридофлора Кавказа показывает связь с Центральным Средним Уралом через Западный Средний Урал.

ВЫВОДЫ

1. Птеридофлора Урала, Предуралья и Зауралья включает 42 вида и 5 межвидовых гибридов из 18 родов и 12 семейств. Впервые для России приведен межвидовой гибрид *Dryopteris* × *brathaica* Fraser-Jenkins et Reichstein, для Урала – *D.* × *sarvelae* Fraser-Jenkins et Jermy, описан новый для науки межвидовой гибрид *Dryopteris* × *uralensis* Gureeva et Moczalov (*D. filix-mas* (L.) Schott × *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy).

2. Птеридофлора Урала формируется, главным образом, голарктическими видами (28 видов, 67 % птеридофлоры), наиболее узкий ареал среди уральских папоротников имеют евразийские (6) и североамерикано-европейские (3) виды. По восточному макросклону Урала проходит восточная граница ареала 3 видов папоротников: *Woodsia alpina* (Bolt.) S.F.Gray, *W. gracilis* (Lawson) Butters и *Cryptogramma crispa* (L.) R. Br. Восточная граница *Botrychium matricariifolium* A. Braun ex Koch находится в Предуралье (в районе 56º в.д.). Виды с западными границами ареалов и эндемичные виды в птеридофлоре Урала отсутствуют.

3. Большинство видов папоротников являются горными, приуроченными к каменистым субстратам (петрофиты и факультативные петрофиты) – 23 вида. По отношению к увлажнению преобладают виды, обитающие в условиях среднего увлажнения – мезофиты (28 видов).

4. Среди папоротников Урала преобладают виды, имеющие мелкокорневищную жизненную форму (12 видов), что отражает их приспособленность к обитанию на каменистых и скальных субстратах.

5. В птеридофлоре Урала выделяются северная и южная части, граница между которыми проходит между 62–63 º с.ш. В северных птеридофлорах ключевыми являются птеридофлоры Приполярного Урала и Печорской средней тайги; в южных птеридофлорах – Центральный и Восточный Средний Урал.

6. Птеридофлора Урала (42 вида) характеризуется как более бедная по сравнению с птеридофлорами Кавказа (70 видов) и Алтая (52 вида). Наиболее богатым папоротниками районом Урала является Центральный Средний Урал (33 вида), наиболее бедным – Самаро-Илецкая степь (3 вида), а из горных районов – Пай-Хой (6 видов). Наиболее тесная связь птеридофлоры Урала прослеживается с птеридофлорой Алтая через птеридофлору Центрального Среднего Урала (31 общий вид).

Список работ опубликованных по теме диссертации:

Статьи в периодических изданиях рекомендованных ВАК:

1. **Мочалов А. С.**, Гуреева И.И., Науменко Н.И. Птеридофлора Урала. I. Аннотированный список папоротников Урала и прилегающих территорий // Вестник Томского государственного университета. Биология. Томск, 2010. № 3 (11). С. 18–30.

В других научных изданиях:

2. **Мочалов А.С.** Птеридофлора Южного Зауралья // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Материалы VIII Международной научной школы-конференции студентов и молодых ученых. Абакан: Изд-во Хакасского государственного ун-та, 2004. Т. 1. С.33–34.

3. **Мочалов А.С.**, Науменко А.Н., Науменко Н.И. Распространение ужовниковых папоротников (Класс *Ophioglossopsida*) в Южном Зауралье. Новые находки и материалы // Зыряновские чтения: Материалы II межрегиональной научно-практической конференции "Зыряновские чтения". Курган: Изд-во Курганского государственного ун-та, 2004. С. 180–181.

4. **Мочалов А.С.** Видовой состав папоротникообразных Шадринского района Курганской области // Биоразнообразие природных и антропогенных экосистем. Екатеринбург, 2005. С. 78–79.

5. **Мочалов А.С.**, Науменко Н.И. Папоротники (отдел Polypodiophyta) во флоре Южного Зауралья // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы III Международной научной конференции, посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского университета. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2005. С. 86–87.

6. **Мочалов А.С.**, Науменко Н.И. Новые находки высших споровых растений в Южном Зауралье // Зыряновские чтения: Материалы III Межрегиональной научно-практической конференции "Зыряновские чтения". Курган: Изд-во Курганского государственного ун-та, 2005. С. 211–212.

7. Науменко Н.И., **Мочалов А.С.** Некоторые уточнения и дополнения к птеридофлоре Южного Зауралья // Словцовские чтения – 2005: Материалы XVII Всероссийской научно-практической краеведческой конференции. Тюмень: Изд-во Тюменского государственного ун-та, 2005. С. 215–217.

8. **Мочалов А.С.** Птеридофлора Южного Зауралья // Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт Петербурге. СПб: Издательство ГЭТУ, 2006. С. 54.

9. **Мочалов А.С.**, Иваненко Ю.А., Науменко Н.И. Птеридофлора Южного Зауралья: анализ и место среди птеридофлор регионов России // Труды Первой птеридологической конференции и школы-семинара по птеридологии. Томск, 2007. С. 154–157.

10. **Мочалов А.С.**, Гуреева И.И. Возможность применения морфометрических признаков для диагностики видов *Gymnocarpium* Newm. // Зыряновские чтения: Материалы VI Межрегиональной научно-практической конференции "Зыряновские чтения". Курган: Изд-во Курганского государственного ун-та, 2008. С. 162–164.

11. **Мочалов А.С.** Род *Gymnocarpium* на Урале // Труды Томского государственного университета. Т. 273. Серия общенаучная: Молодёжная научная конференция Томского государственного университета 2009 г., вып. 2: Проблемы естествознания. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2010. С. 110–112.

12. **Мочалов А.С.** Применение методов многомерного шкалирования в сравнительной флористике // Труды Томского государственного университета. Т. 275. Серия биологическая: Фундаментальные и прикладные аспекты современ-

ной биологии. Материалы Первой всероссийской молодежной научной конференции, посвященной 125-летию биологических исследований в Томском государственном университете. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2010. С. 50–53.

13. **Мочалов А.С.** Таксономический анализ птеридофлоры Урала // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы II (IV) Всероссийской молодежной научно-практической конференции. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. С. 134–137.

14. **Мочалов А.С.**, Гуреева И.И., Науменко Н.И. Гибриды папоротников Урала // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы IV международной научной конференции, посвященной 125-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского университета. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2010. С. 31–33.